

Aix Marseille Université

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé

UFR Sciences et Technologies

Laboratoire de Neurosciences Cognitives (CNRS UMR 7291)

THESE

Pour obtenir le grade de Docteur de L'Université d'Aix-Marseille

Discipline : Neurosciences

La construction du schéma corporel dans un cerveau en développement

Présentée par

FONTAN Aurelie

Soutenance prévue le **12 juillet 2017**

Sous la direction du Docteur **ASSAIANTE Christine**

Composition du jury

PISELLA Laure CR (CNRS - Université Claude Bernard Lyon 1) Rapporteur

PASCALIS Olivier DR (CNRS - Université de Grenoble) Rapporteur

KAVOUNOUDIAS Anne MCF (Aix-Marseille Université) Examineur

BOURDIN Christophe PU (Aix-Marseille Université) Examineur

CAUDRON Sébastien MCF (Université de Lorraine) Examineur

ASSAIANTE Christine DR (CNRS - Aix-Marseille Université) Directrice

Résumé

Agir avec notre environnement nous est possible grâce à la connaissance précise de notre corps en action sous la forme d'une représentation interne appelée le schéma corporel (SC). Le SC se façonne au cours de l'ontogénèse à partir de l'intégration des différentes modalités sensorielles. La proprioception, en renseignant directement sur la position du corps, reste la modalité essentielle pour la construction et la mise à jour du SC. Les travaux de cette thèse ont eu pour but de comprendre la construction du SC au cours de l'enfance et de l'adolescence en explorant l'intégration proprioceptive au niveau comportemental et au niveau de la maturation des bases neuronales sous-jacentes.

La première étude a évalué le neurodéveloppement de l'intégration proprioceptive à partir du paradigme de vibration tendineuse permettant d'induire des illusions de mouvement, en IRMf chez des enfants (7-11 ans) et des adultes. Les résultats révèlent que les bases neurales de l'intégration proprioceptive sont déjà établies à partir de 7 ans. Cependant, il existe une immaturité reflétée par une moindre activation des régions pariétales et somatosensorielles ainsi que l'activation exclusive du cortex frontopolaire. Ces résultats confirment une lente maturation de l'intégration proprioceptive, poursuivant son développement au cours de l'adolescence et suggèrent un désengagement du cortex frontopolaire avec l'âge une fois le réseau de l'intégration proprioceptive consolidé.

La seconde étude a exploré le développement de l'acuité proprioceptive à partir d'un protocole de repositionnement articulaire, corrélé à des enregistrements d'IRMf de repos chez des enfants (8-12 ans) et des adultes. Notre objectif était de savoir dans quelle mesure la lente maturation de l'intégration proprioceptive contribue au développement cérébral du réseau sous-tendant le SC. Il ressort que l'acuité proprioceptive est sous-tendue dès 8 ans par une interaction entre les réseaux sensorimoteur (SMN) et frontopariétal (FPN). Néanmoins, l'interaction FPN-SMN est encore immature chez l'enfant. En effet, chez l'adulte, il ressort que plus forte est la connectivité FPN-SMN, meilleures sont les performances, alors que les enfants présentent une relation inverse. De plus, une corrélation positive entre les connexions cérébello-corticales et l'acuité proprioceptive est révélée uniquement chez l'enfant. Ainsi, une diminution des connexions cérébello-corticales laisserait la place à une contribution plus importante des connexions cortico-corticales avec l'âge.

La dernière étude a utilisé une tâche de discrimination visuelle de postures du corps couplée à l'exécution de mouvements congruents ou incongruents, afin d'explorer depuis l'enfance (7 ans) aux adultes, le lien fonctionnel du couplage perception-action qui est essentiel pour la construction du SC. Nos résultats révèlent une facilitation pour percevoir des changements corporels par rapport à des formes d'objet dès 7 ans. Cette facilitation présente une longue maturation reflétée par l'amélioration des performances avec l'âge. De plus, un couplage perception-action congruent ou incongruent apparaît avoir plus d'impact chez les enfants et les adolescents par rapport aux adultes. La construction d'une représentation stable reposant sur l'intégration multisensorielle est fonctionnelle dès 7 ans mais poursuit sa maturation au cours de l'adolescence.

L'ensemble des travaux de cette thèse révèle une mise en place précoce et une maturation tardive des bases neurales du SC, étayée par une moindre activation du réseau spécifique ainsi que par l'engagement du cortex frontopolaire et du cervelet uniquement chez l'enfant. Ces structures auraient un rôle consolidateur pour organiser le neurodéveloppement en accord avec la fonctionnalité du SC. Enfin, la construction d'une représentation du corps à partir d'une intégration multisensorielle est moins efficace chez les enfants et les adolescents, suggérant la longue maturation du SC dans un corps et un cerveau en pleine mutation jusqu'à l'âge adulte.

Abstract

The precise knowledge about how our body is involved in action allows us to act or interact with the environment. At the cerebral level, this knowledge is stored in an internal representation labelled the body schema (BS). BS is built up through ontogenesis based on the integration of sensory information. Proprioception, providing direct information about positional changes and movements of body parts is the most essential sensory modality to build and update BS. This thesis' aim was to highlight the building of the BS through childhood and adolescence by exploring proprioceptive integration by both behaviour and by the maturation of its cerebral basis.

The first study evaluated the proprioceptive integration neurodevelopment using tendon vibration paradigm in children (7-11 years old) and adults. Our results reveal that the neural basis subtending the BS was already well established as early as the age of 7, although still immature in some aspects. This included a lower level of somatosensory and posterior parietal regions activation, and the exclusive activation of the frontopolar cortex in children compared to adults. These results support the slow maturation of the proprioceptive integration which may present a protracted development through adolescence and also suggested the disengagement of the frontopolar cortex with age once the proprioceptive integration network is consolidated.

The second study evaluated the proprioceptive acuity development using a joint position matching task combined with resting state fMRI data in children (8-12 years old) and adults. The aim of the study was to evaluate the extent to which the slow proprioceptive integration would contribute to the cerebral development subtending BS. Overall, the proprioceptive acuity is subtended by inter-network connectivity between the sensorimotor (SMN) and the frontoparietal network (FPN) as early as the age of 8. Yet, an inverse relationship between the FPN-SMN and the proprioceptive accuracy is reported between both groups, meaning that the higher connectivity between the FPN and the SMN is related to better performances in adults while it is related to poorer performances in children. In addition, a positive correlation between cortico-cerebellar functional connectivity and the proprioceptive acuity is revealed only in children. Therefore, a disengagement of cortico-cerebellar connections would leave room for a more important contribution of cortico-cortical connections with age.

At last, using a same-different matching task of body posture combined with the execution of congruent or incongruent action, the last study explored from childhood (7 years old) to adulthood the perception-action coupling which is essential to the BS building. Our results revealed a facilitation effect in the perception of postural changes compared to objects' shapes as early as 7 years of age. This facilitation effect presents a protracted maturation reflected by the performances' improvement with age. In addition, congruent and incongruent perception-action coupling appears to have a larger impact in children and adolescents compared to adults. The ability to build a reliable body representation based on multisensory integration appears efficient as early as the age of 7, but continues its maturation through adolescence.

Overall, this thesis' work have revealed the early establishment and the late maturation of the BS neural basis which is reflected by the lower activation level, the immature functional connectivity within the BS neural network and by the engagement of the frontopolar cortex as well as the cerebellum only in children. These structures would occur as a consolidator in order to organize neurodevelopment in regard to the BS functioning. Finally, the internal body representation building based on multisensory integration is less efficient in children and adolescents which may reflect the slow maturation of the BS in a developing brain.

Remerciements

Je tiens premièrement à adresser mes remerciements aux membres de mon jury de thèse. Aux Docteurs Laure Pisella et Olivier Pascalis pour avoir accepté d'évaluer les travaux de cette thèse et au Docteur Anne Kavounoudias, au Professeur Christophe Bourdin et au Docteur Caudron Sébastien pour avoir accepté de juger ces travaux.

Dans un deuxième temps je voudrais adresser mes plus chaleureux et sincères remerciements aux membres de l'équipe avec qui j'ai travaillé, ma petite famille de thèse.

Je commencerais par remercier ma directrice de thèse Christine Assaiante.

Christine, merci tout d'abord de m'avoir permis de réaliser cette thèse. Merci pour votre encadrement, le temps et l'énergie dépensé à me corriger, me guider, me conseiller et à essayer de m'apprendre ce qu'est le métier pas toujours évident de chercheur. Merci également pour votre gentillesse et votre patience.

Une grand merci à Marianne Vaugoyeau. Marianne merci tout d'abord d'avoir dit à Christine que je cherchais à réaliser une thèse ! Ensuite, un grand merci pour le temps que tu as pris pour m'aider lors des acquisitions et des analyses qui ont aidé à mener à bien cette thèse. Merci aussi pour tous ces moments agréables autour d'un café ou d'une cigarette, pour tes coups de gueules instructifs, pour nos papotages et ragottages, pour ta bonne (et mauvaise humeur) et pour ton petit grain de folie qui me rappelle le mien ...

Et je terminerais en remerciant Fabien Cignetti...Par où commencer, Fabien, merci pour ta patience (assez peu élevée), ton aide (énorme) dans les analyses de neuroimagerie, pour le temps pris pour répondre à mes questions souvent idiotes, pour ton soutien au long de ces (presque) 4 années à travailler ensemble. Je garderais aussi de toi cette phrase mythique « de la rigueur Aurelie, de la rigueur » qui résonne à mes oreilles dès que je me rends compte que je fais une bêtise. Mais Fabien, merci surtout pour ton amitié qui m'a été des plus précieuses au cours de ces (presque) 4 ans et pour tes blagues nulles que tu trouves géniales. Je le redirais encore et encore mais tu as été ma révélation lors de ce voyage en voiture pour Bordeaux. Merci sincèrement du fond du cœur ! Je m'arrête là sinon je vais tomber dans une de mes diarrhées émotionnelles que tu adore tellement.

Merci à vous trois pour cette ambiance de travail agréable et ces échanges plus que sympathiques, pour ces moments partagés et d'avoir fait de ces (presque) 4 ans une expérience mémorable.

Cela fait maintenant 5 ans que j'erre dans la fédération 3C au sein de ce laboratoire de Neurosciences Cognitives entre mes différents stages de recherche et évidemment ces (presque) 4 années de thèse. J'y ai rencontré des gens formidables et sympathiques. A chaque personne de ce laboratoire avec qui j'ai pu échanger, je vous dis merci car ça n'en a rendu mon expérience que meilleure. Une pensée particulière à Lucianna De Stephanis notre extraordinaire gestionnaire qui a toujours une solution à tout et à Didier Louber qui a passé pas mal de temps au rez-de-jardin pour me monter un poste de manip et qui malgré tout ce qu'il avait à faire accourait à mon secours lorsque plus rien ne fonctionnait.

Vient au tour de mes ami(e)s. Clara Bourrelly, mais qu'aurais-je fais sans toi ! Sans ce soutien, cette amitié, nos soirées décompressions pour oublier nos journées, nos problèmes de thèse, de mecs, de ras le bol (on a tout de même frôlé plus d'une fois la mort subite avec Tanti&co à quelques part). Nous nous sommes connues en dernière années de Licence, on voulait en arriver là quoi qu'il puisse nous en coûter et voilà nous y sommes arrivés au bout de cette envie de faire un doctorat de Neurosciences. Merci pour ta présence virtuelle mais quotidienne au bureau. Grâce à ça toutes mes journées mêmes les plus dures se sont terminées en mode #Balek ou #Mariole c'est-à-dire avec le sourire. Mais je te remercie surtout pour les passions que tu découvres dont le photomontage pour embêter *tu sais qui*, qu'est-ce que j'ai pu rire. Merci pour tous ces merveilleux souvenirs qui ont fait de ces années des moments principalement heureux. Renard. Louve.

Nelson, merci pour ton soutien de copine malgré ta barbe épaisse et fournie. Merci pour tous ces moments de rire et de délire. Tu as été là dans les bons moments mais aussi dans mes moments de galères que ça soit physiquement ou par téléphone pour me soutenir et pour ça je pense que tu mérites toi aussi une médaille. A toi aussi Renard.

Chichon, Natacha et Damien, pour n'avoir jamais été très loin...

Un dernier mot pour ma famille. Mes parents Doris et Fred, mes frères Antony et Fredrik, merci pour votre patience, votre soutien et votre écoute.

A mon Cacou, aucun mot ne peut et ne pourra jamais décrire ce lien qui nous unit.

Une pensée également pour mon grand-père.

Table des matières

| | |
|---|----|
| Préambule | 15 |
| I. Introduction générale | 17 |
| Chapitre 1. De la perception de l'action à la formation des représentations internes | 17 |
| A. Le couplage perception-action | 17 |
| <i>A.1 Les apports initiaux de la psychologie écologique</i> | 17 |
| <i>A.2 La perception et la reconnaissance du mouvement humain</i> | 18 |
| <i>A.3 La découverte des neurones miroirs et leur rôle fonctionnel</i> | 19 |
| <i>A.4 Le système de neurones miroirs chez l'Homme</i> | 20 |
| <i>A.5 Influence bilatérale entre la perception d'une action et l'exécution d'une action</i> | 22 |
| <i>A.6 Influence de l'expérience motrice sur la perception du mouvement</i> | 23 |
| B. Les représentations internes | 24 |
| <i>B.1 La théorie des modèles internes</i> | 24 |
| <i>B.2 L'imagerie motrice pour accéder aux représentations internes</i> | 26 |
| <i>B.3 Le schéma corporel : les représentations internes du corps au service de l'action</i> | 27 |
| <i>B.3.1 De l'image du corps au schéma corporel</i> | 27 |
| <i>B.3.2 L'intégration multisensorielle et la repondération sensorielle</i> | 29 |
| <i>B.3.3 La proprioception : l'information essentielle pour construire le schéma corporel</i> | 30 |
| <i>B.3.4 Acuité proprioceptive et schéma corporel</i> | 31 |
| C. La plasticité du schéma corporel | 32 |
| <i>C.1 La plasticité de l'image du corps</i> | 32 |
| <i>C.2 Modulation des représentations du corps lors d'illusion de mouvement</i> | 34 |

| | |
|---|----|
| Chapitre 2. Les bases neurales du schéma corporel | 36 |
| A. Le réseau sensorimoteur | 36 |
| <i>A.1 Le système sensoriel</i> | 37 |
| <i>A.1.1 L'organisation somatotopique du système sensoriel</i> | 37 |
| <i>A.1.2 La fonctionnalité de l'organisation somatotopique du système sensoriel</i> | 37 |
| <i>A.2 Le système moteur</i> | 38 |
| <i>A.2.1 Le rôle des aires motrices primaires</i> | 38 |
| <i>A.2.2 Les aires prémotrices et l'intention de l'action</i> | 39 |
| <i>A.3 Les ganglions de la base</i> | 40 |
| <i>A.4 Le cervelet</i> | 41 |
| <i>A.4.1 Le cervelet et l'adaptation motrice</i> | 41 |
| <i>A.4.2 Le cervelet : l'estimation d'erreur dans le modèle inverse</i> | 42 |
| | |
| B. Le système spécialisé du cortex pariétal postérieur | 43 |
| <i>B.1 Le rôle du cortex pariétal postérieur</i> | 43 |
| <i>B.2 Le cortex pariétal et le schéma corporel</i> | 43 |
| | |
| C. Le réseau fronto-pariétal | 45 |
| <i>C.1 L'activité couplée du cortex frontal et du cortex pariétal dans les illusions de mouvement</i> | 45 |
| <i>C.2 La dominance hémisphérique droite du réseau fronto-pariétal pour la conscience corporelle</i> | 46 |
| | |
| Chapitre 3. La construction du schéma corporel | 48 |
| A. Couplage perception-action à la base des représentations internes | 48 |
| <i>A.1 Un couplage perception-action opérationnel dès la naissance</i> | 48 |
| <i>A.2 Le développement de la perception de l'action</i> | 51 |
| A.2.1 La perception précoce du Mouvement Humain | 51 |

| | | |
|--------------------|--|----|
| A.2.2 | <i>Fonctionnement précoce du système miroir</i> | 53 |
| A.2.3 | <i>Une théorie sur la genèse des neurones miroirs</i> | 54 |
| A.2.4 | <i>L'apprentissage et l'expérience module l'activité du MNS au cours du développement</i> | 55 |
| A.2.5 | <i>Le couplage perception-action : le socle des représentations du corps en action</i> | 57 |
| B. | La maturation tardive des représentations internes du corps et de l'action .. | 57 |
| B.1 | <i>La construction des représentations du corps</i> | 57 |
| B.1.1 | <i>Représentation spatiale du corps chez l'enfant de quelques mois</i> | 57 |
| B.1.2 | <i>Maturation d'une représentation spatiale visuelle du corps au cours de l'enfance</i> | 58 |
| B.1.3 | <i>La double trajectoire de maturation d'une représentation spatiale du corps</i> | 59 |
| B.2 | <i>La contribution inégale des informations sensorielles au contrôle postural</i> | 60 |
| B.3 | <i>Une lente maturation des représentations internes : évaluation par l'imagerie motrice</i> | 61 |
| B.4 | <i>Réactualisation des représentations internes au cours de l'enfance</i> | 63 |
| B.5 | <i>Amélioration de l'acuité proprioceptive avec l'âge</i> | 64 |
| Chapitre 4. | Le développement cérébral et les bases neurales du schéma corporel | 66 |
| A. | La maturation structurelle | 66 |
| A.1 | <i>La matière grise</i> | 67 |
| A.2 | <i>La matière blanche</i> | 69 |
| A.3 | <i>La puberté impacte la maturation structurelle</i> | 70 |
| B. | La maturation fonctionnelle | 71 |
| B.1 | <i>D'une activation diffuse à plus focal : un principe développemental</i> | 71 |
| B.2 | <i>La mise en place des réseaux fonctionnels à partir de l'imagerie fonctionnelle de repos</i> | 72 |
| B.3 | <i>Lien entre maturation fonctionnelle et maturation structurelle</i> | 73 |

| | |
|---|-----|
| C. La maturation précoce du réseau sensorimoteur et tardive du réseau fronto-pariétal | 74 |
| II. Objectifs expérimentaux | 77 |
| III. Etudes expérimentales | 78 |
| A. Etude 1 : Comment le système des représentations du corps se développe ? | 78 |
| Abstract | 79 |
| 1. Introduction | 80 |
| 2. Methods | 82 |
| <i>2.1 Participants</i> | 82 |
| <i>2.2 Paradigm</i> | 82 |
| <i>2.3 Pre-scanning session</i> | 82 |
| <i>2.4 MRI data acquisition</i> | 83 |
| <i>2.5 Data analyses</i> | 84 |
| <i>2.5.1 fMRI</i> | 84 |
| <i>2.5.2 White matter</i> | 86 |
| <i>2.5.2 Grey matter</i> | 87 |
| 3. Results | 88 |
| <i>3.1 Brain regions contributing to the BRS in children and adults</i> | 88 |
| <i>3.2 Differences in brain activation with age</i> | 91 |
| <i>3.3 Supplementary analyses</i> | 93 |
| 4. Discussion | 94 |
| <i>4.1 Age-related changes in somatosensory and parietal activations</i> | 94 |
| <i>4.2 Disengagement of the anterior prefrontal cortex with development</i> | 96 |
| <i>4.3 Methodological considerations</i> | 97 |
| Conclusion | 98 |
| 5. Supplementary material | 99 |
| References | 102 |
| | |
| B. Etude 2 : Approche corrélacionnelle entre cerveau et précision de la position articulaire chez l'enfant | 111 |

| | |
|---|-----|
| 1. Introduction | 112 |
| 2. Methods | 115 |
| 2.1 <i>Participants</i> | 115 |
| 2.2 <i>Proprioceptive matching task</i> | 116 |
| 2.2.1 <i>Experimental behavioural design</i> | 116 |
| 2.2.2 <i>Behavioural data acquisition and analysis</i> | 116 |
| 2.3 <i>Imaging procedure</i> | 117 |
| 2.4 <i>Image preprocessing</i> | 118 |
| 2.5 <i>Functional connectivity analysis</i> | 118 |
| 3. Results | 121 |
| 3.1 <i>Improvement of the proprioceptive accuracy and acuity in limb position with age</i> | 121 |
| 3.2 <i>Association between proprioceptive accuracy and connectivity of individuals ROI</i> | 121 |
| 4. Discussion | 124 |
| 4.1 <i>Integrating body limbs' position relies on the FPN and the SMN functional interaction</i> | 124 |
| 4.2 <i>The maturation of the FPN-SMN through development</i> | 125 |
| 4.3 <i>The additional contribution of cortico-cerebellar connections during childhood to integrate body limb position</i> | 126 |
| Conclusion | 127 |
| 5. Supplementary material | 128 |
| References | 129 |
| | |
| C. Etude 3 : Comment la congruence entre une action observée et exécutée influence le couplage perception-action au cours de l'enfance et de l'adolescence ? | 155 |
| 1. Introduction | 156 |
| 2. General methods | 159 |
| 2.1 <i>Participants</i> | 159 |
| 2.2 <i>Visual stimuli</i> | 160 |
| 3. Experiment 1 | 161 |
| 3.1 <i>Paradigm and Data analysis</i> | 161 |
| 3.2 <i>Statistical Analysis</i> | 162 |
| 3.3 <i>Results</i> | 162 |

| | |
|---|-----|
| 3.3.1 <i>Body processing selectivity</i> | 162 |
| 4. Experiment 2 | 163 |
| 4.1 <i>Paradigm</i> | 164 |
| 4.2 <i>Procedure</i> | 165 |
| 4.3 <i>Data analyses</i> | 165 |
| 4.4 <i>Results</i> | 166 |
| 4.4.1 <i>Congruent action modulates the perception in children and adolescents</i> .. | 166 |
| 4.4.2 <i>The additional contribution of the ‘Vincentization’</i> | 167 |
| 5. Discussion | 169 |
| 5.1 <i>Visuo-spatial changes : specific body process with respect to object</i> | 169 |
| 5.2 <i>How action influence perception: interference or facilitation?</i> | 170 |
| Conclusion | 173 |
| References | 173 |
| | |
| IV. Discussion générale | 181 |
| 1. Bases neurales du schéma corporel et principes neurodéveloppementaux .. | 181 |
| A. <i>Mise en place précoce des bases neurales</i> | 181 |
| B. <i>Influence de la maturation structurelle sur la maturation fonctionnelle</i> | 182 |
| C. <i>L’engagement du cervelet et du cortex frontopolaire au service de la maturation du schéma corporel</i> | 183 |
| D. <i>Le désengagement des structures cérébrales : une signature développementale de la spécialisation des réseaux fonctionnels</i> | 184 |
| 2. Le couplage perception-action alimente la maturation du schéma corporel | 185 |
| A. <i>Mise à jour du schéma corporel : de la dominance des informations visuelles vers une intégration visuo-proprioceptive</i> | 185 |
| B. <i>Corrélatés cérébraux du couplage perception-action et du schéma corporel</i> | 187 |

| | |
|--|-----|
| 3. Conclusion et Perspectives | 190 |
| A. <i>Le réseau de l'intégration proprioceptive : de l'enfance à l'adolescence...</i> | 190 |
| B. <i>Maturation structurelle et évaluation proprioceptive : approche</i> <i>corrélacionnelle</i> | 191 |
| C. <i>Maturation des tractus de matières blanches et connectivité fonctionnelle :</i> <i>influence réciproque</i> | 192 |
| D. <i>Bases neurales du contrôle postural : similitudes avec le réseau du schéma</i> <i>corporel ?</i> | 192 |
| E. <i>Représentations du corps et de l'action : bases neurales communes ?</i> | 193 |
| F. <i>Approche corrélacionnelle cerveau-comportement au service des pathologies</i> <i>développementales</i> | 194 |
| | |
| Annexes | 195 |
| 1. Protracted development of the proprioceptive brain network during and beyond adolescence..... | 195 |
| 2. Developmental changes in brain connectivity related to improvement of anticipatory motor control..... | 196 |
| 3. Anticipatory motor control in developmental dyslexia and developmental coordination disorder: does comorbidity matter? | 197 |
| | |
| Valorisation de la thèse | 198 |
| Production scientifiques | 198 |
| Articles scientifiques | 198 |
| Actes de congrès..... | 198 |
| Formations spécialisées | 199 |
| | |
| Bibliographie | 200 |

Préambule

Alors que vous êtes confortablement installé à votre bureau en lisant ce manuscrit, vos jambes sont probablement cachées de votre vue, pourtant, vous êtes en mesure de dire très exactement comment elles sont positionnées. De la même façon, si vous souhaitez attraper un objet, vous êtes capable de savoir quel segment corporel mobiliser et de le localiser tout au long de l'exécution de votre action. Ces connaissances implicites que l'être humain possède sur ses différents segments corporels engagés dans l'action, leurs caractéristiques, leurs localisations dans l'espace ainsi que leurs interactions avec l'environnement, sont stockées au niveau cérébral sous forme d'une représentation interne appelé le schéma corporel.

Dans le courant actuel de pensées, les représentations internes apparaissent être le fondement même d'une motricité optimale nous permettant d'interagir ou d'agir avec notre environnement ainsi qu'avec nos congénères. Cependant, au cours de la vie, d'importants bouleversements morphologiques et cérébraux vont se produire, notamment au cours de l'enfance et de l'adolescence. Il apparaît alors essentiel que le schéma corporel puisse s'adapter en fonction de ces changements afin de toujours permettre une motricité finalisée et opérationnelle. Si le développement des représentations internes est bien documenté grâce aux données comportementales, en revanche la connaissance de leurs corrélats cérébraux depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte demeure encore largement insuffisante. Par conséquent, comprendre comment le cerveau en développement va gérer la construction et l'adaptation de ces représentations du corps, constitue l'objectif de mes travaux de thèse.

Pour cela nous avons exploré le traitement central des informations sensorielles, principalement proprioceptives, essentielles pour la construction et la mise à jour des représentations internes du corps, chez l'enfant et l'adolescent au développement typique. A partir de protocoles expérimentaux couplant comportements et imagerie cérébrale, nous avons exploré le développement cérébral des représentations du corps à la fois dans ses aspects fonctionnels et structurels. Ce manuscrit de thèse débute par une revue de la littérature regroupant les différentes approches conceptuelles du schéma corporel au cours de l'ontogénèse ainsi que les corrélats cérébraux associés. La partie expérimentale est constituée de trois études destinées à répondre aux questions de l'intégration et de l'utilisation des informations proprioceptives dans la construction du schéma corporel dans un cerveau en développement au cours de l'enfance et de l'adolescence. La dernière partie est l'occasion de discuter de l'apport spécifique de nos travaux et de nos interprétations au regard des connaissances actuelles de la

littérature, notamment sur les grands principes neurodéveloppementaux ainsi que sur l'importance de l'intégration proprioceptive et de la repondération sensorielle pour la mise à jour des représentations du corps en action. Des perspectives sont esquissées pour conclure cet ouvrage afin d'approfondir les connaissances dans le domaine encore novateur de la construction du schéma corporel dans un corps et un cerveau en pleine mutation.

I. Introduction générale

Chapitre 1. De la perception de l'action à la formation des représentations internes

Evoluer dans notre environnement est possible grâce à notre capacité d'agir et d'interagir avec notre milieu sur la base d'un couplage entre les informations provenant de notre propre corps et les informations provenant de l'environnement physique et social. Pour agir efficacement il est nécessaire d'avoir une connaissance précise de nos capacités corporelles engagées dans l'action. Cette connaissance comprend la composition des différentes parties du corps, la localisation des différents segments corporel dans l'espace, les relations qu'entretiennent ces segments corporel ou encore les limites physiques du corps. Ces informations se retrouvent au niveau cérébral sous forme de représentations internes renseignant sur les caractéristiques de l'action que le corps réalise et sur son interaction avec l'environnement.

A. Le couplage perception-action

A.1. Les apports initiaux de la psychologie écologique

Il nous est possible d'agir et d'interagir avec notre environnement grâce à un couplage qui est réalisé entre ce que nous percevons de notre environnement et l'action que nous réalisons pour agir sur cet environnement. Il existerait une relation étroite entre la perception de l'environnement et les capacités motrices de l'individu qui perçoit cet environnement, permettant ainsi la création d'une interaction fonctionnelle précoce (Witt, 2011). Le couplage perception-action provient de l'approche écologique développée par Gibson (1977, 1979) sur le postulat que la perception première des objets entraîne la création d'affordances qui sont définies comme les possibilités d'agir sur un objet. Plus précisément, percevoir un objet revient à percevoir ses caractéristiques propres (*e.g.* sa forme, sa taille, son orientation) permettant d'interagir avec lui. Le couplage perception-action favorise la notion que la perception implique des processus reliant l'environnement à l'action potentielle pouvant être réalisée par celui qui perçoit. Le monde serait donc perçu par l'Homme au travers de capacités et d'intentions d'actions. En conséquence, un environnement identique serait perçu différemment par deux observateurs qui possèdent des habiletés motrices différentes (Witt, 2011).

A.2. La perception et la reconnaissance du mouvement humain

La théorie du couplage perception-action, telle qu'elle est envisagée aujourd'hui dans le champ de la cognition motrice, comprend également le lien entre la perception d'une action réalisée par un tiers et l'influence que cela peut avoir sur l'action de l'observateur. Ce système de perception pour l'action permettrait la reconnaissance et la compréhension du mouvement observé tout en évaluant l'intention de l'acteur (Wilson & Knoblich, 2005). Cette théorie de perception pour l'action suppose la création d'un lien associatif entre un mouvement et ses répercussions visuelles nécessaire à la création d'une résonance entre la perception et l'action (Thornton & Knoblich, 2006).

Pour percevoir le mouvement humain, les informations visuelles vont projeter sur les aires visuelles primaires (V1 ; cortex occipital ; aire de Brodmann (BA) 17) afin de réaliser un traitement précoce de l'information permettant d'extraire les caractéristiques de la forme observée. Ces informations visuelles projettent ensuite sur des aires visuelles secondaires (V2 ; BA 18), en occipito-temporal, permettant l'identification de ce qui est observé (*i.e.* voie ventrale dite « du quoi ») et en occipito-pariétal permettant une analyse visuo-spatiale du signal (*i.e.* voie dorsale dite « du où ») (Goodale & Milner, 1992; Milner & Goodale, 2008). Cependant, les études évaluant la perception du mouvement humain rapportent que les mécanismes visuels ne semblent pas être les seuls impliqués dans la discrimination d'un mouvement humain. En effet, les réseaux anatomiques identifiés chez le singe présentent des connexions entre V1 et l'aire motrice primaire (M1). La voie dorsale et la voie ventrale identifiées lors du traitement des informations visuelles vont projeter sur les aires frontales motrices, rendant ainsi possible une contribution dans l'action de ce système de doubles voies du traitement de l'information visuelle (Goodale & Milner, 1992).

La perception minimaliste de points lumineux en mouvement sous forme humanoïde permet non seulement de reconnaître et de discriminer un mouvement biologique mais également d'extraire des caractéristiques spécifiques de l'action observée comme l'intention ou encore l'humeur et le genre de l'acteur (Johansson, 1973). Cependant, l'orientation de ces stimuli semble être une condition essentielle pour reconnaître un mouvement humain. En effet, des stimuli de mouvement humain présentés à l'envers impactent négativement les performances de discrimination visuelle, qui peuvent se révéler similaires à la perception de points lumineux présentés de manière aléatoire (Troje & Westhoff, 2006). Il semblerait donc que la capacité d'un individu à reconnaître un mouvement humain implique bien évidemment des réseaux du

traitement des informations visuelles mais nécessite aussi les réseaux du traitement des informations motrices, en étroite connexion avec le répertoire sensorimoteur de l'individu.

A.3. La découverte des neurones miroirs et leur rôle fonctionnel

Au cours des années 1990, sont découverts dans les aires cérébrales prémotrices chez le singe, des neurones activés à la fois lors de l'observation d'une action et lors de l'exécution d'une action identique ou similaire (di Pellegrino et al., 1992; Rizzolatti & Craighero, 2004). La découverte de ces neurones, appelés *neurones miroirs*, a permis d'étendre le rôle des aires motrices à une valence de plus haut niveau cognitif en les faisant intervenir dans la perception et la compréhension de gestes exécutés par un tiers.

Les études en électrophysiologie chez le macaque ont permis de découvrir dans la région prémotrice ventrale (Rizzolatti et al., 1996), puis dans le cortex pariétal (Caggiano et al., 2009) et le cortex frontal (Iacoboni et al., 2005) une nouvelle classe de neurones visuo-moteurs sensible aux mouvements biologiques. Ce type de neurones possède un patron de décharge similaire lors de l'exécution et de l'observation d'une action (*e.g.* saisie de nourriture) identique ou similaire réalisée par un autre individu (*i.e.* humain ou singe) et dirigée vers un but (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996). Pour que ces neurones soient actifs lors de l'exécution d'une action, une interaction entre l'effecteur biologique (*e.g.* main, bouche) et un objet (*e.g.* nourriture) doit avoir lieu. En effet, ces neurones spécifiques ne vont pas s'activer lors de la seule observation de l'objet, ni lors de l'exécution d'une action avec un outil, ou encore lors de l'exécution d'une action intransitive (*i.e.* sans objet) (Rizzolatti et al., 1996; Rizzolatti & Luppino, 2001). Ces neurones miroirs présentent une généralisation dans leurs activations, c'est-à-dire qu'ils vont être actifs indépendamment de l'objet ou de l'effecteur utilisé. Cependant, certains groupes de neurones vont coder pour une action spécifique alors que d'autres vont pouvoir coder jusqu'à trois actions. Cette dernière information a entraîné une différenciation de ces deux types de neurones (Gallese et al., 1996), le premier ayant une activation strictement congruente (*i.e. strictly congruent* : une seule action codée), le second ayant une activation considérée comme globalement congruente (*i.e. broadly congruent* : codage d'actions similaires). Néanmoins, ces deux types de neurones vont avoir une activité correspondante en termes de but à coder et des moyens mis en œuvre (*i.e.* quel effecteur utiliser) pour atteindre ce but (Rizzolatti & Craighero, 2004, pour revue).

Une des hypothèses retenues pour expliquer le rôle fonctionnel des neurones miroirs est que l'observation d'une action dirigée vers un but serait à la base de la compréhension de l'action (Rizzolatti et al., 2001). Il a ainsi été révélé chez le singe, que la décharge de ces neurones était enregistrée même lorsque l'animal ne pouvait accéder visuellement au déroulement complet de l'action réalisée. En effet, ces neurones vont être capables de décharger, que la fin d'un geste de saisie soit cachée ou non (Umiltà et al., 2001). Cela suggère que le singe possède suffisamment d'informations liées au mouvement exécuté (*i.e.* type d'effecteur et objet à saisir) pour « *comprendre* » ce que l'expérimentateur réalise. Cependant, ces neurones déchargent uniquement si le geste a un but réel, c'est-à-dire que la simple information visuelle de l'exécution de l'action (*i.e.* mimer l'action) ne suffit pas à induire une activité neuronale. C'est donc la compréhension du geste réalisé qui va déterminer la décharge neuronale (Umiltà et al., 2001), donnant aux *neurones miroirs* une fonctionnalité dans la compréhension d'une action dirigée vers un but. Pour que cette compréhension de l'action soit effective, il est suggéré que le singe se baserait sur une représentation mentale liée à l'action lorsque celui-ci n'a pas accès visuellement à la fin du mouvement.

A.4. Le système de neurones miroirs chez l'Homme

Suite à la découverte des neurones miroirs chez le singe, deux théories sur le lien fonctionnel entre la perception et l'action font leur apparition chez l'Homme. La première théorie énoncée par Prinz (1997) décrit un nouveau principe de codage commun (*the common coding principle*) dans lequel percevoir un évènement et planifier une action partageraient des représentations cérébrales communes. Plus tard, Hommel et al. (2001) énoncent la théorie du codage d'évènement (*The theory of event coding*) où ils suggèrent que les représentations sensorielles utilisées dans la perception recouvrent les représentations motrices utilisées dans la planification du mouvement. Un grand nombre d'études, utilisant différentes méthodes d'exploration du cerveau humain (stimulation magnétique transcrânienne (TMS), électroencéphalographie (EEG), imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)), viennent étayer ces théories et révèlent chez l'Homme l'existence d'un système analogue à celui du singe: le *système de neurones miroirs* (Figure 1 ; Buccino et al., 2004a, 2004b, 2001 ; Decety et al., 1997 ; Fadiga et al., 1995 ; Grafton et al., 1996 ; Grèzes et al., 2003 ; Hari et al., 1998 ; Iacoboni et al., 1999 ; Nishitani & Hari, 2000 ; Rizzolatti et al., 1996).

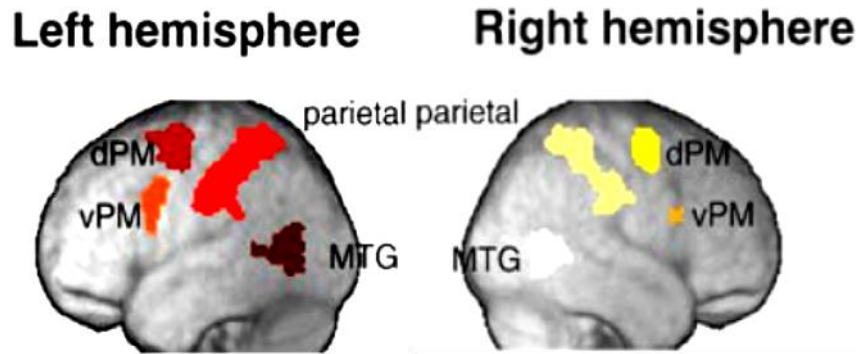


Figure 1 : Le système de neurones miroirs chez l'Homme. Estimation des contrastes lors de l'observation de 8 actions pour 8 régions d'intérêt obtenue par un masque inclusif avec l'exécution motrice et exclusivement avec l'observation d'images brouillées. Extrait de Gazzola et al., 2007.

De plus, ces études révèlent de nouvelles fonctionnalités liées à ce système qui n'étaient pas présentes chez le singe. Par exemple, une étude en TMS révèle que les mouvements intransitifs ne possédant ni sens, ni but, seraient codés chez l'Homme par un système analogue à celui des neurones miroirs (Fadiga et al., 1995; Maeda et al., 2002; Patuzzo et al., 2003). Fadiga *et al.* (1995), examinant les potentiels évoqués moteur (MEPs) lors d'une stimulation par TMS, ont révélés une facilitation du cortex moteur lorsque les participants observaient des mouvements transitifs (*i.e.* geste de saisie) ou intransitifs (*i.e.* mouvement du bras) par rapport à l'observation d'objet. Cette facilitation est reflétée par l'augmentation de l'amplitude des MEPs par rapport à la condition contrôle (*i.e.* observation d'objet), pour les muscles que les participants utiliseraient pour réaliser eux-mêmes ce type de mouvement. Il est alors suggéré par ces auteurs que la facilitation observée résulterait d'une facilitation de l'activation du cortex moteur primaire suite à l'activation *miroir* du cortex prémoteur. De plus, les études en IRMf ont permis de confirmer à la fois une activation de ce *système miroir* pour des mouvements engendrant une action mais également de préciser que l'activation de ce système reposerait sur le répertoire moteur spécifique de l'observateur (Buccino et al., 2004a, 2004b). Une comparaison entre l'observation d'une action (*i.e.* mordre) réalisée par différentes espèces (*i.e.* homme, singe, chien) révèle une activation cérébrale commune indépendamment de l'espèce qui réalise l'action. Cependant, lorsqu'il s'agit de gestes de communication spécifique à l'espèce, (*i.e.* chien qui aboie) aucune activation *miroir* n'est engendrée (Buccino et al., 2004b). De plus, une activation somatotopique du cortex prémoteur apparaît également lors de l'observation d'une action. Autrement dit, voir un mouvement réalisé par une bouche, une main ou encore un pied active les mêmes régions fonctionnelles spécifiques du cortex prémoteur comme si l'observateur effectuait réellement ces mouvements (Buccino et al., 2001a). La reconnaissance d'actions pourrait reposer sur ces différents mécanismes. Le premier mécanisme utiliserait le

répertoire moteur à disposition de l'individu qui observe, entraînant l'activation de son système sensorimoteur. Le second, permettant la reconnaissance d'une action n'appartenant pas au répertoire moteur de l'observateur, serait essentiellement possible grâce aux informations visuelles sans implication aucune de son système moteur (Buccino et al., 2004c).

Les différentes études évaluant ce lien fonctionnel entre l'observation d'action et l'exécution d'une action sous tendue par un système d'activation *miroir*, souligne que ce système permettrait la compréhension de l'action grâce à la transformation de l'action observée en une action propre de l'observateur (Gallese et al., 2004; Keysers & Gazzola, 2006; Rizzolatti & Craighero, 2004). Les mécanismes centraux attestant d'un lien fonctionnel entre la perception d'une action et le système moteur ont été mis à jour grâce aux techniques de neuroimagerie chez l'Homme et impliqueraient donc les représentations sensorielles, sollicitées lors de la perception d'une action et les représentations motrices, utilisées lors de la planification et l'exécution d'une action (Decety & Grèzes, 1999; Rizzolatti & Craighero, 2004). Ce *système miroir* chez l'Homme permettrait de corréler les mouvements observés à nos propres mouvements afin d'en reconnaître la signification. Ceci suggère que la perception de soi et la perception d'autrui reposerait sur un partage des représentations communes (Decety & Sommerville, 2003) liées au système sensorimoteur de celui qui observe ou perçoit.

A.5. Influence bilatérale entre la perception d'une action et l'exécution d'une action

Au niveau comportemental, il existe un couplage étroit entre l'observation d'un mouvement et l'exécution d'une action. En effet, l'influence de la perception sur l'action ou de l'action sur la perception, laissent entrevoir le recouvrement de ces deux modalités. Par exemple, Hamilton et al. (2004) ont montré que l'action peut biaiser la discrimination d'un objet. Ainsi l'évaluation du poids d'une boîte portée par un acteur apparaît dépendante du poids (*e.g.* légère ou lourde) de la boîte que les sujets devaient soulever. Lorsque les sujets soulevaient activement la boîte, ils estimaient que le poids de la boîte de l'acteur était lourde lorsque la leur était légère et inversement. L'action réalisée par l'observateur entraîne donc un biais dans l'évaluation du poids de la boîte porté par l'acteur. De plus, la perception et l'exécution d'une action peuvent s'influencer l'un l'autre. En effet, selon la congruence entre le mouvement observé et le mouvement réalisé, une modulation du couplage entre la perception d'une action et l'exécution apparaît. Lorsqu'il existe une congruence (ou compatibilité) entre le mouvement observé et l'exécution d'une action, la perception de l'action entraîne une réduction du temps nécessaire aux participants pour donner une réponse (Brass et al., 2001a; Brass et al., 2001b; Reed &

Farah, 1995) suggérant que le temps pour planifier le mouvement est réduit (Craighero et al., 2002). En revanche, l'incongruence (ou incompatibilité) entre le mouvement observé et l'exécution d'une action provoque une détérioration de la capacité de l'observateur à extraire des informations relatives au mouvement observé, comme par exemple la vitesse de marche.

A.6. Influence de l'expérience motrice sur la perception du mouvement

La découverte des *neurones miroirs*, comme base neurophysiologique du couplage perception-action amène l'idée que ce sont les aptitudes motrices d'un individu qui vont affecter son jugement sur ce qu'il perçoit. Cela signifie que les expériences ou habiletés motrices de deux personnes peuvent engendrer une impression différente du monde qui les entoure. En effet, plus un mouvement perçu est familier avec notre propre répertoire moteur, meilleure est l'aptitude à discriminer ou même à anticiper le mouvement observé (Knoblich & Flach, 2001). Au niveau cérébral, l'observation d'un mouvement faisant partie du répertoire moteur propre à un individu entraîne l'augmentation de l'activité des régions sensorimotrices (*e.g.* prémoteur, pariétal, cervelet) par rapport à un mouvement qui est vu fréquemment mais qui n'a jamais été exécuté par le sujet (Calvo-Merino et al., 2006). Inversement, plus les performances d'exécution pour un nouveau mouvement sont élevées, meilleure est la discrimination visuelle de ce même mouvement (Casile and Giese, 2006). Les mécanismes neuronaux mis en jeu lors de l'observation du mouvement reposent fortement sur ceux utilisés lors de la planification et l'exécution du mouvement. L'activation des réseaux sensorimoteurs lors de la perception d'un mouvement familier à son propre répertoire moteur permettrait d'estimer avec une plus grande précision la finalité d'une action (Craighero et al., 2002; Knoblich and Flach, 2001). Le couplage fonctionnel perception-action semble essentiel pour comprendre l'action exécutée et permet d'inférer l'intention d'une autre personne. Ces inférences semblent être plus précises lorsqu'elles reposent sur notre propre répertoire moteur. La nécessité de conserver une trace précise des informations générées lors de l'exécution d'une action semble alors essentielle pour que ce couplage fonctionnel soit efficace. Les représentations internes permettent précisément de conserver au niveau cérébral les informations liées à l'exécution d'une action incluant l'utilisation de son corps, les spécificités de l'action exécutée ou encore les conséquences sensorielles de l'exécution d'une action ou d'un changement dans l'environnement.

B. Les représentations internes

Les représentations internes sont définies comme un ensemble de connaissances implicites concernant les caractéristiques physique du corps, de l'environnement extérieur ainsi que de leurs interactions (Wolpert and Ghahramani, 2000). Au niveau physiologique, les représentations internes reposent sur l'activité de structures cérébrales constituant un large réseau fonctionnel (*cf.* chapitre 2). Grâce à leur plasticité, ces réseaux neuronaux sont construits et réactualisés au sein du système nerveux central (SNC). Les informations sensorielles générées par le corps, ainsi que celles de l'environnement vont être intégrées par les représentations internes, les transformant en un seul percept, permettant de contrôler l'exécution d'une action ainsi que de déterminer les commandes motrices nécessaires à la réalisation de la performance motrice. Plusieurs représentations semblent coexister au niveau cérébral, les unes codant les informations liées à l'action les autres codant les informations liées au corps.

B.1. La théorie des modèles internes

Pour pouvoir exécuter un mouvement il est nécessaire que le SNC programme une commande motrice. Les représentations internes liées à l'action reposent sur une théorie modélisant l'interaction des systèmes sensoriels, moteurs et environnementaux – *i.e.* la théorie des modèles internes – qui serait réalisée et intégrée par le SNC. Deux types de modèles internes semblent coexister permettant l'optimisation du contrôle et de l'exécution de l'action.

La première étape de la réalisation d'un mouvement se déroule de façon inverse. *Le modèle inverse* repose sur la capacité de générer une commande motrice nécessaire à la réalisation d'un comportement souhaité à partir de la connaissance de l'état actuel du système. Le modèle inverse intégrerait les informations sensorielles provenant du corps mais aussi les informations provenant de l'environnement, avant de générer l'action. A travers ce modèle, des transformations sensorimotrices seraient réalisées afin de passer d'un mouvement codé vectoriellement à l'exécution réelle de ce mouvement dans le but d'atteindre l'état souhaité (Krakauer et al., 1999). Pour que le mouvement réalisé soit optimal, le changement d'état consécutif à la commande motrice envoyée doit être connu par le SNC de manière précise et quasi-instantanée afin d'atteindre l'état planifié. Cependant, les informations sensorielles générées lors de l'exécution du mouvement présentent des délais temporels et sont

accompagnées de bruits ce qui suggère que le modèle inverse est couplé à un autre système – le *modèle direct ou prédictif* – lui permettant de fonctionner en s'affranchissant de ces contraintes.

Il est actuellement admis que lors de l'exécution d'un mouvement, les informations sensorielles consécutives aux mouvements vont pouvoir être *prédites* sur la base du modèle prédictif ou direct (Miall & Wolpert, 1996; Wolpert et al., 2003, 1995). Ainsi la commande motrice va être affinée et optimisée en temps réel. La divergence entre les prédictions sensorielles et la réalité des réafférences est la meilleure illustration du rôle de ce modèle. Le modèle direct permettrait la correction en temps réel du mouvement lors de la détection d'une différence entre ce qui a été estimé et la réalité, permettant la réactualisation des représentations de l'action. Le modèle direct semble nécessaire pour résoudre les problèmes rencontrés dans le contrôle moteur. En effet, le délai important dans la transmission des informations sensorimotrices ne pourrait permettre un contrôle de l'action grâce aux retours sensoriels. L'implémentation du modèle direct permettrait d'estimer les conséquences sensorielles d'une action afin d'être utilisées par le modèle inverse avant que les informations sensorielles ne soient réellement intégrées. La prédiction de ces informations sensorielles serait permises grâce à la génération d'une copie de la commande motrice (*i.e.* copie d'efférence) mais aussi des retours sensoriels qui informent sur l'état actuel du système (Friston, 2011; Wolpert et al., 1995; Wolpert & Ghahramani, 2000). Ces prédictions d'états futurs vont alimenter le modèle inverse qui peut dès lors générer les commandes motrices en réduisant la différence entre ce qui a été estimé et ce qui a été réalisé.

Ces modèles vont donc reposer sur l'état du corps agissant à un instant t afin de générer une estimation de son état pendant et après l'exécution d'une action. Il est évident que pour générer correctement et de façon précise une action, l'obtention des informations sur l'état du corps est nécessaire. Une erreur en provenance de l'état du corps aurait un impact direct sur le mouvement réalisé. L'exemple de l'utilisation de retours sensoriels à propos du corps en action (*e.g.* effecteurs utilisés, position) suggère l'existence d'une représentation interne du corps agissant : *le schéma corporel* (Gallagher 2005).

B.2 L'imagerie motrice pour accéder aux représentations internes

L'imagerie motrice est un terme désignant la capacité d'un individu à générer une image mentale de soi en action (*e.g.* du corps dans sa globalité ou de ses segments) au cours de laquelle sont conservées les conséquences sensorielles ainsi que les contraintes biomécaniques de l'action (Annett, 1995; Jeannerod, 1994; Lotze & Halsband, 2006). Cette image mentale du soi en mouvement correspond à une imagerie mentale dynamique d'une action sans pour autant générer de réel mouvement. Cependant, même si imaginer une action n'entraîne pas son exécution, au niveau neurophysiologique il a été observé une activation des aires cérébrales appartenant au contrôle moteur (*e.g.* cervelet, aires motrices et prémotrices, aires pariétales). Imaginer une action reviendrait donc à simuler une action qui serait inhibée avant son exécution (Decety & Ingvar, 1990; Jeannerod, 2001, 1994; Johnson, 2000 ; Prinz, 1994). Nous avons décrit précédemment, que le système de neurones miroirs chez l'Homme présentait un recouvrement lors de l'observation et de l'exécution d'action mais cette activité commune est également présente pour les *actions imaginées* (*e.g.* Buccino et al., 2001b; Decety et al., 1997; Decety and Grèzes, 2006).

Deux imageries motrices peuvent être évoquées, une imagerie motrice interne où l'individu se représente l'action en première personne et une imagerie motrice externe où l'individu se représente l'action à la troisième personne, c'est à dire lors de l'observation d'un autre individu effectuant une action. Cette aptitude permettrait donc d'interroger la qualité des représentations internes, puisque lors de la simulation d'action, les paramètres biomécaniques et temporels (Decety et al., 1989; Sirigu et al., 1996) caractérisant le mouvement sont conservés. En effet, il a été rapporté avec le paradigme de chronométrie mentale, que le temps nécessaire pour réaliser une action est identique à celui nécessaire pour imaginer réaliser la même action (Decety et al., 1989; Decety and Michel, 1989). Ce résultat majeur révèle une invariance temporelle entre action réalisée et simulée, suggérant que les caractéristiques de l'action sont encodées de la même façon que l'action soit imaginée ou exécutée. De plus, il a également été observé qu'une action difficile ou impossible à réaliser du fait des contraintes biomécaniques est plus difficile à imaginer (Parsons, 1994). Les représentations internes qui sont impliquées dans l'exécution d'une action seraient également impliquées dans celles permettant de simuler l'action (Jeannerod, 1995). L'équivalence fonctionnelle au niveau cérébral entre agir et simuler une action suggère une activation de processus et de commandes équivalentes impliquant les

représentations internes du corps en mouvement, faisant de l'imagerie motrice un accès privilégié pour évaluer la qualité des représentations internes au service de l'action.

Cependant, il est important de préciser quelques distinctions suggérées par Jeannerod (1995). Lors de l'exécution d'une action, si l'exécution et la représentation concordent, l'accès aux représentations internes ne pourrait pas être conscient car la représentation du mouvement serait supprimée dès le début du geste. En revanche, les actions simulées, n'étant pas exécutées, n'entraîneraient pas la suppression de leurs représentations qui resteraient donc accessibles consciemment par l'individu (*e.g.* Blakemore & Decety, 2001; Skoura et al., 2005).

B.3. Le schéma corporel : les représentations internes du corps au service de l'action

Pour agir efficacement il est nécessaire de connaître la position du corps dans l'espace ainsi que sa géométrie et les relations qu'entretiennent les différents segments corporels engagés dans l'action. Cette représentation interne des segments corporels en mouvement a été conceptualisée sous le terme de schéma corporel (Head & Holmes, 1911 ; Dijkerman & Haan, 2007; Maravita et al., 2003; Naito et al., 2016).

B.3.1 De l'image du corps au schéma corporel

L'image du corps et le schéma corporel ont été des concepts longtemps indissociables et même interchangeable en raison de leurs caractéristiques multimodales permettant le maintien d'une représentation tridimensionnelle cohérente. Influencé par le modèle perception-action et par le modèle des deux voies de traitement des informations visuelles, une distinction fonctionnelle a été suggérée par Paillard (1991, 1999) entre image du corps, nécessaire à la perception de son corps et schéma corporel qui contiendrait les informations sur son propre corps agissant, telles que sa position dans l'espace, essentielle à l'exécution des actions. Cette distinction entre image du corps et schéma corporel repose grandement sur la dissociation fonctionnelle observée chez des patients atteints de *désordres corporels* relevant de troubles neurologiques (*e.g.* lésions cérébrales, épilepsie). Par exemple des patients déafférentés (*i.e.* privé d'afférences proprioceptives) ou apraxiques présenteraient une atteinte du schéma corporel (Buxbaum & Coslett, 2001) alors que des patients atteints d'autotopagnosie (*i.e.* incapacité à pointer ou nommer les différentes parties du corps) présenteraient plutôt une atteinte de l'image du corps (Gallagher, 2005 ; Head & Holmes, 1911 ; Sirigu et al., 1991). Ces troubles laissent suggérer

l'existence de deux systèmes distincts. Ainsi, l'image du corps pourrait être atteinte sans que le schéma corporel ne soit touché et à l'inverse une atteinte du schéma corporel n'engendre pas forcément un trouble de l'image du corps. Le lien fonctionnel entre ces deux représentations reposerait sur l'image du corps qui viendrait alimenter le schéma corporel sur la connaissance de l'état du corps afin de le contrôler dans une action. Plus précisément, l'image du corps pourrait être définie comme la représentation «*off-line*» du corps, c'est à dire qu'elle concernerait uniquement ce qui touche à l'état morphologique du corps et elle est décrite comme hautement adaptable. Le schéma corporel, quant à lui, serait la représentation «*on-line*» ou dynamique du corps concernant la configuration du corps qui peut être utilisée pour planifier et exécuter un mouvement (Carruthers, 2008). Bien que cela ne soit jamais clairement défini, le concept d'image du corps se réfère à l'image mentale et psychologique que nous avons de notre corps et le schéma corporel se réfère à un modèle de la propre posture ou configuration du corps qui serait mis à jour régulièrement grâce à l'intégration de nouvelles informations sensorielles produites par les changements posturaux du corps lors de mouvements (Head & Holmes, 1911).

L'intégration des informations sensorielles provenant du corps et de l'environnement jouerait donc un rôle essentiel dans la construction de la représentation de notre propre corps ainsi que ses relations avec l'environnement. Pour créer une représentation précise du corps dans l'espace, le schéma corporel intègre à la fois des informations sensorielles générées par le corps en mouvement via la transmission d'afférences sensorielles – *i.e.* vestibulaires, visuelles et proprioceptives – et des informations motrices relatives à la planification, l'exécution et le contrôle du mouvement. L'intégration de ces différentes informations produites lors de l'action permettrait chez l'adulte une mise à jour continue du schéma corporel (Head & Holmes, 1911 ; Maravita et al. 2003).

B.3.2 L'intégration multisensorielle et la repondération sensorielle

Lorsque le corps interagit avec son environnement de multiples informations sensorielles vont converger vers le SNC. Ces informations vestibulaires, tactiles, visuelles et proprioceptives vont renseigner sur les changements posturaux du corps ou encore sur les modifications liées à l'environnement. Ces informations peuvent véhiculer soit des informations convergentes soit des informations divergentes. Les informations de nature différente seront traitées de façon séparée par le SNC, tandis que les afférences porteuses de la même information pourront être traitées de façon convergente entraînant alors une intégration multisensorielle (King, 2005, pour revue). Cette intégration multisensorielle se réalisera seulement si les deux évènements sont liés spatialement et/ou temporellement. Cette intégration multisensorielle est importante dans la mesure où elle va renforcer la fiabilité des informations provenant de la périphérie permettant alors l'adaptation du comportement en fonction de la pertinence des informations recueillies. De plus, il a été proposé que le SNC attribue aux différentes sources sensorielles un poids variable dépendant de l'état fonctionnel du système sensoriel lors de l'intégration multisensorielle. L'intégration sensorielle serait optimale en pondérant l'information en accord avec la tâche réalisée (Ernst & Banks, 2002). Lors de ce processus, l'information la plus fiable possèdera un poids plus important (sur-pondération) alors qu'une information moins fiable, sera sous-pondérée limitant ainsi son influence. Néanmoins, la dépendance à un seul type d'information sensorielle augmente le risque d'erreur, principalement lorsque cette information de haute fiabilité n'est plus disponible. Pour éviter ce type d'erreur, le SNC est capable de modifier le poids attribué à une information sensorielle, suite aux conditions environnementales ou à la disponibilité des informations sensorielles. Ce phénomène de repondération sensorielle (Nashner et al. 1982) est donc un processus dynamique qui va dépendre de l'intégration des informations internes mais également externes pour permettre un contrôle du corps adapté en réponse à des modifications environnementales (Assländer & Peterka, 2014). Ainsi l'intégration multisensorielle serait influencée par un rapport de causalité (Kayser & Shams, 2015; Schutz & Kubovy, 2009) entre les différentes modalités sensorielles suggérant que l'expérience va entraîner une intégration multisensorielle optimale afin de générer une réponse comportementale la plus adaptée possible en réponse à un évènement.

L'un des outils les plus utilisés ces dernières années pour décrire les mécanismes d'intégration multisensorielle a été le modèle Bayésien. En se basant sur ce modèle, le SNC est supposé générer des prédictions probabilistes en fonction de ce qui est perçu et d'éléments connus *a*

priori. Ces prédictions vont combiner des informations – des vraisemblances (*Likelihoods*) – provenant de l’activation et les caractéristiques propres des canaux sensoriels (e.g. niveau d’activation, fiabilité de l’information) et des connaissances *a priori* – *Priors* – sur l’environnement et le fonctionnement du système de perception qui sont basés sur l’expérience ou encore l’apprentissage (Klemen & Chambers, 2012). Ce modèle suggère que si chaque modalité sensorielle est considérée indépendamment l’une de l’autre, alors le SNC ne peut clairement distinguer l’information transmise et ainsi former un percept cohérent. Néanmoins, en supposant une intégration des informations sensorielles au niveau d’une source commune, l’inférence Bayésienne prédit l’intégration multisensorielle provenant de la combinaison de deux sens en les pondérant selon leur fiabilité (Kayser & Shams, 2015). Ce modèle permet de décrire les mécanismes du SNC qui intervient dans le couplage perception-action. En effet, la combinaison d’informations sur l’environnement et les connaissances stockées permettrait au SNC d’interpréter une situation donnée et d’opérer un comportement approprié, en réponse à cet environnement et aux informations sensorielles générées (Ernst & Bühlhoff, 2004, pour revue).

B.3.3 La proprioception : l’information essentielle pour construire le schéma corporel

Malgré l’importance de l’intégration des différentes informations sensorielles, la proprioception reste l’information sensorielle essentielle pour percevoir son propre corps engagé dans l’action. Les informations proprioceptives sont transmises au SNC grâce à la présence de mécanorécepteurs présents au niveau des articulations, des jonctions musculo-tendineuse (*i.e.* organes tendineux de Golgi) et des muscles (*i.e.* fuseaux neuromusculaires) permettant alors de situer le corps dans l’espace. Ces récepteurs sensoriels sont sensibles à la tension musculaire, à l’étirement des différents muscles, ainsi qu’aux changements articulaires renseignant sur la vitesse et le sens de déplacement d’un segment corporel (Albert et al., 2006; Proske, 2005; Ribot-Ciscar et al., 1998). Les informations proprioceptives sont conduites par des afférences primaires (*i.e.* fibres de type Ia) ou secondaire (*i.e.* fibres de type II). Les fibres de types Ia sont des fibres myélinisées à transmission rapide qui vont être principalement sensibles à la force d’étirement d’un muscle (Collins & Prochazka, 1996 ; Roll & Vedel, 1982), renseignant sur le sens et la vitesse de déplacement d’un segment corporel. Les informations dynamiques de la position du corps seraient largement supportées par ce type de fibres et joueraient un rôle majeur dans la correction du mouvement en temps réel. Les fibres de types II myélinisées mais à conduction plus faible que les fibres Ia, semblent être plutôt sensibles à

l'état de tension d'un muscle. Ces fibres renseigneraient donc préférentiellement sur l'état statique des segments corporels. Les afférences proprioceptives transmettent les informations relatives à la position statique mais également dynamique des différents segments corporels permettant d'obtenir les informations liées à la position du corps en temps réel avant, pendant et après l'exécution d'un mouvement (Shenton et al., 2004 ; van Beers et al., 2002).

L'importance de la contribution de la proprioception dans la construction du schéma corporel est attestée par les études effectuées chez les patients déafférentés. En l'absence de la vision, cette pathologie entraîne des déficits majeurs dans la perception de son propre corps mais entraîne également des déficits dans le contrôle moteur. Différentes études ont rapporté des déficits dans la précision de pointage (Blouin et al., 1993; Sarlegna et al., 2006), le contrôle dynamique multi-segmentaire (Ghez & Sainburg, 1995; Sainburg et al., 1995) et dans l'exécution de mouvements séquentiels (Bard et al., 1992), confirmant ainsi un trouble de la représentation du corps en action.

B.3.4 Acuité proprioceptive et schéma corporel

L'acuité proprioceptive peut être évaluée à l'aide de protocoles permettant d'estimer la position de l'ensemble du corps ou de segments corporels spécifiques en l'absence de vision. Ces protocoles évaluent quantitativement la capacité d'un individu à détecter, mémoriser ou reproduire les changements imposés dans la position de ses segments corporels sur la base des informations proprioceptives (Aman et al., 2014; Elangovan et al., 2014; Goble, 2010; Goble et al., 2005). Les changements détectés peuvent être liés à la position relative des segments du corps (*e.g.* angles d'extension) ou à la vitesse de déplacement, informant dans quelle mesure la proprioception contribue à la perception de la position du corps dans l'espace. Ces protocoles simples, apportent des indices quantitatifs précieux sur le seuil de détection d'un changement de l'état du corps ou encore sur la précision et la fiabilité à reproduire un mouvement lorsque seules les informations proprioceptives sont disponibles. De façon plus spécifique, la contribution des fuseaux neuromusculaires dans la transmission d'informations proprioceptives et dans le contrôle du mouvement a pu être évaluée grâce à des stimulations vibratoires appliquées au niveau des tendons musculaires.

L'application de vibrations au niveau des tendons musculaires va permettre de stimuler mécaniquement les fuseaux neuromusculaires entraînant l'étirement des fibres musculaires pouvant ainsi générer, chez les participants, une perception de mouvement de l'effecteur

stimulé sans qu'aucune intention de mouvement ou encore qu'aucun mouvement réel ne soit produit. Cette technique permet d'évaluer la sensibilité proprioceptive musculaire et il a été rapporté que la modulation de fréquence et de durée de la stimulation vibratoire peuvent influencer la perception des individus sur la vitesse de déplacement du segment stimulé (Roll and Vedel, 1982).

En résumé, parmi les multiples informations sensorielles arrivant au SNC, la proprioception, en renseignant directement sur la position et la dynamique des segments corporels reste la modalité la plus importante pour l'élaboration et la plasticité du schéma corporel (Paillard, 1982 ; Proske & Gandevia, 2012). La modulation de l'exécution d'une action, le contrôle en temps réel d'un mouvement vont reposer sur l'élaboration du schéma corporel qui intègre les différentes informations sensorielles et motrices lui donnant la fonction de superviseur de l'état du corps dans son intégralité lors de la planification, de l'exécution et de la fin d'un mouvement pour renseigner sur la qualité de l'atteinte du but.

C. La plasticité du schéma corporel

La mise à jour ainsi que l'adaptation du schéma corporel suggère que ce système de représentations est plastique. En effet, plusieurs études ont pu mettre en avant la haute adaptabilité du schéma corporel en fonction de l'entrée des différentes informations sensorielles générées au cours du mouvement (Maravita et al., 2003, pour revue). La manipulation des différentes informations sensorielles en introduisant expérimentalement des conflits sensoriels a permis d'apporter une mesure de la plasticité et de la flexibilité des mécanismes sous-tendant la représentation du corps.

C.1 La plasticité de l'image du corps

Le paradigme d'illusion de la main en caoutchouc (Botvinick & Cohen, 1998) ou en anglais « *the rubber hand illusion* » (RHI) a permis de démontrer que l'image du corps pouvait s'adapter en fonction de la congruence des informations visuelles et tactiles. Lors de ce paradigme, les participants voient une main en caoutchouc dans une position anatomique congruente avec leur propre main qui est visuellement cachée par un écran. Une stimulation tactile est induite sur la main en caoutchouc ainsi que sur la main du participant de façon synchrone. Cette stimulation entraîne un conflit dans la localisation des informations

sensorielles entre ce qui est vu et ce qui est senti. Ce conflit sensoriel provoque chez le participant, une erreur dans la localisation du stimulus ressenti, pointant la main en caoutchouc au lieu de sa propre main. De plus, les participants rapportent également un sentiment d'appartenance à son propre corps de la main en caoutchouc (*e.g.* Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson et al., 2005b, 2004; Walton & Spence, 2004). Ces deux résultats suggèrent l'incorporation de cette *fausse* main à la représentation de son propre corps.

L'illusion repose sur la congruence des informations visuelles et tactiles qui vont modifier la perception de localisation de la main des participants. L'intégration congruente de ces deux informations sensorielles va avoir un poids plus important que l'intégration des afférences proprioceptives. Cependant, lorsque la position de la main en caoutchouc n'est pas compatible avec la position de la main réelle, l'effet de la RHI disparaît, montrant ainsi que la proprioception peut réduire l'influence des informations visuelles et tactiles lorsque ces différentes informations divergent. De façon plus globale, l'intégration d'informations sensorielles congruentes les unes avec les autres, va pouvoir moduler la représentation du corps. Lorsque ces informations divergent et que les informations visuelles ne sont plus fiables, le poids des afférences proprioceptives va être dominant pour maintenir les représentations du corps.

Au niveau cérébral, il apparaît une augmentation d'activation de la région prémotrice lors de l'observation de la main virtuelle en IRMf, pouvant refléter la correspondance entre les informations somatiques et visuelles qui conforte les hypothèses énonçant que l'attribution du soi serait médiée par l'intégration cohérente des diverses informations sensorielles (Ehrsson et al., 2004). De plus, l'implication des cortex intrapariétaux et du cervelet a aussi été rapportée dans ce type d'illusion, révélant alors l'implication d'un plus large réseau fonctionnel dans la formation d'une représentation du corps (*cf.* chapitre 2). Enfin, l'augmentation de l'activité cérébrale est apparente, si et seulement si, la main virtuelle est placée dans une position anatomique possible ou congruente avec la position du bras du sujet (Ehrsson et al., 2004; Graziano et al., 2000). Ainsi, les informations visuelles sur la position du corps en accord avec les informations proprioceptives semblent fortement influencer l'adaptation de la représentation du corps.

Enfin, il a pu être observé que seul le jugement perceptif du corps était sensible à l'illusion puisque l'exécution d'une action entraîne la disparition de l'effet de l'illusion corporelle induit

par un conflit sensoriel (Kammers et al., 2009). Les conséquences de l'action dans ce type de paradigme permettent de réduire le conflit sensoriel et ainsi de maintenir une représentation du corps fiable suggérant que l'action peut entraîner une mise à jour du schéma corporel. Une fois de plus, ce paradigme de RHI laisse également entendre une dissociation des représentations du corps, l'une impliquée dans le jugement perceptif du corps – l'image du corps, l'autre impliquée dans les réponses motrices réalisées par le corps – le schéma corporel (Gallagher, 2005; Kammers et al., 2006 ; Graziano & Botvinick, 2002 ; Paillard, 1991, 1999).

C.2 Modulation des représentations du corps lors d'illusion de mouvement

Les expériences utilisant le paradigme d'illusion de mouvement ont pu mettre en évidence une certaine plasticité des représentations du corps lors de la perception de mouvement. En appliquant une stimulation tendineuse au niveau des poignets des participants, Lackner (1988) a montré que si la main est en contact avec une autre partie du corps (*e.g.* le nez ou la taille), les participants vont ressentir non seulement une flexion de leur poignet mais également une distorsion de l'image de la partie du corps qui est en contact avec la main (*e.g.* allongement du nez, réduction de la taille). La distorsion de l'image du corps est déterminée par le type de stimulation sensorielle en accord avec un percept logique, dans le sens où les modifications dans la forme ou la taille du corps sont causées par l'illusion de mouvement de la main.

De plus, les études examinant la manipulation d'objet par le corps ont mis en avant qu'une fois l'objet approché, il pouvait être intégré dans la représentation de notre propre corps grâce aux informations proprioceptives. En effet, Naito et Ehrsson (2006) ont montré qu'un objet pouvait être intégré dans l'illusion de mouvement. Lorsqu'une personne avec les yeux clos tient dans sa main une balle et que les tendons du muscle extenseur du poignet sont stimulés, la personne expérimente alors un mouvement de flexion du poignet accompagné de la balle qu'il tient. Ces expériences démontrent que c'est la perception illusoire de mouvement qui va être à l'origine de l'intégration d'objet ou encore de la modification de la perception du corps. C'est en connaissant la position du corps et en effectuant des mouvements que l'objet va être incorporé dans notre propre représentation, ce phénomène appelé *object embodiment*, permettrait une extension *physique* de notre propre corps modulant ainsi le schéma corporel. Ce phénomène a pu être également observé lors de l'utilisation d'outil. En effet, il a été mis en évidence que l'utilisation d'outil, permettant d'atteindre un espace hors de portée, affecte la cinématique du mouvement du bras après utilisation répétée de cet outil (Cardinali et al., 2012). Les

changements observés sont alors attribués à une modification de la représentation du bras qui semble s'être allongée. Par la suite, les participants vont également percevoir une stimulation tactile sur le bras ayant utilisé l'outil, plus éloignées les unes des autres. Ce phénomène est observé uniquement lorsque l'action a été réalisée avec l'outil, le simple fait de tenir l'outil n'entraîne pas de modification de la cinématique ou de la perception sensorielle. Ces résultats confirment qu'une modification sensorimotrice de la représentation du bras a eu lieu grâce à l'incorporation d'un objet dans la représentation du corps effectuant l'action.

En résumé le schéma corporel se caractérise par un encodage spatial du corps intégrant la position et la configuration du corps dans l'espace, permettant aux représentations de l'action d'intégrer les modalités du corps agissant pour atteindre un but. Le schéma corporel est une entité supramodale qui intègre les différentes informations sensorielles provenant du corps – *i.e.* tactile, vestibulaire, proprioceptive, permettant ainsi de créer une représentation amodale tridimensionnelle ajustée à son environnement. La plasticité du schéma corporel, comme observée lors de l'utilisation d'outil ou dans les paradigmes d'illusion de mouvement, permettrait une mise à jour continue et rapide afin d'ajuster les représentations du corps aux multiples changements susceptibles d'impacter l'action dans un environnement donné.

Chapitre 2 : Les bases neurales du schéma corporel

L'explosion d'études de neuroimagerie a permis de cibler les différentes structures cérébrales impliquées dans le schéma corporel mais également dans quelle mesure l'activation de ces structures va permettre la formation d'un réseau sous-tendant les représentations internes du corps servant l'action. A partir d'une revue récente de Naito et collaborateurs (Naito et al., 2016), le schéma corporel reposerait sur l'interaction fonctionnelle de trois réseaux majeurs comprenant le réseau sensorimoteur, un réseau pariétal spécialisé, et le réseau frontopariétal. Ces trois réseaux sont impliqués dans l'intégration des informations sensorielles. Celles-ci arrivant d'abord au niveau des aires somatosensorielles primaires vont converger vers les aires pariétales associatives pour être intégrées et traitées à un plus haut niveau cognitif, permettant de former et de maintenir une représentation cohérente du corps lors de l'action. De plus, les relations qu'entretiennent ces différents réseaux permettraient le partage fonctionnel d'information à l'intérieur même ou entre ces différents réseaux. Cette organisation renforcerait le maintien des représentations et permettrait d'accéder consciemment à ces représentations à partir de l'activation d'un réseau fronto-pariétal.

A. Le réseau sensorimoteur

De par leur organisation somatotopique, le système sensoriel ainsi que le système moteur vont contribuer à la formation d'un réseau fonctionnel interagissant dans le but de contrôler l'action. Ces deux systèmes forment un réseau cortical distribué composé de régions spécialisées et interconnectées. L'utilisation des illusions de mouvement en IRMf a permis de révéler qu'en plus des aires somatosensorielles primaires et secondaires (S1 et S2 respectivement), le cortex moteur primaire (M1), le cortex prémoteur dorsal (PMD), l'aire motrice supplémentaire (AMS), l'aire motrice cingulaire (CMA), les ganglions de la base (Lehéricy et al., 2004) et le cervelet (Naito et al., 2007, 2005, 2002b, 2002a; Strick et al., 2009) sont également activés.

A.1. Le système sensoriel

A.1.1 L'organisation somatotopique du système sensoriel

La transmission des informations sensorielles est permise grâce à la présence de récepteurs sensoriels (*i.e.* les mécanorécepteurs) situés sur le corps. Les fibres nerveuses des mécanorécepteurs vont projeter depuis la périphérie jusqu'à la voie dorsale des ganglions de la moelle épinière pour atteindre ensuite la colonne dorsale de la corde spinale pour projeter sur les noyaux médullaires. Ces fibres après décussation atteignent ensuite le thalamus et vont se projeter sur les aires somatosensorielles au niveau du cortex pariétal. Les aires somatosensorielles peuvent être décomposées en deux aires principales : le cortex somatosensoriel primaire (*i.e.* S1 ; BA 1, 2, 3) et le cortex somatosensoriel secondaire (*i.e.* S2 ; BA 5,7 ; Woolsey & Fairman, 1946 ; Maeda et al. 1999).

Il a été bien établi que le cortex somatosensoriel primaire est organisé de façon somatotopique (Penfield & Rasmussen 1952 ; Maldjian et al., 1999) et présente une activation contralatérale lors d'une stimulation unilatérale (Maldjian et al. 1999) suivant la décussation des fibres sensorielles. Le cortex somatosensoriel secondaire présente quant à lui, une activité bilatérale suite à une stimulation unilatérale (Del Gratta et al., 2002; Hari et al., 1993; Lin & Forss, 2002; Mima et al., 1998; Wegner et al., 2000) mais semble également posséder une organisation somatotopique (Maeda et al. 1999). S1 et S2 possèdent des connexions ipsilatérales réciproque via les connexions cortico-corticales. Les connexions entre ces deux aires permettraient de conserver une organisation topique. En effet, l'activation spécifique d'une aire de S1 correspondant à une partie du corps entraîne l'activation des régions codant pour cette même partie du corps au niveau de S2 (*e.g.* Barba et al., 2002; Manzoni et al., 1986).

A.1.2 Fonctionnalité de l'organisation somatotopique du système sensoriel

Suite à une stimulation électrique directe de S1 chez des patients épileptiques, une sensation spécifique provenant de leurs corps a été rapportée (Mazzola et al., 2006). La localisation de cette sensation était dépendante de l'aire stimulée ; la stimulation de l'aire cérébrale représentant la main au niveau de S1 entraîne effectivement une sensation provenant de la main des participants. Une stimulation adjacente au niveau de S2 va, quant à elle, entraîner une sensation moins précise au niveau de la main (Mazzola et al. 2006). Cette organisation topique

est la première démonstration de la présence au niveau cérébral d'une représentation sensorielle organisée de notre propre corps. La formation de la carte somatotopique permettrait la localisation précise d'une stimulation qu'elle soit tactile ou proprioceptive mais interviendrait également dans la conscience de posséder un corps. La modulation de l'activité du cortex somatosensoriel, comme il a pu être montré à l'aide de stimulation multisensorielle ou encore d'une activité motrice, entraîne des modifications dans la perception d'une expérience sensorielle sur notre corps (Blakemore & Decety, 2001). Ces modifications perceptuelles sont également liées à l'image que nous avons de notre propre corps (Schaefer et al., 2008).

Néanmoins, le cortex somatosensoriel à lui seul ne semble pas suffisant pour supporter la conscience de posséder un corps. D'autres régions cérébrales, en particulier celles impliquées dans le traitement des informations motrices, semblent également impliquées dans la perception consciente d'une stimulation sensorielle. En effet, des connexions directes et indirectes ont été révélées entre S1, S2 et les aires prémotrices, principalement l'aire motrice supplémentaire (AMS ; BA 6) et l'aire motrice primaire (M1) (Brochier et al., 1999; Hiraba et al., 2000; Lin et al., 1993; Pavlides et al., 1993). Le traitement des informations sensorielles au niveau cortical, est à la fois essentiel pour localiser un changement provenant du corps et/ou de l'environnement mais également pour le contrôle du mouvement. De plus, le traitement précoce des informations sensorielles va également participer à l'apprentissage moteur. En effet, une lésion au niveau de S1 peut entraîner chez des primates non humains un déficit dans l'apprentissage de nouveaux mouvements (Pavlides et al., 1993).

A.2. Le système moteur

A.2.1. Le rôle des aires motrices primaires

De façon similaire au cortex somatosensoriel, le cortex moteur primaire présente également une organisation somatotopique des différents muscles du corps (Penfield & Rasmussen, 1950). M1 va recevoir les informations de commandes motrices issues du cortex prémoteur mais également les nombreuses informations sensorielles grâce aux connexions qu'il entretient avec le cortex pariétal, lui permettant d'envoyer la commande motrice appropriée aux muscles effecteurs afin d'adapter le comportement de l'individu aux changements perçus. Cependant, il a également été montré que l'aire motrice primaire ne serait pas uniquement un relai entre la commande motrice et l'exécution de l'action mais jouerait un rôle dans l'apprentissage de séquence motrice (e.g. Sanes & Donoghue, 2000, pour revue). Dans les paragraphes précédents, nous avons déjà

évoqué l'implication des aires motrices dans l'intention de l'action ou encore dans la capacité à comprendre l'exécution d'un mouvement (Rizzolatti et al., 2001; Umiltà et al., 2001) donnant au cortex moteur primaire un rôle déterminant dans la compréhension de l'action. De plus, les aires motrices primaires sont actives lorsqu'une illusion de mouvement est induite à l'aide de vibrations tendineuses. L'activation de ces structures en l'absence d'une intention de mouvement ou de réel mouvement suggère que M1 n'est pas uniquement dévolue à l'exécution motrice mais contribue également à la perception sensorielle d'un mouvement en recevant et traitant les informations provenant des muscles utilisés pour l'action (Naito et al., 2016).

A.2.2. Les aires prémotrices et l'intention de l'action

Les cartes cytoarchitectoniques du cortex humain font la différence entre les aires motrices précentrales, correspondant au cortex moteur primaire et les aires motrices intermédiaires, correspondant au cortex prémoteur. Le cortex moteur latéral (BA 6) joue un rôle dans la sélection des programmes moteurs mais également dans l'apprentissage moteur (Moran & Schwartz, 1999). De plus, les régions prémotrices seraient impliquées dans l'intention de l'action (Deiber et al., 1999; Jenkins et al., 2000; Nachev et al., 2007). Plus précisément, l'activation de l'AMS a pu être observée lorsque les sujets ont conscience de réaliser un mouvement (Lau et al., 2004). Lors d'une stimulation intracérébrale de l'AMS, les patients rapportent une envie de bouger et l'augmentation du niveau de stimulation entraîne l'exécution d'un mouvement (Fried et al., 1991). De plus, il a été supposé que l'AMS pouvait être responsable du mouvement en supprimant les signaux inhibiteurs exercés au niveau de M1, suggérant que cette suppression de l'inhibition pourrait être responsable de l'envie de bouger lors de la stimulation électrique (Ball et al., 1999).

Le mouvement volontaire va être initié grâce à l'activation des cortex moteurs qui de façon directe ou indirecte vont transmettre l'information de mouvement jusqu'au tronc cérébral et à la moelle épinière contenant les motoneurones spinaux qui projettent sur les muscles. Toutefois, avant que le signal moteur n'atteigne le tronc cérébral ou la moelle épinière, plusieurs aires corticales et sous corticales incluant les ganglions de la base et le cervelet vont avoir une action sur le cortex moteur afin de « façonner » le signal moteur descendant. Les ganglions de la base et le cervelet vont avoir une influence essentielle et un rôle distinct sur ce signal moteur par l'intermédiaire du thalamus (Groenewegen, 2003).

A.3. Les ganglions de la base

Les structures cérébrales composant les ganglions de la base incluent notamment le striatum, le pallidum, le noyau sous-thalamique et la substance noire. Chacune de ces structures peut être décomposées en différent *sous-noyau*, ainsi le striatum inclue le noyau caudé, le putamen et le noyau accumbens. Le pallidum comprend le globus pallidus interne (GPi), le globus pallidus externe (GPe). Enfin, la substance noire se distingue en *pars compacta* (SNc) et *pars reticulata* (SNr). De par leurs connexions anatomiques avec les régions corticales, les ganglions de la base vont former un circuit cortico- sous-cortical impliqués dans différents aspects des comportements dirigés vers un but incluant le contrôle du mouvement ainsi que les processus permettant d'induire le mouvement. Ce circuit cortico- sous-cortical présente deux voies principales qui par un jeu de connexions inhibitrices et excitatrices entre les structures sous-corticales vont permettre de favoriser l'initiation d'une action volontaire par (i) la voie directe ou d'inhiber des mouvements inadaptés par (ii) la voie indirecte (Figure 2).

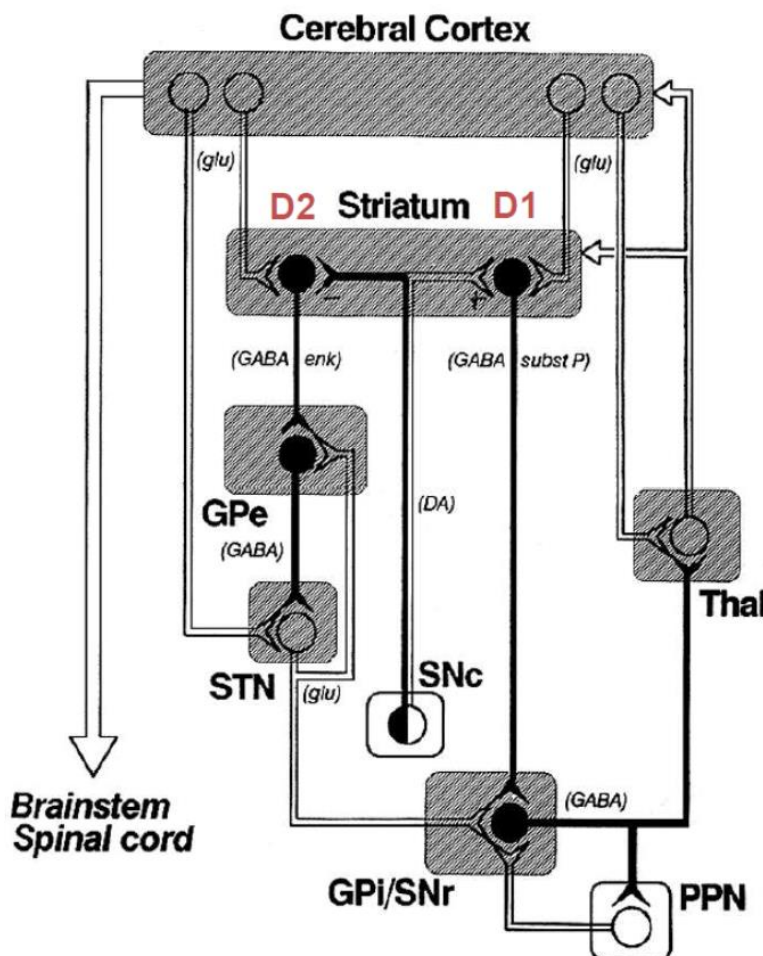


Figure 2 : Représentation des deux voies directe et indirecte formant le circuit ganglio-cortical.

Les connexions excitatrices sont représentées en blanc et les connexions inhibitrices en noires. Thal : thalamus, GPe : Globus Pallidus externe, GPi : Globus Pallidus interne, SNc : Substance noire pars compacta, SNr : Substance Noire pars reticulata, NST : noyau sous thalamique, PPN : noyau pédonculopontine. Les neurotransmetteurs sont signalés entre parenthèses : glu : glutamate, DA : dopamine, enk : enképhaline, subst P : substance P. D1 et D2 désignent les deux types de récepteurs à la dopamine. Extrait d' Alexander & Crutcher, 1990

Le striatum peut être considéré comme une structure centrale dans les ganglions de la base grâce aux connexions qu'il entretient avec les aires corticales qui vont projeter sur le striatum de façon topologique, mais également avec les projections qu'il reçoit en provenance du thalamus. De plus, au travers de ces deux voies, le striatum va recevoir et intégrer les informations provenant des différentes aires corticales, permettant d'agir sur le GPi et la SNr qui constituent la sortie principale des ganglions de la base. Ces dernières vont projeter de façon prédominante sur le thalamus reliant ainsi les régions frontales contenant les aires motrices et prémotrices (Nakano, 2000). Les lésions spécifiques des ganglions de la base observées dans des pathologies neurodégénératives (*e.g.* maladie de Parkinson) ou induites expérimentalement chez l'animal ont permis de mieux caractériser le rôle de ces structures. Les déficits observés au niveau moteur présentent une pauvreté et un ralentissement des mouvements ou une exécution involontaire d'action (DeLong, 1990; Marsden & Obeso, 1994) provoquée par un dérèglement de la balance inhibitrice/excitatrice qui engendre une hyper- ou hypo- activation des voies cortico- sous-corticales. Les ganglions de la base joueraient un rôle dans la qualité et la précision de l'exécution d'une action (Mink, 1996).

A.4 Le cervelet

A.4.1 Le cervelet et l'adaptation motrice

De nombreuses études ont impliqué le cervelet dans le contrôle moteur, ainsi que dans les apprentissages moteurs. Le cervelet permettrait de réguler la précision d'enchaînement et la durée des mouvements. Cette structure a également été impliquée dans l'adaptation motrice consécutive à une modification non attendue introduite lors de l'exécution d'un mouvement de pointage ayant pour but d'induire une transformation visuo-motrice. Cette adaptation motrice se retrouve altérée chez des patients présentant des lésions au niveau du cervelet (Morton & Bastian, 2006; Nowak et al., 2002; Smith & Shadmehr, 2005). L'application d'une stimulation transcrânienne directe (tDCS) au niveau du cervelet qui augmente ainsi son excitabilité, entraîne une adaptation à une transformation visuo-motrice plus rapide, associée à une diminution dans les erreurs de pointage des participants (Galea et al., 2011).

A.4.2 Le cervelet : l'estimation d'erreur dans le modèle inverse

Selon une théorie dominante, le cervelet serait impliqué dans la supervision et l'optimisation des mouvements grâce aux retours sensoriels principalement proprioceptifs, lui permettant ainsi d'estimer les erreurs d'une conséquence sensorielle (Desmurget & Grafton, 2000; Herzfeld & Shadmehr, 2014). En effet, le cervelet présente une activité spécifique lorsque les conséquences sensorielles d'une action divergent de celles initialement estimées. Plus précisément, l'activité cérébrale du cervelet a montré une corrélation avec la précision des prédictions sensorielles (Blakemore et al., 2001). Dans une étude antérieure, les participants devaient utiliser leur main droite pour manipuler un bras robotisé. Un délai, non perceptible par les participants, était introduit entre le mouvement réalisé par leur main droite et la stimulation sensorielle perçue par la main gauche, de façon à ce que les conséquences sensorielles de l'action réalisée par la main droite ne puissent être prédites. Plus les stimulations sensorielles étaient divergentes de la commande motrice qui les produisait, plus l'activité du cervelet augmentait, suggérant une détection par le cervelet d'une différence entre l'intention propre d'un mouvement et les conséquences liées à cette action (Blakemore et al. 2001). Ainsi, l'activation du cervelet permettrait la détection des erreurs entre l'état du système prédit et l'état du système effectif lors de l'exécution de l'action, lui donnant la fonction de *prédicteur* du modèle inverse des représentations de l'action (Desmurget & Grafton, 2000; Wolpert et al., 1998). Cependant, le cervelet ne semble pas être la seule structure impliquée dans l'estimation des conséquences sensorielles d'une action. En effet, le cortex pariétal postérieur interviendrait également dans l'estimation des conséquences sensorielles d'une action en situation de conflit sensoriel (Blakemore & Sirigu, 2003).

B. Le système spécialisé du cortex pariétal postérieur

B. 1. Le rôle du cortex pariétal postérieur

Le cortex pariétal postérieur (PPC) possède de nombreuses connexions avec les aires corticales et sous corticales liées au traitement des informations sensorielles et motrices. De plus, le PPC est une aire cérébrale intégrant différentes modalités sensorielles nécessaires à la réalisation d'un mouvement (Dijkerman and de Haan, 2007). En effet, les neurones de cette région possèdent des champs récepteurs complexes entraînant une réponse à des stimulations proprioceptives et tactiles de différentes parties du corps immobiles ou en mouvement (Taoka et al., 1998). L'intégration multisensorielle au niveau du PPC, ses relations anatomiques existantes avec les aires motrices et sensorielles lui confère un rôle majeur dans la formation du schéma corporel (Naito et al., 2008). En effet, l'activité fonctionnelle ainsi que l'intégrité des aires pariétales semblent critiques pour conserver une capacité consciente à générer un mouvement. Par exemple, des patients lésés au niveau du cortex pariétal (*i.e.* apraxie), semblent avoir perdu la capacité consciente à déterminer leurs intentions motrices (Sirigu et al., 2004). De plus, une stimulation électrique du PPC chez des patients éveillés, provoque une sensation d'intention de mouvement et d'exécution de mouvement sans qu'aucune réponse motrice ne soit détectée. Ces résultats suggèrent que l'intention motrice mais également la conscience de produire un mouvement sont les conséquences de l'augmentation de l'activité du cortex pariétal avant l'exécution d'une action (Desmurget et al., 2009; Desmurget and Sirigu, 2009).

B.2. Le cortex pariétal et le schéma corporel

Les études neuropsychologiques évaluant des patients ayant des lésions du cortex pariétal ont permis d'affiner le rôle de cette structure dans les représentations du corps en action. Il a pu être, ainsi, rapporté que des dommages cérébraux touchant le cortex pariétal gauche entraînaient des déficits dans la capacité à générer ou à contrôler le mouvement (Goldenberg, 2009). Les lésions cérébrales touchant le PPC droit entraînent chez les patients une hémiparésie spatiale des stimulations provenant du côté controlatéral à la lésion, signifiant une perte de la capacité à localiser spatialement une stimulation dans l'espace corporel (Ronchi & Vallar, 2010). Ces patients cérébro-lésés présentent également des déficits dans la reconnaissance des parties de leurs propres corps (De Renzi et al., 1970 ; Wolpert et al., 1998b) ou encore dans la sensation

d'appartenance de leurs propres corps, suggérant fortement une perturbation des représentations internes du corps (Daprati et al., 2010). Ces déficits reposeraient sur un défaut d'intégration multisensorielle supporté par le PPC (Vallar & Ronchi, 2009). L'inactivation pharmacologique de l'hémisphère droit de participants sans pathologie neurologique vient confirmer l'implication du PPC dans la reconnaissance et la sensation d'appartenance de son propre corps mais également dans l'estimation des habiletés motrices (Meador et al., 2000). De plus, il a pu être observé que des patients atteints d'apraxie, présentent des déficits dans l'exécution de gestes principalement associés à la manipulation d'objets. Par exemple, ces patients n'arrivent pas à associer un comportement moteur approprié (*e.g.* se brosser les dents) lors de la présentation d'un objet spécifique (*e.g.* brosse à dent) (Bieńkiewicz et al., 2014, pour revue). C'est également cette même structure qui serait impliquée dans l'incorporation d'objet lors d'illusion de mouvement intégrant les informations sensorielles provenant du corps avec des informations provenant de l'objet en contact avec le corps (Naito & Ehrsson, 2006).

Ces études montrent que le rôle du cortex pariétal et plus précisément du lobule pariétal inférieur, serait d'associer les représentations sensorimotrices du corps et les représentations internes de l'action permettant de construire une seule représentation cohérente du corps dans l'action (Naito et al., 2016). Le PPC intègre les informations provenant du corps dans le but de localiser l'exacte position des membres du corps. Les aires somatosensorielles associatives au niveau du cortex pariétal antérieur sont capables d'intégrer les informations somatiques des différentes parties du corps dans le but de former une représentation cohérente du corps entier. Enfin, le cortex pariétal inférieur, ou plus précisément le lobule pariétal inférieur (IPL) semble intégrer les différentes informations provenant à la fois du corps et de l'environnement (*e.g.* objets en contact avec le corps). Ces fonctions attribuées au cortex pariétal sous-tendent une certaine plasticité des représentations du corps et une implication dans la mise à jour des représentations formées. Cependant, ces différentes structures pariétales entretiennent également des relations spécifiques avec d'autres structures corticales et sous-corticales.

C. Le réseau fronto-pariétal

Les représentations du corps reposent sur un large réseau partageant des informations entre des structures corticales (*i.e.* pariétales, frontales) et des structures sous-corticales et cérébelleuses. Les aires pariétales vont être étroitement interconnectées avec les aires frontales entraînant la mise en place d'un réseau de haut niveau d'intégration supportant des fonctions cognitives élevées telle que la prise de décision ou l'accès conscient aux représentations internes. Le réseau fronto-pariétal semble jouer un rôle majeur dans l'élaboration des représentations internes et leur accès conscient.

C.1 L'activité couplée du cortex frontal et du cortex pariétal dans les illusions de mouvements

Les études évaluant des patients atteints d'apraxie rapportent l'implication d'un réseau cérébral complexe, incluant le cortex pariétal et le cortex frontal, pouvant s'étendre jusqu'aux ganglions de la base (Hanna-Pladdy et al., 2001). L'intégrité de la matière blanche au niveau de ces structures a également été mise en avant, suggérant que la transmission des informations à travers différentes aires cérébrales est essentielle dans la modulation ou le maintien des représentations internes du corps. Le cortex pariétal antérieur et postérieur ainsi que l'IPL (BA40) et le gyrus frontal inférieur (IFG ; BA44) sont connectés anatomiquement par le longitudinal fasciculus supérieur (SLF III ; de Schotten et al., 2011). La connexion entre ces différentes aires cérébrales permettrait le traitement des informations kinesthésiques, impliquant alors le cortex frontal inférieur dans les représentations du corps. L'une des preuves expérimentales permettant d'attribuer au cortex frontal un rôle dans les représentations du corps provient d'une étude montrant que l'activation de l'operculum frontal droit (BA 44), grâce aux connexions privilégiées qu'il entretient avec le cortex pariétal, jouerait un rôle essentiel dans le processus d'incorporation d'une fausse main observée dans la RHI (Ehrsson et al., 2005b). Son activation est notamment rapportée dans le sentiment d'appartenance du corps (Tsakiris et al., 2007). De plus, il ressort des différentes études évaluant le réseau cérébral des représentations du corps grâce au protocole d'illusion de mouvement (Amemiya & Naito, 2016; Cignetti et al., 2014; Naito et al., 2005), que le cortex pariétal inférieur, et plus précisément l'IPL verrait son activité couplée au cortex frontal inférieur.

C.2 La dominance hémisphérique droite du réseau fronto-pariétal pour la conscience corporelle

Il a été révélé que l'interaction fonctionnelle entre l'IPL et l'IFG forme un réseau spécifique fronto-pariétal impliqué dans la perception consciente d'une illusion de mouvement. Plus précisément, l'activité au niveau de l'hémisphère droit du réseau fronto-pariétal semble prédominer dans la formation des représentations du corps (Cignetti et al. 2014 ; Naito et al. 2005; Amemiya & Naito, 2016 ; Berlucchi & Aglioti, 1997; Daprati et al., 2010). Les modulations du niveau d'activité du réseau fronto-pariétal droit apparaissent corrélées à la force d'illusion induite chez les participants indépendamment de l'effecteur impliqué (*i.e.* main ou pieds). En effet, plus ce réseau est actif plus les participants percevraient de façon nette le mouvement illusoire (Amemiya & Naito, 2015 ; Cignetti et al., 2014). Il apparaît que l'accès conscient aux représentations internes du corps en mouvement reposerait sur l'interaction de l'IFG et de l'IPL via un mécanisme de seuillage d'activation (Cignetti et al., 2014). Ainsi, la conscience corporelle révélée à travers les protocoles d'illusions de mouvements, reposerait sur l'activation de ce réseau et comprend la perception, la connaissance et l'évaluation de l'état de son propre corps (Berlucchi & Aglioti, 2010).

En résumé, l'implication du réseau sensorimoteur dans la formation des représentations du corps indique un couplage entre les représentations sensorielles et motrices. Ces aires sensorimotrices vont permettre de localiser précisément les changements corporels perçus grâce à leur organisation somatotopique. Ces informations sensorimotrices vont être transmises et distribuées au niveau d'un système pariétal spécialisé, responsable d'une intégration multisensorielle. Ce système pariétal va permettre la transformation des différentes informations en provenance du corps et de l'environnement en une seule modalité. Il semblerait sous tendre les mécanismes d'adaptation et/ou de plasticité des représentations du corps en fonction des informations sensorielles provenant de la périphérie. Enfin, le réseau fronto-pariétal, principalement droit, jouerait un rôle essentiel dans le contrôle et la supervision de l'état du corps permettant aux sujets d'accéder consciemment à leurs représentations corporelles pour pouvoir agir (Figure 3).

Cette construction hiérarchique de la transmission et de l'intégration des informations sensorielles pour créer une représentation cohérente du corps au service de l'action se met en place graduellement au cours du développement. Les modifications observées au niveau de

l'intégration des informations proprioceptives, de l'intégration multisensorielle mais également les modifications cérébrales suggèrent que ces représentations vont se construire au fur et à mesure de la maturation des différents systèmes. Les chapitres suivants ont pour objectif d'apporter des arguments pour attester de la lente maturation du schéma corporel au cours du développement.

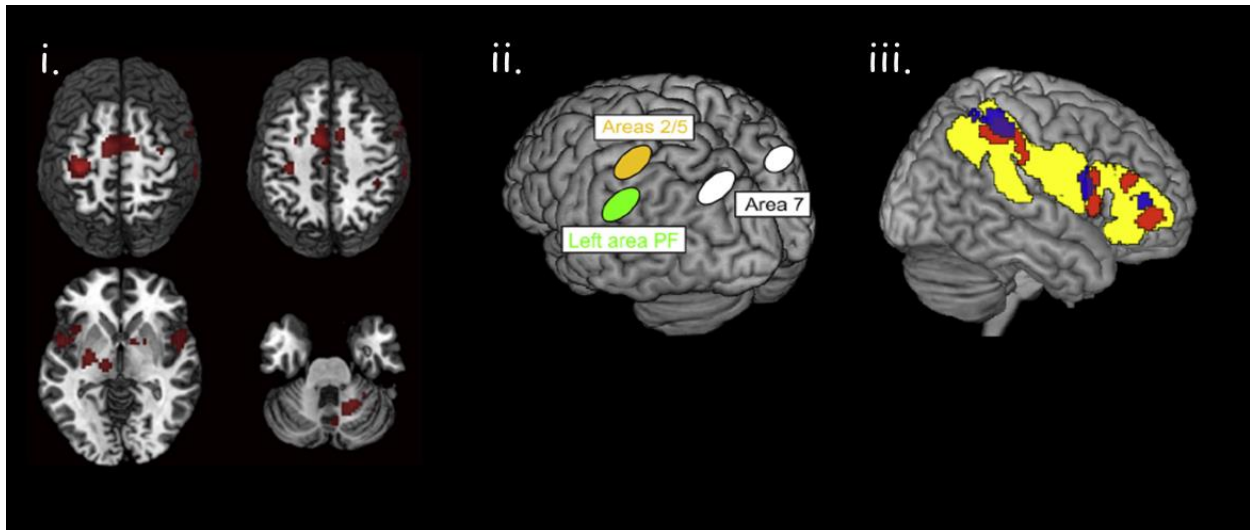


Figure 3 : Représentation des trois réseaux majeur sous tendant le schéma corporel. (i) Le réseau sensorimoteur impliqué dans le contrôle et la perception sensorimotrice, (ii) le réseau pariétal spécialisé impliqué dans la mise à jour des représentations internes, (iii) le réseau frontopariétal impliqué dans la conscience du corps. Extrait de Naito et al., 2016

Chapitre 3 : La construction du schéma corporel

L'Homme possède des compétences remarquables dans sa capacité à percevoir et à contrôler son propre corps lui permettant de s'adapter à son environnement. Ces compétences reposeraient donc sur un réseau cérébral composé de structures spécialisées organisées en réseaux et impliquées dans la formation de représentations internes du corps au service de l'action. Cependant, ce niveau de contrôle rapporté chez adulte est le fruit d'une longue maturation au cours des différentes périodes de la vie où l'individu traverse de nombreux changements morphologiques, physiologiques et cérébraux qui vont modifier à la fois sa perception de l'environnement mais également la perception de son propre corps engagé dans l'action. La question reste maintenant de savoir comment ce schéma corporel va être mis en place au cours du développement pour agir efficacement dans l'environnement.

A. Couplage perception-action à la base des représentations internes

A.1 Un couplage perception-action opérationnel dès la naissance

C'est de façon précoce que la perception de l'environnement module les réponses motrices de l'individu. En effet, très tôt dans le développement, une modification des informations visuelles liées à l'environnement va affecter le comportement de l'enfant. L'émergence précoce de ce couplage a été mise en évidence avec les travaux de Gibson et Walk (1960) utilisant le paradigme de la falaise visuelle (Figure 4A). Ce paradigme expérimental consiste à créer un conflit sensoriel entre les informations visuelles qui simulent une impression de vide et donc de danger pour le jeune enfant et les informations tactiles qui rendent compte néanmoins de la rigidité du support transparent, autorisant la sécurité du déplacement. En dépit des encouragements de leurs mères, les enfants âgés de 6 à 14 mois, se déplaçant à 4 pattes vont rester immobiles ou ramper à l'opposé de la falaise visuelle quand ils doivent traverser la partie transparente pour rejoindre leurs mères (Gibson & Walk, 1960). Ces résultats révèlent que très tôt, l'environnement peut être visuellement discriminé mais surtout que la vision va prédominer dans leurs actions puisque même le fait de toucher la plaque transparente mais néanmoins rigide, n'entraîne pas la traversée de celle-ci. Ce résultat est à nuancer par des études ultérieures rapportant que la quantité d'expérience motrice de l'enfant va jouer un rôle sur le comportement

d'évitement de la falaise visuelle (Rader et al., 1980). En effet, des bébés (~8 mois) ayant une expérience de marche à quatre pattes plus importante (jusqu'à 4-5 mois) présentent moins de difficulté à explorer le côté de la falaise par rapport à des bébés ayant une plus faible expérience de marche à quatre pattes. Les auteurs suggèrent que ces enfants possédant une expérience plus importante vont utiliser, en plus des informations visuelles, les informations tactiles pour explorer leur environnement (Rader et al. 1980). A l'inverse, Campos et al. (1992) rapportent, quant à eux, que les enfants possédant très peu d'expérience locomotrice (*i.e.* en rampant) ne montrent pas de crainte quant à la traversée de la falaise visuelle, par rapport à des enfants ayant une expérience locomotrice (*e.g.* à quatre pattes ou en trotteur) pour évoluer dans l'environnement indépendamment de l'âge de l'enfant. En dépit de certaines discordances, ces études révèlent que l'acquisition de nouvelles compétences motrices mais également l'expérience motrice d'une nouvelle habileté peut modifier la perception de l'environnement de l'enfant et ainsi engendrer de nouvelles opportunités d'exploration (Adolph et al., 1993) pouvant moduler ou favoriser un comportement adapté à l'environnement.

Le paradigme de la chambre mobile (Lee & Aronson, 1974) permettant de modifier le flux visuel, est également un célèbre protocole de conflit sensoriel chez l'enfant, qui a permis de mettre en évidence la prédominance visuelle sur les autres modalités sensorielles (*i.e.* vestibulaire et proprioceptive) au service du contrôle postural (Figure 4B). En créant un flux visuel grâce au mouvement très lent des parois de la chambre, ce protocole entraîne, chez des enfants âgés de 13 à 16 mois alors parfaitement immobiles, une compensation posturale de rattrapage d'équilibre. Cette expérience révèle, une fois encore, que les modifications visuelles ont un impact direct sur l'action motrice dès le plus jeune âge et même dès la naissance (*i.e.* contrôle postural de la tête chez le nourrisson ; Jouen et al., 2000). Perception et action sont donc reliées à travers un processus dynamique dès la naissance qui permettrait la sélection d'un

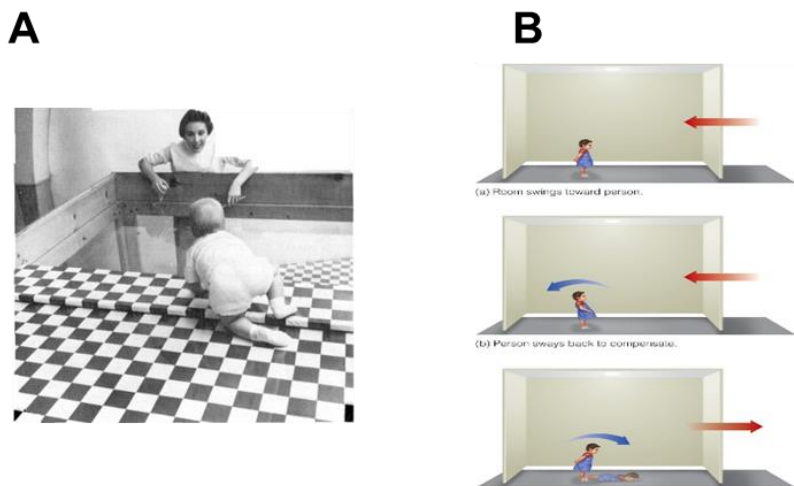


Figure 4 : Exemple de deux paradigmes de conflits sensoriels utilisés chez l'enfant. A. Paradigme de la falaise visuelle (Gibson & Walk 1960). L'enfant en arrivant au niveau de la plaque transparente cesse toute exploration. B. Paradigme de la chambre mobile (Lee & Aronson, 1974), l'augmentation des oscillations posturales est représentée par la flèche bleue, le mouvement du mur permettant de manipuler le flux visuel est représenté par la flèche rouge.

comportement approprié en réponse à l'environnement (Bertenthal et al 1994, Manoel and Connolly, 1995; Thelen, 1995). En revanche, les oscillations provoquées par les modifications de flux visuel vont être largement diminuées chez l'adulte, soulignant l'importance de la repondération sensorielle maîtrisée chez l'adulte pour s'extraire des conflits sensoriels. Enfin, le développement des aptitudes motrices, comme par exemple l'acquisition de la marche autonome permet d'accroître les possibilités exploratoires donnant l'avantage de découvrir de nouvelles affordances (Adolph et al., 1993; Gibson, 1988). Les nouvelles acquisitions motrices amélioreraient alors la perception et la détection des changements pouvant être introduit dans l'environnement. La détection d'évènements externes et internes nécessaires à l'apprentissage des conséquences d'un mouvement reposerait sur la relation causale expérimentée très tôt, entre perception et action.

A.2. Le développement de la perception de l'action

A.2.1 La perception précoce du Mouvement Humain

Dès la naissance, de nombreuses études ont rapporté une sensibilité particulière à l'observation de mouvements biologiques (Fox & McDaniel, 1982 ; Meltzoff & Moore, 1977 ; Simion et al., 2008). Le paradigme des points lumineux en mouvement a révélé dès 2 jours de vie que le mouvement humain est observé plus longtemps que des mouvements non biologiques, traduisant ainsi une préférence pour le mouvement humain. De plus, la reconnaissance de mouvement biologique, est également sensible à l'orientation puisque l'effet d'inversion est également présent chez les jeunes enfants (Fox & McDaniel 1982 ; Simion et al. 2008). La discrimination précoce d'un mouvement biologique ainsi que la présence de l'effet d'inversion dès la naissance suggère que la perception de mouvement n'est pas liée à l'expérience motrice ou visuelle mais qu'elle reposerait sur un mécanisme intrinsèque au système visuel, sensible aux manipulations touchant la qualité du mouvement biologique (Simion et al. 2007). En prenant en compte qu'il y aurait éventuellement un rôle de l'expérience motrice et sensorielle au stade fœtal, il n'en résulte pas moins que ce système de reconnaissance de mouvement biologique semble bien établi et opérationnel dès la naissance.

Plus particulièrement, les nouveau-nés sont sensibles à la perception de mouvement humain spécifiques, puisqu'ils sont capables de reproduire (Figure 5) et donc de différencier des mimiques faciales (*e.g.* protrusion de la langue ; mimique de la bouche) qui leurs sont présentées (Meltzoff & Moore 1977). Ces nouveau-nés seraient également capables de stocker ces actions puisqu'ils arrivent à les reproduire quelques minutes après leur présentation. Ces résultats suggèrent la mise en place dès la naissance, d'un mécanisme visuel pouvant extraire des informations sur une action observée dans le but de les transformer en informations motrices permettant la réplique de cette action (Meltzoff & Moore, 1994, 1977).



Figure 5 : Exemple de photographies d'enfant âgés entre 2 et 3 semaines imitant (a) une protrusion de la langue, (b) l'ouverture de la bouche, (c) une protrusion des lèvres réalisée par un expérimentateur adulte.

Au-delà des capacités précoces de nouveau-nés ou de bébés âgés de quelques mois, les performances de discrimination/reconnaissance de mouvement humain ont aussi été évaluées au cours de l'enfance. La précision dans l'identification de mouvements biologiques (*i.e.* présentation d'un chien, d'un oiseau ou d'un humain) semble s'améliorer entre 3 et 5 ans, les enfants de 5 ans atteignant un niveau de performance équivalent à celui des adultes (Pavlova et al., 2001). Cependant, lorsque la difficulté dans la tâche de discrimination de mouvement biologique est plus difficile (*i.e.* ajout de bruit visuel), le niveau de précision décroît par rapport aux adultes, chez des enfants âgés de 4 à 7 ans, malgré un niveau de performance équivalent lorsque les stimuli visuels ne sont pas bruités (Freire et al., 2006). De plus, Pavlova et al. (2000) ont révélé que les adolescents (~14ans) étaient moins précis que les adultes pour discriminer des mouvements humains (*i.e.* mouvement de marche) que ces stimuli soient présentés à l'endroit ou à l'envers, laissant alors apparaitre une maturation de ce système jusqu'à l'adolescence. Ces derniers résultats contrastent avec une étude plus récente de Cignetti et al. (2013a) qui souligne la robustesse de la perception du mouvement humain chez des adolescents de 13 à 17 ans. En effet, cette étude rapporte que les adolescents présentent les mêmes performances que les adultes lorsqu'il s'agit de catégoriser des mouvements humains réalisés sur Terre ou dans l'Espace sur la base d'enregistrements de points lumineux en mouvement.

A.2.2 Fonctionnement précoce du système miroir

La sensibilité aux mouvements humains chez l'enfant de moins d'un an se traduirait au niveau cérébral par une activité plus importante des régions occipito-temporales (Hirai & Hiraki, 2005) et pariétales (Reid et al., 2006), comme c'est le cas chez l'adulte (Grossman et al., 2000). Il a pu être établi, grâce à des enregistrements EEG (désynchronisation du rythme mu) qu'il existe une activation commune des aires sensorimotrices entre l'observation et la réalisation d'une action dirigée vers un but, chez des enfants âgés de 8 ans (Lepage and Théoret, 2006) mais également chez des enfants de moins d'un an (Nyström, 2008; Southgate et al., 2009). Cette activité suggère la présence d'un système miroir fonctionnel avant l'âge de 1 an. De plus, une étude en IRMf démontre que les enfants âgés de 10 ans possèdent un réseau d'activation cérébral supportant un système miroir similaire à celui des adultes (Ohnishi et al., 2004). Ces études indiquent que les substrats neuronaux sous tendant le système miroir sont déjà bien établis et opérationnels assez tôt au cours de l'enfance.

La mise en évidence d'un effet développemental clair de l'activation de ce système miroir est difficile à établir. Cependant, en comparant les résultats de certaines études (Lepage & Théoret 2007 ; Southgate et al. 2009 ; Marshall et al., 2011a) qui examinent les corrélats cérébraux dans l'enfance (7-9 mois à 8 ans), il apparaît une augmentation de l'amplitude de la désynchronisation du rythme mu selon l'âge des enfants, lors de l'observation mais également lors de l'exécution d'une action (Marshall & Meltzoff, 2011, pour revue). Cette différence suggère une maturation avec l'âge de l'activité des régions sensorimotrices impliquées dans ce couplage perception-action (Lepage et Théoret 2007 ; Southgate et al. 2009 ; Marshall et al. 2011a). De façon équivalente, l'aptitude à prédire la fin d'une action serait effective vers l'âge de 11 mois, les enfants plus jeunes (~6mois) n'étant pas capable de reproduire l'action s'ils n'ont pas visuellement accès à la fin du mouvement (Falck-Ytter et al., 2006). Cette aptitude reposant sur le système miroir (Umiltà et al. 2001) pourrait révéler une maturation de ce système lié aux constructions des représentations de l'action dirigée vers un but.

A.2.3 Une théorie sur la genèse des neurones miroirs

Une théorie décrivant l'ontogénèse des propriétés des neurones miroirs (Heyes, 2010, 2001) suggère que la spécificité des neurones miroirs s'acquiert grâce à un apprentissage permettant de renforcer les connexions entre les neurones sensoriels du système visuel (Figure 6), contenu dans les aires visuelles extrastriées (BA 19) et les neurones moteurs des cortex prémoteur et pariétal. Ce renforcement entre les connexions permettrait une association forte et plus directe entre les représentations sensorielles et motrices d'une action. Si l'association est faite entre une action observée et une action exécutée, alors les neurones moteurs codant cette action vont devenir des neurones miroirs. Ce renforcement entre neurones moteurs et neurones visuels pourrait être acquis grâce à l'observation du mouvement d'autre individu ou encore de son propre mouvement.

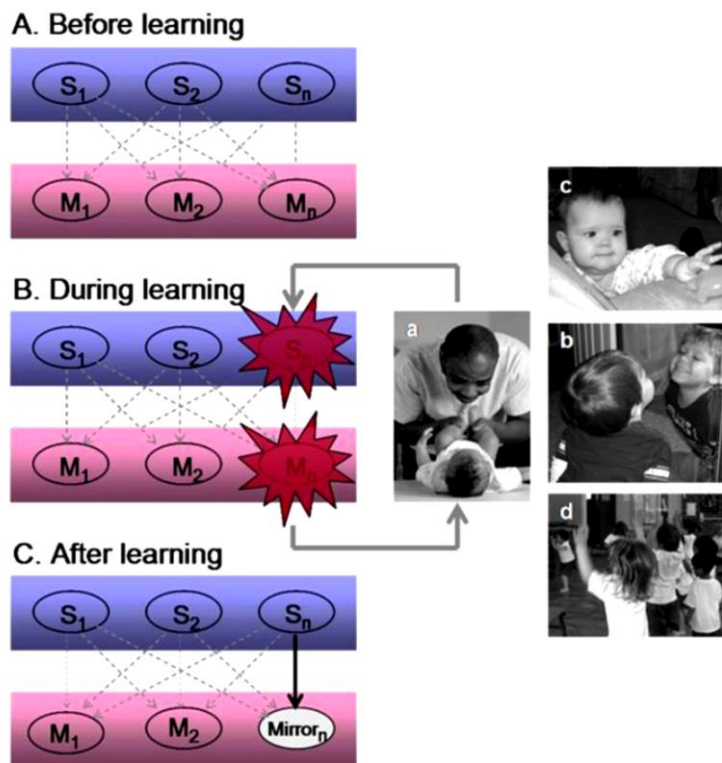


Figure 6 : Représentation schématique de la création des neurones miroirs pendant l'observation d'action. A. Avant apprentissage, les connexions (pointillés gris) entre les neurones sensoriels et moteurs ne présentent pas de connexions privilégiées. B. Pendant l'apprentissage, lors de l'observation d'une action (a et d. observation d'un autre individu ou b et c. de sa propre action) un neurone sensoriel et un neurone moteur vont être activés de façon synchrone provoquant le renforcement des connexions. C. Après apprentissage, durant l'observation d'une action spécifique les neurones sensoriels vont activer via leurs connexions renforcées (flèche noire) les neurones moteurs codant cette action. Ces neurones moteurs sont alors considérés comme des neurones miroirs. Extrait de Catmur, 2013.

En accord avec cette théorie, les études examinant le MNS chez l'adulte ont renforcé l'idée que les bases neurales du couplage perception-action se développeraient à travers un apprentissage basé sur l'expérience sensorimotrice. En effet, l'inversion de la sélectivité du MNS a été rendue possible en entraînant les participants à réaliser une action pendant qu'ils en observaient une autre (Catmur et al., 2007). Plus précisément, Catmur et al. (2007) ont révélé que l'association entre une action réalisée et observée va influencer l'activation du MNS indépendamment de la congruence de l'action. En effet, ces auteurs en entraînant un groupe de participant à exécuter un mouvement incompatible (*e.g.* mouvement de l'index) avec le mouvement observé (*e.g.* mouvement de l'auriculaire) ont révélé une modification de la réponse miroir. Après entraînement, lors de l'observation de l'action, le groupe ayant reçu un entraînement incompatible, présente une inversion des réponses motrices évoquées. En effet, il apparaît une augmentation de l'amplitude des MEPs pour le muscle de l'index lors de l'observation d'un mouvement de l'auriculaire. Cette inversion d'activité après un entraînement visuo-moteur suggère que la réponse du MNS est dépendante de l'association directe entre l'exécution et l'observation d'action. (Catmur et al. 2007 ; 2012 ; Heyes, 2001 ; Heyes 2010 pour revue).

A.2.4. L'apprentissage et l'expérience module l'activité du MNS au cours du développement

Au cours du développement, de Klerk et al. (2015) ont montré effectivement, que la *force* d'association des événements visuels et moteurs, c'est-à-dire le couplage en temps réel entre l'observation et l'exécution – et non uniquement l'expérience motrice ou visuelle, permettrait de prédire le niveau d'activation des aires sensorimotrices lors de l'observation d'une action. Autrement dit, plus le couplage entre perception et action est synchrone (*i.e.* exécution et observion en temps réel) plus l'engagement des aires sensorimotrices sera important lors de l'observation de cette même action. Ceci suggère que le développement du couplage perception-action au niveau cérébral serait supporté par un processus d'apprentissage permettant d'associer les événements observés et exécutés ou plus précisément d'associer les évènements moteurs et sensoriels (de Klerk et al., 2015; Catmur et al. 2007 ; 2012). Cette aptitude pourrait permettre par la suite de reconnaître un mouvement plus facilement s'il a déjà été exécuté grâce à l'activation plus importante du MNS. En effet, une corrélation positive entre l'activité du MNS et l'observation d'une action contenue dans le répertoire moteur de l'enfant a été révélée (van Elk et al., 2008), montrant que ce couplage au niveau cérébral (*i.e.* aires centrale et pariétale) pouvait être modulé par le niveau d'expérience motrice indépendamment

de l'âge des enfants. Plus précisément, van Elk et al. (2008) montrent une désynchronisation du rythme mu plus importante (Figure 7) chez de jeunes enfants observant un mouvement contenu dans leurs répertoires moteur (*i.e.* marche à quatre pattes) par rapport à un mouvement qu'ils n'ont pas encore acquis (*i.e.* marche bipède). De plus, il apparaît également une corrélation positive entre l'amplitude de la désynchronisation du rythme mu lors de l'observation du déplacement à quatre pattes et le niveau d'expérience de l'enfant, reflétant que plus l'expérience de marche à quatre pattes est élevée, plus l'amplitude de la désynchronisation du rythme mu sera élevée. Ces résultats révèlent donc que l'acquisition de nouvelles aptitudes motrices ainsi que le niveau d'expertise va moduler l'activation du MNS.

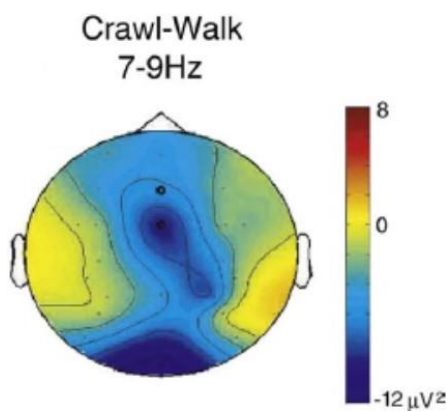


Figure 7 : Carte topographique représentant le contraste du spectre EEG dans la bande de fréquence du rythme mu (7-9 Hz) enregistrée chez des enfants âgés entre 14 et 16 mois, entre l'observation de la marche à quatre pattes et l'observation de la marche bipède. La couleur bleue indique une plus forte désynchronisation lors de l'observation de la marche à quatre pattes que pour la marche bipède. Extrait de van Elk et al. 2008.

De façon plus spécifique, ce système d'apprentissage qui engendrerait la création de neurones miroirs sous tendrait une capacité à transformer des informations visuelles en capacités motrices qui pourraient être stockées (van Elk et al. 2008) afin de pouvoir être utilisées pour améliorer la perception ou l'exécution d'une action. Ce stockage d'informations relatives à l'exécution d'un mouvement (*e.g.* l'effecteur utilisé et les conséquences de l'action) favoriserait la construction au cours du développement des représentations internes qui à terme, permettrait un contrôle et une exécution d'action efficace. Cependant, la plupart des études examinant ce couplage perception-action au cours du développement ne font pas état des représentations du corps chez les enfants, ni comment ce couplage perception-action viendrait influencer la mise en place des représentations internes du corps en mouvement. Néanmoins, il a été suggéré que la fonctionnalité précoce du MNS serait établie grâce à la présence d'un schéma corporel primitif et fondamental permettant d'unifier dans un système commun les actes visuellement perçus et ceux réalisés (Meltzoff & Moore, 1997, 1977).

A.2.5. Le couplage perception-action : le socle des représentations du corps en action

Cette association entre les informations sensorielles externes (*e.g.* visuelles) et les informations sensorielles internes (*e.g.* proprioception) pourrait être à la base de la construction des représentations internes du corps au service de l'action. En effet, l'individu observant un mouvement, va être capable d'inférer l'intention de l'action et de comprendre le but de l'action grâce à la présence de ce système miroir (Rizzolatti et al. 2001 ; Umiltà et al. 2001). Cette aptitude de « prédiction » de l'action comme nous l'avons vu, repose sur les modèles internes de l'action intégrant la copie d'efférence émise lors de l'exécution d'une action (Desmurget & Grafton 2000). Cette copie d'efférence serait la signature de l'intention motrice de l'individu (Jacob, 2007). Cependant, lorsque l'observateur perçoit le mouvement d'un autre individu, il n'a pas accès à la copie d'efférence générée directement par le mouvement. L'accès à cette copie d'efférence pourrait être obtenu *via* les informations visuelles du mouvement (Blakemore & Decety, 2001) qui ont activé le MNS simulant de façon interne l'action ainsi que ses conséquences sensorimotrices. L'activation du MNS pourrait alors générer une copie d'efférence qui serait utilisée par les représentations internes. La mise en place d'un MNS précoce permettrait donc d'apprendre à associer les événements moteurs à leurs conséquences sensorielles qui seront ainsi stockées dans les représentations internes du sujet et lui permettront également d'inférer les intentions d'actions réalisées par autrui.

B. La maturation tardive des représentations internes du corps et de l'action

B.1. La construction des représentations du corps

B.1.1 Représentation spatiale du corps chez l'enfant de quelques mois

La construction *d'un soi corporel* via une intégration multisensorielle a été suggérée par différentes recherches révélant que les bébés âgés de quelques mois pouvaient percevoir une synchronie entre les stimulations visuelles et tactiles opérées sur leurs segments corporels (Zmyj et al., 2010) et également percevoir une synchronie entre les informations visuelles et proprioceptives résultant d'un mouvement (Rochat, 1998; Rochat & Morgan, 1995). Ces études révèlent la présence, dès le plus jeune âge, d'un schéma corporel *primitif* (Meltzoff & Moore 1977, 1997 ; Heron-Delaney et al., 2011). Plus précisément, la mise en correspondance spatiale entre vision et proprioception a été examinée chez le bébé en utilisant une méthode

d'association de modalités sensorielles où la préférence pour l'observation d'un stimulus visuel a été mesurée en manipulant la congruence entre informations visuelles et proprioceptives. Il ressort de ces études que dès 3 mois, il existe une capacité à reconnaître les correspondances visuo-proprioceptives lors de l'exécution de mouvements (Bahrick & Watson, 1985; Rochat & Morgan, 1995; Schmuckler & Fairhall, 2001; Schmuckler & Jewell, 2007). De plus, en manipulant l'orientation droite-gauche ou haut-bas des stimuli visuels, Rochat et Morgan (1995) ont révélé que les bébés arrivaient à détecter et à conserver la correspondance visuo-proprioceptive seulement si l'orientation spatiale droite-gauche était respectée. Il existerait donc dans la représentation égocentrique de bébés âgés d'environ 3 mois une dimension d'un corps spatialement organisé Rochat (1998). Chez l'enfant de quelques mois, la capacité de mise en correspondance des informations sensorielles provenant du corps en mouvement, précédemment décrit comme le couplage perception-action, permettrait d'établir une représentation spatiale organisée du corps.

B.1.2 Maturation d'une représentation spatiale visuelle du corps au cours de l'enfance

En utilisant le paradigme de jugement d'ordre temporel (TOJ) chez des enfants âgés de 5 à 10 ans, Pagel et al. (2009) ont révélé que cette représentation spatiale du corps continuerait sa maturation au cours de l'enfance. Le paradigme du TOJ correspond à appliquer deux stimuli tactiles de façon successive sur deux points distinct du corps (*e.g.* l'un présenté sur la main gauche puis l'autre sur la main droite) en faisant varier le délai entre les deux stimuli. Les participants ont pour consigne d'indiquer l'ordre d'apparition des stimuli ressentis. Ce paradigme a révélé chez l'adulte un effet dépendant de la posture des participants (Shore et al., 2002 ; Yamamoto & Kitazawa, 2001). En effet, lorsque les bras sont croisés, il apparaît une imprécision plus importante pour détecter l'ordre d'apparition des stimuli tactiles. Cet effet *bras croisés* est considéré comme reflétant un défaut dans la re-cartographie de la représentation somatotopique du corps lors d'un changement de posture vers l'utilisation d'un référentiel spatial externe reposant sur la vision (Yamamoto & Kitazawa, 2001). Chez l'enfant, Pagel et al. (2009) ont révélé, qu'indépendamment de la posture des bras (*i.e.* croisés ou non croisés), les performances du TOJ étaient améliorées en avec l'âge. De plus, seuls les enfants âgés de 6 à 10 ans sont capables de produire l'effet *bras croisés* ce qui n'est pas le cas des enfants de 5 ans. Ces auteurs concluent que l'utilisation d'une représentation spatiale du corps sur la base

de la vision pour localiser les informations tactiles ou d'autres modalités sensorielles, semblerait proche de l'adulte à partir de 6 ans.

B.1.3 La double trajectoire de maturation d'une représentation spatiale du corps

L'utilisation du paradigme de la RHI chez des enfants de 4 à 9 ans, a pu révéler qu'il existait deux trajectoires développementales impliquées dans construction des représentations spatiales du corps. En effet, Cowie et al. (2013) ont montré que les mécanismes impliqués dans la localisation du corps présentaient une dissociation dans leur maturation. Dès l'âge de 4 ans, les enfants présentent une sensibilité équivalente à l'adulte, révélant une intégration visuo-tactile efficace dans la tâche de RHI. Cependant, indépendamment de la synchronie des événements sensoriels, les enfants présentent un biais perceptif en faveur de la fausse main lorsqu'il leur est demandé de localiser les yeux fermés, leur index droit après la stimulation synchrone. Les enfants jusqu'à 9 ans, vont percevoir la position de leur propre main plus proche de la fausse main. Ces résultats révèlent d'une part qu'il existe une intégration visuo-tactile précoce et fonctionnelle permettant d'élaborer à la fois le sentiment d'appartenance du corps mais également de localiser spatialement son corps. D'autre part, les mécanismes responsables de la perception spatiale du corps reposant sur les informations proprioceptives présentent une maturation plus tardive.

En l'absence de vision, il n'apparaît pas chez les enfants de 4 à 9 ans la mise en place d'une repondération sensorielle en faveur des informations proprioceptives. En effet, la perception visuelle de la position de la fausse main cohérente avec la position de la propre main de l'enfant semble être prédominante jusqu'à l'âge de 9 ans pour localiser ses propres segments corporels. Cependant, cette prédominance visuelle diminuerait vers la fin de l'enfance jusqu'à l'âge adulte (Cowie et al. 2013). En utilisant le même paradigme chez des enfants plus âgés, il apparaît que ce biais proprioceptif dans la localisation du corps disparaîtrait vers 10-11ans (Cowie et al., 2016). En effet, après 9 ans les enfants présentent dans la RHI des performances équivalentes aux adultes lorsqu'il leur est demandé de pointer les yeux fermés, leurs mains. En l'absence de vision, il semblerait qu'après l'âge de 9 ans, les informations proprioceptives seraient utilisées de façon plus efficace pour localiser leurs corps, ce qui n'apparaissait pas chez des enfants plus jeunes. Les auteurs concluent que la mise en place des représentations du corps sur la base d'une intégration multisensorielle permettant la localisation statique du corps présente un développement tardif jusqu'à la fin de l'enfance, tout comme la repondération sensorielle au service du contrôle postural (Assaiante et al., 2011, 2014a). La construction du schéma corporel

présenterait donc un développement séquentiel sous tendu par l'utilisation des informations sensorielles. Ceci est en accord avec d'autres études développementales qui ont révélé que les processus d'intégration multisensorielle atteindraient un niveau semblable à ceux de l'adulte aux environs de 10 ans. Ainsi, les enfants commenceraient à combiner et à repondérer, de façon plus ou moins optimale, les informations sensorielles (Gori et al., 2008 ; Nardini et al., 2010 ; 2008) en faveur de la proprioception pour localiser la position de leur main.

B.2. La contribution inégale des informations sensorielles au contrôle postural

Il apparaît au cours du développement une maturation de l'utilisation des informations sensorielles et de leur repondération en fonction de la tâche réalisée pouvant être en lien avec la maturation tardive du schéma corporel. L'étude du contrôle postural au cours du développement, a permis d'évaluer la contribution des différentes modalités sensorielles ainsi que les modifications de leurs poids respectifs en fonction de l'âge et aussi du contexte environnemental. Le paradigme de la chambre mobile, précédemment décrit, a montré que les oscillations posturales diminuent rapidement entre 4 et 6 ans suggérant la diminution d'une dominance visuelle pour le contrôle postural de l'ensemble du corps et le rôle accru des informations proprioceptives et vestibulaires en cas de conflit sensoriel, ce qui signe les débuts de la repondération sensorielle. De fait, le contrôle postural serait dépendant de la stratégie employée par les enfants pour repondérer la contribution des informations sensorielles disponibles dans l'environnement (Godoi & Barela, 2008).

Au cours du développement il a été montré que la vision était l'information sensorielle prédominante dans le contrôle postural par rapport à la proprioception qui semble être sous-utilisée, notamment au moment de l'adolescence (Viel et al., 2009). Toutefois, la proprioception contribue grandement au contrôle postural et l'intégration proprioceptive permet d'obtenir une représentation de la position du corps en temps réel lors de l'exécution du mouvement (Shenton et al., 2004 ; van Beers et al., 2002). Cette représentation du corps en action constitue un préalable à l'expression d'une motricité harmonieuse et efficace à toutes les périodes de la vie (Assaiante et al., 2014) et particulièrement au cours de l'enfance et de l'adolescence pour l'acquisition de nouvelles capacités motrices de plus en plus complexes (Bair et al., 2007 ; Foudriat et al., 1993 ; Rinaldi et al., 2009).

Les enfants, comme les adultes, peuvent utiliser les informations visuelles, vestibulaires et proprioceptives pour contrôler leurs postures. Cependant, la contribution respective de ces

différentes modalités sensorielles semble varier au cours de l'ontogénèse (Assaiante & Amblard, 1995). Il a été rapporté que la vision est la modalité sensorielle prédominante au cours de périodes transitoires où l'enfant acquiert les grandes habiletés posturales, telles que la station assise, la station debout et la marche bipède autonome (Butterworth, 1986 ; Bertenthal, 1996). Cette prédominance visuelle est retrouvée également entre 3 et 6 ans pour contrôler l'équilibre dans des tâches locomotrices sur supports étroits (Assaiante et al., 1998 ; Assaiante & Amblard, 1992) et diminue brutalement aux alentours de 7 ans, précisément au moment où la stabilisation de la tête sur l'espace est véritablement maîtrisée, grâce à l'utilisation des informations vestibulaires.

A partir de 7 ans, la manipulation des informations visuelles (*i.e.* rotation de l'environnement visuel) affecte moins le contrôle postural qu'une perturbation somato-sensorielle (*i.e.* mouvement de la plateforme de support ; Peterka & Black, 1990). Bien que l'utilisation des informations kinesthésiques semble plus importante chez les enfants de 7-8 ans par rapport aux enfants plus jeunes, la repondération sensorielle au service du contrôle postural n'atteint pas encore le niveau de performance des adultes (Bair et al., 2007). En comparaison avec de jeunes adultes, il a été ainsi rapporté que les enfants et les adolescents n'utilisent pas les informations proprioceptives de manière optimale pour maintenir leur posture érigée en dépit des oscillations très lentes du support sur lequel ils se tiennent vertical (Mallau et al., 2010 ; Vaugoyeau et al., 2008 ; Assaiante et al. 2014). En effet, les enfants et les adolescents âgés de 5 à 15 ans, présentent une plus grande instabilité notamment lorsque l'accès aux informations visuelles est supprimé, suggérant une longue maturation de l'intégration sensorielle au service du contrôle postural, ponctuée par une négligence transitoire des informations proprioceptives au profit d'un regain des informations visuelles au moment de l'adolescence (Viel et al. 2009).

B.3. Une lente maturation des représentations internes: évaluation par l'imagerie motrice

Une trajectoire développementale de la maturation de la capacité d'imagerie mentale a pu être établie en évaluant l'aptitude des enfants à intégrer dans leur simulation mentale d'action les conséquences sensorielles ainsi que les contraintes biomécaniques d'un mouvement. L'aptitude de simulation de l'action peut être évaluée dès lors que l'activité motrice réelle de ce mouvement est maîtrisée par l'enfant (Rieser et al., 1994), révélant une fois de plus que la motricité joue un rôle prépondérant dans la formation des représentations internes. Cette capacité à simuler mentalement une action émerge dans l'enfance entre 5 et 7 ans

(Caeyenberghs et al., 2009 ; Funk et al., 2005). Plus précisément, Funk et al. (2005) ont montré que les enfants entre 6 et 7 ans arrivaient plus facilement à discriminer la position d'une main photographiée lorsque celle-ci était présentée dans une posture respectant les contraintes biomécaniques du corps (*i.e.* pouvant être reproduite), mais également si la position de la main photographiée était congruente avec la position de la main de l'enfant au cours de la tâche (Cooper & Shepard, 1975). De plus, ces études utilisant des tâches de rotation mentale d'image révèlent que peu d'enfants entre 6 et 7 ans sont performants lorsqu'il s'agit de juger de la latéralité d'une main humaine par rapport à des objets (Funk et al., 2005). Ces résultats suggèrent que dans un premier temps l'imagerie motrice est fortement dépendante de l'activité motrice.

Par ailleurs, les études utilisant le paradigme de chronométrie mentale ont également révélé une corrélation entre une action exécutée (*i.e.* marcher d'un point A à un point B en portant une poupée) et la même action imaginée est obtenue aux alentours de 7 ans (Molina et al., 2008). Dans cette même étude, lorsque les informations liées à l'objet porté sont manipulées, comme par exemple informer que le poids de la poupée est plus important, il existe une augmentation du temps nécessaire à la simulation de l'action uniquement chez les enfants de 7 ans (Droit-Volet et al., 2005 ; Molina et al. 2008). La capacité à simuler les conséquences sensorielles d'une action motrice serait accessible chez l'enfant à partir de 7 ans, avant cet âge les représentations internes d'une action ne semblent pas intégrer toutes les caractéristiques liées à l'action. De plus, l'existence d'une asymétrie temporelle entre main droite et main gauche a été rapportée lors de l'exécution mais également lors de la simulation de l'action pour tous les groupes d'âge (*i.e.* l'action exécutée et simulée demandant plus de temps si elle est réalisée de la main non dominante), rappelant que dès 6 ans, les contraintes liées aux caractéristiques corporels des participants sont intégrées dans leurs représentations internes. Cependant, en ce qui concerne la durée de l'action simulée et exécutée, malgré une amélioration des performances entre 6 et 10 ans, seuls les adultes présentent l'effet d'invariance temporelle (*i.e.* isochronie entre mouvement exécuté et mouvement imaginé). En effet, les trois groupes d'enfant mettent plus de temps pour exécuter l'action que pour l'imaginer (Skoura et al., 2009). Ces résultats révèlent que les enfants jusqu'à 10 ans ne prennent pas en compte dans leurs représentations les contraintes de l'environnement. Ce serait à partir de 10-11 ans que ces contraintes commenceraient à être intégrées. En effet, le temps de mouvement simulé variant en fonction de la difficulté de la tâche (*i.e.* échange vitesse-précision, loi de Fitts), le rapport vitesse-précision n'est observé dans les actions simulées qu'à partir de 10-11 ans

(Caeyenberghs et al., 2009). Ainsi, une amélioration de la capacité d'imagerie motrice est rapportée entre 8 et 12 ans, suggérant un affinement dans la formation des représentations internes (Caeyenberghs et al., 2009 ; Skoura et al., 2009). Les études développementales sur l'imagerie motrice révèlent une maturation longue qui ne serait pas achevée à la fin de l'enfance mais continuerait au cours de l'adolescence (Choudhury et al., 2007a ; 2007b ; Smits-Engelsman & Wilson, 2013). Cette lente maturation de l'imagerie motrice serait en accord avec la lente maturation des représentations internes intégrant de façon plus précise les informations en provenance du corps et de l'environnement.

B.4. Réactualisation des représentations internes au cours de l'enfance

Cignetti et al. (2013b), ont montré que la réactualisation des représentations internes pour ajuster la posture verticale en réponse à des contraintes environnementales n'était pas optimale chez des enfants de 7 à 11 ans dans une simple tâche assis-debout / debout assis. En effet, en modifiant l'inclinaison du support (*i.e.* inclinaison de 10° vers l'avant) sur lequel les participants étaient installés, les adultes réduisent immédiatement l'amplitude de l'inclinaison du tronc afin d'obtenir une posture érigée parfaitement verticale. En ne modifiant pas l'amplitude de leur mouvement du tronc, les enfants en revanche, présentent une posture érigée légèrement inclinée vers l'avant. Le même résultat a été rapporté en présence comme en absence de vision. La moins bonne efficacité dans le contrôle du mouvement, notamment basé sur les afférences proprioceptives révélerait une sous-pondération de ces afférences, notamment en raison de leur caractère plus variable et donc moins fiable au cours de la croissance (King et al., 2010). Ce résultat permet de souligner que la réactualisation immédiate des représentations internes est longue à maturer, vraisemblablement en raison d'une intégration multisensorielle, notamment vestibulaire et proprioceptive encore imparfaite. De plus, les auteurs rapportent que l'absence de vision n'affecte pas les adaptations des adultes. Cette absence d'effet chez l'adulte résulterait d'une maîtrise de la repondération sensorielle et suggère l'importance des informations vestibulaires et proprioceptives pour la mise à jour immédiate des représentations internes de l'action (Assaiante et al., 2011).

B.5. Amélioration de l'acuité proprioceptive avec l'âge

L'acuité proprioceptive a été évaluée au cours de différentes études développementales (Aman et al., 2014 ; Elangovan et al., 2014 ; Goble, 2010 ; Goble et al., 2005). Ces études ont permis d'établir une sous-utilisation des informations proprioceptives pour localiser précisément la position des segments corporels mais également pour contrôler le mouvement. En effet, lorsqu'il est demandé à des enfants âgés de 8 à 10 ans de reproduire, les yeux fermés, une position qui a été précédemment atteinte avec leurs bras, le taux d'erreur observé est plus important que celui des adolescents âgés de 16 à 18 ans (Goble et al., 2005 ; Goble, 2010). De plus, les enfants présentent un profil de vitesse plus rapide mais également moins irrégulier que celui des adolescents (Goble et al., 2005). Les auteurs concluent que le contrôle de mouvement guidé par la proprioception s'améliore depuis l'enfance et au cours de l'adolescence réduisant les erreurs de position d'environ 50%. D'autres études confirment que le degré d'erreur observé chez les adolescents semble être comparable au taux d'erreur des adultes (Darling, 1991 ; Inglis et al., 1991). Ceci est en accord avec d'autres études qui ont établi que l'acuité et la sensibilité kinesthésique s'améliore dans l'enfance et atteindrait un niveau similaire à l'adulte dès la fin de l'adolescence (*e.g.* Holst-Wolf et al., 2016 ; Pickett & Konczak, 2009 ; Visser & Geuze, 2000). Cependant, une étude récente (Holst-Wolf et al., 2016) examinant également le développement de l'acuité proprioceptive de 5 à 25 ans ne montre pas d'effet de l'âge directement sur l'erreur de position mais révèle une variabilité décroissante avec l'âge. Ainsi, le développement de l'acuité proprioceptive serait davantage reflété par une amélioration dans la précision à atteindre une même cible plutôt que par une modification dans le biais systématique de l'erreur de position. En d'autre terme, ce serait la fiabilité de la réponse perceptive renseignant sur la position des segments corporels qui s'améliorerait entre le début de l'enfance et l'âge adulte (Holst-Wolf et al., 2016). Dans tous les cas, l'ensemble de ces études s'accordent sur le fait que l'acuité proprioceptive mature lentement au cours de l'ontogénèse.

En résumé, la planification et le contrôle de l'action repose sur le schéma corporel qui comprend les informations relatives au corps en action. Ce schéma corporel pour être fonctionnel nécessite une mise à jour sensorimotrice dynamique et continue afin de s'adapter à différentes situations pour permettre une action toujours cohérente et efficace. Au cours de l'ontogénèse, on assiste à une véritable construction du schéma corporel sur la base des informations sensorielles. La maîtrise progressive de la repondération sensorielle à partir de 7-10 ans permet à la représentation du corps en action de bénéficier de l'intégration multisensorielle plus complexe

et plus fiable. Au cours de cette période de l'enfance, il apparait que l'information proprioceptive deviendrait moins variable (Holst-Wolf et al., 2016) et commencerait à être intégrée dans les réactualisations des représentations internes (Bremmer et al., 2008). Malgré une sous-utilisation des informations proprioceptives comparées aux adultes (Cignetti et al., 2013b ; Contreras-Vidal, 2006), la repondération sensorielle en faveur de la proprioception chez les enfants de 7-10 ans, entrainerait l'amélioration des performances motrices. Ceci suggère que leur schéma corporel, toujours en construction, devient de plus en plus efficace. Ainsi, la construction du schéma corporel est un phénomène progressif et lent qui doit nécessairement être adaptable au cours du développement en raison des nombreux changements morphologiques et de l'acquisition de nouvelles compétences motrices (Assaiante et al., 2014a).

Chapitre 4. Le développement cérébral et les bases neurales du schéma corporel

Au cours des 20 dernières années, des progrès significatifs en IRM ont permis de caractériser la maturation cérébrale depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte à la fois au niveau structurel et fonctionnel, ainsi que leur incidence mutuelle, pour mettre à jour les principes d'évolution et les périodes critiques du neurodéveloppement (Paus et al., 2001, pour revue). A notre connaissance, aucune étude n'a directement examiné le développement des bases neurales sous-tendant le schéma corporel. Cependant, les études développementales en IRM fonctionnelle, de repos et structurelle vont apporter des indications indirectes sur la maturation des réseaux impliqués dans la formation du schéma corporel. Cette maturation des réseaux formant le schéma corporel pourrait ainsi refléter les modifications comportementales et l'amélioration des performances motrices rapportées dans la littérature au cours de l'enfance et de l'adolescence.

A. La maturation structurelle

Les études *post-mortem* sur le cerveau humain ont révélé une variété de changements structuraux apparaissant avec le développement, incluant la taille globale du cerveau (Dekaban, 1978), la myélinisation (Benes et al., 1994 ; Yakovlev & Lecours, 1967) et la densité synaptique (Huttenlocher, 1979 ; Huttenlocher & de Courten, 1987). Ces données d'abord histologiques suggèrent un développement cérébral basé sur des processus dynamiques conduisant à des changements progressifs (*e.g.* synaptogénèse) de la naissance à la fin de l'enfance et régressifs (*e.g.* élagage synaptique) jusqu'à l'âge adulte. Dès lors, la période de l'adolescence apparaît comme une période critique dans le développement cortical humain, caractérisée par une surproduction synaptique qui s'achève à la fin de la puberté (Casey et al., 2008). Cependant, les études développementales d'imagerie cérébrale quantitative *in vivo* ont permis de révéler des changements au niveau des volumes des tissus cérébraux (Lenroot & Giedd, 2006) telle que sur l'épaisseur corticale (Jernigan et al., 1991 ; Shaw et al., 2008 ; Sowell et al., 2002 ; Westlye et al., 2010) pouvant se prolonger jusqu'à l'âge adulte (Dosenbach et al., 2010). Ces études révèlent des modifications avec l'âge du volume total de plusieurs régions corticales et sous-corticales (Jernigan et al., 1991 ; Caviness et al., 1996 ; Giedd et al., 1999 ; 1996b ; 1996a ; Pfefferbaum et al., 1994 ; Reiss et al., 1996 ; Sowell & Jernigan, 1998), présentant une

augmentation du volume cérébral de l'enfance jusqu'à l'âge adulte (Jernigan et al., 1991, Giedd et al., 1999). Plus précisément, les régions corticales et sous-corticales vont présenter une réduction de volume de matière grise et une augmentation du volume de matière blanche (Jernigan et al., 1991 ; Pfefferbaum et al., 1994). Ces études s'accordent à présenter un développement structurel rapide jusqu'à la fin de l'enfance qui ralentirait au cours de l'adolescence et de l'âge adulte.

A.1 La matière grise

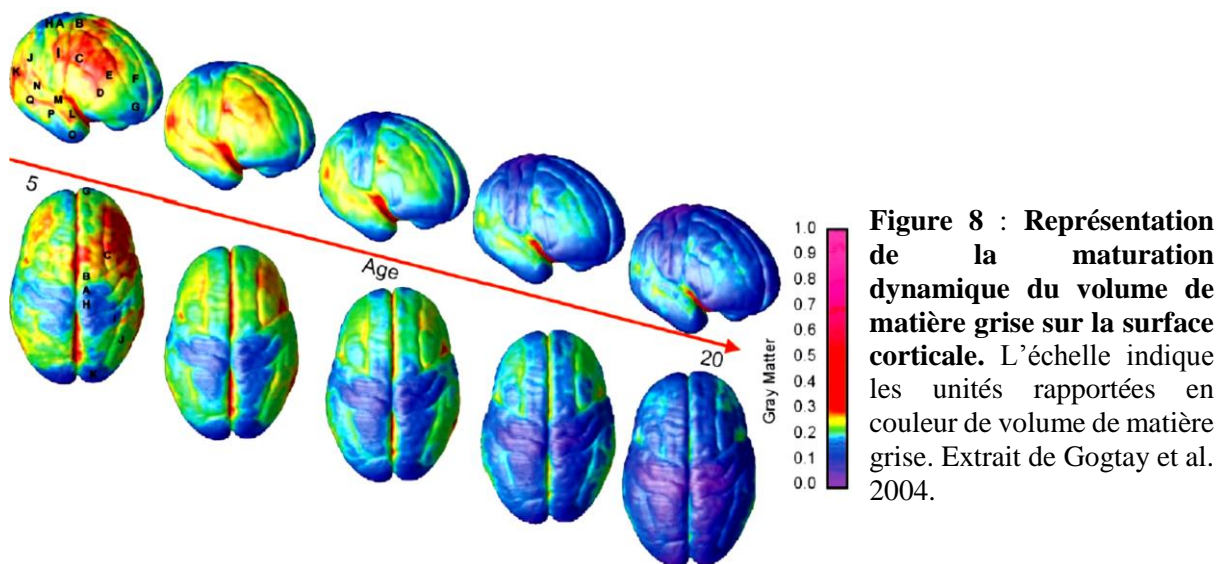
La maturation de la matière grise, au cours de l'enfance et de l'adolescence, se traduit par une évolution non linéaire localisée principalement au niveau cortical. En effet, la densité de matière grise augmente au cours de la période pré-pubertaire, suivie d'une subtile mais néanmoins significative diminution après cette période (Giedd et al., 1999 ; Jernigan et al., 1991 ; Sowell et al., 2001). Plus précisément, les changements présentent une trajectoire développementale spécifique selon la région cérébrale observée. En effet, les régions frontales et pariétales présentent une augmentation de la densité de matière grise avec un pic maximal vers 12 ans contrairement aux cortex temporal et occipital qui présentent ce pic vers 16 ans (Giedd et al., 1999). Les cortex frontaux et pariétaux vont subir un processus d'élagage synaptique (Gogtay et al., 2004 ; Lebel et al., 2008) entraînant une perte importante et continue de matière grise jusqu'à la fin de l'adolescence (Sowell et al., 1999a ; b ; 2003).

La diminution de la densité de matière grise observée avec l'âge montre une trajectoire touchant dans un premier temps les aires somatosensorielles et visuelles de bas niveau suivie des cortex associatifs de plus haut niveau (Gogtay et al., 2004). Les régions sensorimotrices considérées stables entre 7 et 11 ans (Thompson et al., 2000) et impliquées dans des fonctions primaires (*e.g.* M1) se développeraient donc plus tôt que les régions impliquées dans des tâches intégratives plus complexes (*e.g.* lobe temporal). Les cortex sensorimoteurs (*i.e.* pariétal dorsal) et les pôles frontaux connaîtraient une maturation plus rapide que le reste du cortex qui s'étendrait de façon rostrale vers le cortex frontal et de façon caudale et latérale vers le cortex pariétal (Gogtay et al., 2004). Enfin, la maturation du lobe frontal se terminerait, vers la fin de l'adolescence avec la maturation du cortex préfrontal dorsolatéral.

Il ressort de cette étude (Gogtay et al., 2004) que la trajectoire que suit la maturation corticale se ferait en parallèle du développement de certaines fonctions cognitives selon un gradient du plus basique au plus complexe (Sowell et al., 1999a). Plus précisément, les régions cérébrales

impliquées dans les fonctions basiques (*i.e.* les aires motrices et sensorielles) seraient les premières touchées par la perte de matière grise, suivie des aires pariétales supérieures et inférieures impliquées dans des tâches cognitives plus complexes (*e.g.* attention, orientation spatiale, intégration multisensorielle). Les dernières structures touchées seraient les lobes frontaux (Gogtay et al., 2004 ; Sowell et al., 2001 ; Toga et al., 2006) impliqués dans les fonctions exécutives (*e.g.* inhibition de l'action) dont les performances comportementales s'améliorent avec l'âge (Blakemore & Choudhury, 2006 ; Luna et al., 2010).

En résumé, le développement de la matière grise depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte rapporte une maturation touchant en premier lieu les aires sensorimotrices puis les régions associatives de plus haut niveau en passant par les cortex pariétaux dorsaux et terminant sa course par le cortex préfrontal (Figure 8).



Les régions sensorielles et motrices sont les premières au cours de l'enfance à être structurellement proches de celles d'adulte. Les régions composant les réseaux de plus haut niveau cognitif présentent, quant à elles, d'importantes modifications au cours de l'adolescence (Zielinski et al., 2010). Enfin, il est également à noter, autour de la puberté, une diminution progressive du volume de matière grise dans les noyaux gris, en particulier pour le noyau caudé (Sowell et al., 1999a).

A.2 La matière blanche

Bien que la configuration des tractus de matière blanche soit sensiblement fixée pendant les deux premières années de vie (Hagmann et al., 2010), les caractéristiques physiologiques de ces tractus vont connaître d'importants changements (*e.g.* diamètre axonal, épaisseur de la gaine de myéline) jusqu'à l'âge adulte. En effet, les processus de myélinisation au cours du développement vont entraîner une modification la taille de la gaine de myéline entourant les axones, améliorant ainsi la vitesse de transmission neuronal (Aboitiz et al., 1992) au niveau régional mais également à travers les réseaux cérébraux (Luna et al., 2010 ; Paus, 2010). De façon générale, il a été montré par plusieurs études que le volume total de matière blanche allait suivre au cours du développement une trajectoire de courbe « en U » dont le pic maximal serait atteint aux alentours de 35-40 ans (Bendlin et al., 2010 ; Good et al., 2001 ; Westlye et al., 2010). L'imagerie par tenseur de diffusion (DTI) a permis d'évaluer plus précisément les caractéristiques micro-structurelles des tractus de matière blanche. En effet, dans la plupart des régions cérébrales une augmentation robuste de l'anisotropie fractionnelle (FA) – qui reflèterait l'intégrité des tractus de matière blanche (Assaf & Pasternak, 2008 ; Paus, 2010) – est observée au cours du développement (Barnea-Goraly et al., 2005 ; Lebel et al., 2008 ; Lebel & Beaulieu, 2011). La trajectoire développementale des tractus de matière blanche au cours du développement montrent un changement non-linéaire (*i.e.* quadratique) de la FA au cours du temps (Barnea-Goraly et al., 2005 ; Eluvathingal et al., 2007 ; Lebel et al., 2008 ; Schmithorst et al., 2002).

Bien que de nombreux tractus de matière blanche (*e.g.* corps calleux ; *fasciculus longitudinal inférieur*) présentent une maturation précoce et rapide dès l'enfance (Lebel et al., 2008 ; Lebel & Beaulieu, 2011 ; Westlye et al., 2010), d'autres vont présenter des processus de maturation au cours de l'adolescence qui vont perdurer jusqu'à l'âge adulte. Il a été suggéré que la maturation précoce du corps calleux reliant les cortex sensorimoteurs participant ainsi à la propagation d'informations synchronisées entre les hémisphères cérébraux, pourrait servir de substrat pour la maturation des fibres connectant les aires impliquées dans des processus de plus haut niveau cognitifs (Aboitiz & Montiel, 2003), suggérant que certaines fibres ne commenceraient leurs maturations qu'à partir du moment où d'autres vont présenter un niveau de maturité élevé.

Par ailleurs, il ressort de ces différentes études que les tractus occipito-temporaux vont être les premiers tractus à présenter un niveau de maturation relativement complet vers l'âge de 11 ans, suivit ensuite des tractus fronto-temporaux dont fait partie le *fasciculus longitudinal supérieur* qui connecte anatomiquement le lobule pariétal inférieur et le gyrus frontal inférieur formant ainsi le réseau fronto-pariétal. Le fasciculus longitudinal supérieur présente une maturation tardive, ses caractéristiques micro-structurelles atteignant un niveau équivalent à celui de l'adulte à la fin de l'adolescence (Asato et al., 2010 ; Lebel et al., 2012 ; 2008 ; Lebel & Beaulieu, 2011 ; Simmonds et al., 2014 ; Westlye et al., 2010 ; Zhang et al., 2007). Ces résultats supportent une maturation tardive du réseau frontopariétal. Cependant, les fibres de projections (*e.g. corona radiata*) connectant les ganglions de la base et le cortex ainsi que les connexions cérébelleuses, qui bien que faisant partie du réseau sensorimoteur, connaissent également une maturation tardive au cours de l'adolescence (Asato et al., 2010 ; Lebel et al., 2008 ; Simmonds et al., 2014). Il apparaît donc que les réseaux frontopariétal et sensorimoteur vont connaître une maturation structurelle qui perdure jusqu'à la fin de l'adolescence. Enfin, les tractus fronto-temporaux et sous-corticaux ne seraient pas matures avant 25-30 ans (Lebel et al. 2008 ; Lebel & Beaulieu 2011 ; Paus et al., 1999 ; Paus, 2010).

A.3 La puberté impacte la maturation structurelle

La maturation structurelle va présenter une trajectoire différente en fonction de la puberté (Blakemore et al., 2010 ; Lenroot & Giedd, 2006). En outre, Giedd et al. (1999) ont révélé que les lobes frontaux et pariétaux allaient atteindre un pic de maturation de la matière grise à 11 ans pour les filles et à 12 ans pour les garçons. Ces âges vont correspondre à l'émergence d'un dimorphisme sexuel des hormones gonadotropiques suggérant une interaction entre les hormones pubertaires et le développement de la matière grise. De plus, il a été rapporté qu'une augmentation du volume de matière grise pouvait être observée chez les garçons au niveau de l'amygdale, alors qu'on observe ce même effet au niveau de l'hippocampe chez les filles au moment de la puberté. La matière blanche est elle aussi sensible à la poussée hormonale, l'augmentation de volume étant différente en fonction du genre de l'individu. Les garçons présentent une maturation plus longue que les filles (Perrin et al., 2009 ; 2008). Cependant, il est à noter qu'avant l'apparition de la puberté, les trajectoires développementales des matières blanche et grise sont sensiblement identiques quel que soit le genre de l'individu.

B. La maturation fonctionnelle

B.1 D'une activation diffuse à une activation plus focale : un principe développemental

Certaines études développementales ont associé l'amélioration des performances comportementales avec une augmentation de l'activité de certaines structures cérébrales clés pertinentes pour la fonction ciblée. Par exemple, une augmentation de l'activité du cortex pariétal a été montrée associée à l'amélioration des performances dans une tâche évaluant l'inhibition (*i.e.* tâche de Stroop) au cours de l'adolescence (Adleman et al., 2002). Ou encore, l'augmentation du niveau d'activation des cortex préfrontal et pariétal a également été observée pour des tâches évaluant la mémoire de travail (Casey et al., 1995 ; Klingberg et al., 2002). Par ailleurs, il a été suggéré que le développement des capacités cognitives ne serait pas uniquement supporté par l'augmentation de l'activité de structures clés mais également par l'atténuation d'aires cérébrales indiquées comme étant moins pertinentes pour réaliser la tâche étudiée, suggérant ainsi un neurodéveloppement plus axé sur une activation focale des aires critiques (Tamm et al., 2002). De façon plus spécifique, une activation fronto-striatale plus importante est associée à de meilleures performances d'inhibition de l'action (*e.g.* tâche de go/no-go) au cours du développement et l'amélioration des performances attentionnelles visuelles serait associée avec une diminution de l'activité du cortex pariétal (Booth et al., 2004). Enfin, les changements cérébraux peuvent également inclure l'activation de nouvelles régions à l'âge adulte pouvant être associés à un changement de stratégies cognitives de l'individu (Casey et al., 2005 pour revue ; Durston & Casey, 2006).

En résumé, le neurodéveloppement cognitif se caractérise par des modifications du patron d'activation, pouvant se traduire par une augmentation ou une diminution d'activité de régions critiques, mais également par un changement dans l'étendue de l'activation (*e.g.* Booth et al., 2004 ; Luna & Sweeney, 2004 ; Rubia et al., 2000). Plus précisément, les modifications d'activation cérébrale au cours du développement sont caractérisées par le passage d'une activation diffuse vers une activation plus focalisée (*e.g.* Holland et al., 2001 ; Luna et al., 2001 ; Schlaggar et al., 2002 ; Tamm et al., 2002). De façon similaire, ces résultats sont retrouvés au cours de l'apprentissage chez l'adulte (Karni et al., 1998 ; 1995) suggérant un ajustement dans l'activation des systèmes neuronaux supportant une fonction cognitive donnée.

B.2 La mise en place des réseaux fonctionnels à partir de l'imagerie fonctionnelle de repos

Le cerveau peut se définir comme un réseau fonctionnel et structurel spatialement distribué connectant des régions éloignées qui vont partager des informations. L'imagerie fonctionnelle de repos qui mesure les variations spontanées à basse fréquence du signal BOLD chez un sujet au repos, a permis d'extraire des mesures corrélationnelles de l'activité neuronale entre des régions cérébrales anatomiquement distinctes (van den Heuvel & Hulshoff Pol, 2010). L'exploration cérébrale en utilisant cette technique permet de caractériser les communications fonctionnelles entre différentes aires cérébrales en évaluant les différents aspects architecturaux (*i.e.* mise en place des nœuds) ainsi que de la connectivité fonctionnelle des réseaux cérébraux à courte distance (*i.e.* connectivité intra-réseau) et à large échelle (*i.e.* connectivité inter-réseau). De plus, il a été démontré que les réseaux cérébraux obtenus en imagerie de repos présentent de fortes correspondances avec les réseaux observés en imagerie fonctionnelle (Cole et al., 2014 ; Smith et al., 2009). En effet, au niveau des régions corticales, sous-corticales et cérébelleuses il ressort en imagerie fonctionnelle de repos 13 réseaux majeurs incluant : des réseaux de haut niveau cognitif (frontopariétal, cingulo-operculaire, saillance, attention dorsale, attention ventrale et de mémoire), le *default mode*, le somatosensoriel-moteur, le sensoriel (auditif et visuel), un réseau sous-cortical, un réseau cérébelleux ainsi qu'un réseau de fonctionnalité inconnue (voir Power et al., 2011 ; Power & Petersen, 2013). Plus précisément, il a pu être observé que la force du couplage entre deux nœuds d'un réseau (*e.g.* le *default mode network*) pouvait prédire des différences inter-individuelles de diverses performances cognitives (*e.g.* mémoire de travail, temps de réponse ; Hampson et al., 2006 ; Kelly et al., 2008).

En développement, cette méthode a permis d'examiner d'une part la mise en place des réseaux majeurs (*e.g.* frontopariétal, cingulo-operculaire, sensorimoteur) et d'autre part, de révéler les principes fondamentaux de l'organisation cérébrale au cours du développement (Fair et al., 2009 ; Gao et al., 2015 ; Supekar et al., 2009).

La maturation des réseaux fonctionnels distincts serait gouvernée par plusieurs principes fondamentaux (Menon, 2013, pour revue). Dans un premier temps, l'architecture globale d'un cerveau en développement est caractérisée par une organisation hiérarchique où les réseaux cérébraux vont être construits à partir de la mise en place anatomique des régions clés (*i.e.* nœuds fonctionnels) composant les réseaux fonctionnels établis dès l'âge de 2 ans (Fan et al., 2011). A partir de 7-8 ans, les caractéristiques topologiques architecturales des réseaux

fonctionnels sont déjà largement établies et présentent des niveaux de connectivité fonctionnelle équivalents aux jeunes adultes (Supekar et al., 2009).

Cependant, les réseaux fonctionnels à large échelle vont subir au cours de l'enfance et de l'adolescence, une restructuration permettant la formation de réseaux hiérarchiques organisés qui vont supporter des processus cognitifs complexes. Cette réorganisation fonctionnelle se caractérise également par une diminution globale des connexions à courte distance et par un renforcement des connexions à longue distance (Supekar et al., 2009 ; Fair et al., 2009 ; Vogel et al., 2010). La réduction des connexions à courte distance contribuerait à augmenter le niveau de ségrégation des informations neuronales, tandis que l'augmentation des connexions à longue distance faciliterait l'intégration de l'information (Sporns, 2013). Ainsi, bien que les caractéristiques topologiques globales (*i.e.* mise en place des nœuds fonctionnels) des réseaux restent préservées au cours du développement, la maturation des réseaux fonctionnels se caractérise par une restructuration des connexions fonctionnelles inter- et intra-réseaux. Ainsi les enfants, comparés aux adultes, vont présenter une connectivité fonctionnelle intra-réseau plus importante (Stevens, 2009) et une plus faible connectivité inter-réseaux pouvant traduire d'une moins bonne organisation hiérarchique fonctionnelle (Supekar et al., 2009). Ces différences développementales indiquent des réseaux fonctionnels chez les enfants, moins spécialisés ou moins efficaces (Fair et al., 2009 ; 2007 ; Johnson & Munakata, 2005 ; Menon, 2013).

B.3 Lien entre maturation fonctionnelle et maturation structurelle

Le principe neurodéveloppemental d'un passage d'une activité cérébrale diffuse à une activité plus focale pourrait refléter les conséquences fonctionnelles des processus d'élagage synaptique ainsi que d'un renforcement des connexions spécifiques entre structures. Cependant, peu d'études (*e.g.* Jolles et al., 2011 ; Olesen et al., 2003) ont évalué dans quelle mesure les modifications observées au niveau structurel, pouvaient impacter la réorganisation des réseaux fonctionnels ou le niveau d'activité de régions cérébrales. Néanmoins, il a été rapporté que la maturation de la matière blanche au niveau frontopariétal était corrélée au niveau d'activation du sulcus frontal supérieur et du lobule pariétal inférieur (Olesen et al., 2003). De plus, les trajectoires développementales de la maturation structurelle de régions spécifiques ont été reliées à l'amélioration de capacités cognitives avec l'âge. Par exemple l'amélioration des habiletés motrices telle que la coordination bimanuelle (Muetzel et al., 2008) serait supportée

par la maturation du corps calleux impliquée dans l'échange d'informations inter-hémisphérique et dans l'intégration sensorimotrice.

Ainsi, il apparaît que la maturation de la matière blanche sous-tend l'amélioration de l'intégration des informations transmises ainsi qu'une réduction de ségrégation inter-structures renforçant ainsi l'efficacité des réseaux en construction, ce qui est reflété par le renforcement avec l'âge du lien corrélationnel entre la connectivité structurelle et fonctionnelle (Hagmann et al., 2010). Bien que peu d'études aient révélé un lien direct entre la maturation structurelle et l'amélioration des performances comportementale (Klingberg et al., 1999 ; Sowell et al., 1999a ; Wang et al., 2010), il ne semble pas déraisonnable de concevoir que les changements structuraux vont influencer l'activité fonctionnelle des structures concernées impactant sur les capacités cognitives au cours du développement. Toutefois, il est à noter que la réorganisation de connectivités fonctionnelles serait relativement indépendante des modifications développementales de matière grise (Jolles et al., 2011).

C. La maturation précoce du réseau sensorimoteur et tardive du réseau fronto-pariétal

La construction des réseaux sous tendant la mise en place du schéma corporel vont également être soumis à ces principes neurodéveloppementaux susceptibles d'influencer le développement des différentes structures spécifiques et réseaux composant le schéma corporel.

Le réseau sensorimoteur présenterait une activité intra-réseau synchronisée dès la naissance (Doria et al., 2010 ; Lin et al., 2008). De plus, il apparaît que l'organisation fonctionnelle du réseau sensorimoteur serait largement établie dès l'âge de 2 ans (Gao et al., 2015), avec une connectivité architecturale similaire à l'adulte. Les connexions du réseau sensorimoteur avec d'autres réseaux cérébraux, comme par exemple le réseau visuel, diminuent rapidement et précocement ce qui entrainerait une ségrégation fonctionnelle entre les deux modalités sensorielles. Néanmoins, il apparaît avec l'âge une réduction des forces de connexions à l'intérieur du réseau suggérant une spécialisation fonctionnelle tendant vers un patron d'interactions entre les structures sensorimotrices primaires de ce réseau plus efficace (Tau & Peterson, 2009). Les modifications de connexions intra-réseau continueraient jusqu'à l'âge de 10 ans (Jolles et al. 2011 ; Kelly et al. 2009).

De plus, les régions sous-corticales semblent être fortement touchées par les processus développementaux. En effet, une reconfiguration des connexions sous cortico – corticales serait l'une des caractéristiques importantes des modifications du réseau sensorimoteur. Les régions sous-corticales seraient les premières régions à présenter des changements dans leur connectivité fonctionnelle en lien avec le développement (Supekar et al., 2009). Chez l'enfant, il apparaît que les régions sous-corticales sont fortement connectées aux aires sensorielles primaires, associatives et para-limbiques, tandis que l'adulte présente de plus forte connexions cortico-corticales entre les aires para-limbiques, limbiques et associatives (Supekar et al., 2009). Contrairement aux autres réseaux, le développement fonctionnel des connexions sous-corticales vont présenter une augmentation des connexions à courte distance et une diminution des connexions à longue distance. De plus, en évaluant le développement du réseau d'intégration proprioceptive, Cignetti et al. (2017) ont révélé que les connexions fronto-striatales connaissent un développement prolongé au-delà de l'adolescence avec une contraction des patrons de connectivité fonctionnelle.

Contrairement, au réseau sensorimoteur le réseau fronto-pariétal va présenter un développement prolongé (Figure 9). La topologie de ce réseau présente une architecture moins spécialisée chez l'enfant par rapport à l'adulte (Gao et al., 2005 ; Fair et al., 2007 ; 2009). Au début de l'enfance (~7ans) les réseaux supportant de hautes fonctions cognitives sont détectables présentant une organisation fonctionnelle robuste mais révélant tout de même des caractéristiques immatures (Fair et al., 2009 ; Jolles et al., 2010 ; Supekar et al., 2009). Ces caractéristiques immatures concernent une architecture incomplète, une connectivité intra-réseau plus faible, ainsi que la présence de connexions avec d'autre réseau n'existant pas chez l'adulte (Fair et al., 2007). La maturation du réseau fronto-pariétal va donc présenter au cours de l'enfance et de l'adolescence un renforcement des connexions intra-réseaux entraînant le développement des connexions à longue distance permettant la maturation de l'intégration et la ségrégation fonctionnelle de ce réseau en parallèle de l'amélioration des capacités cognitives.

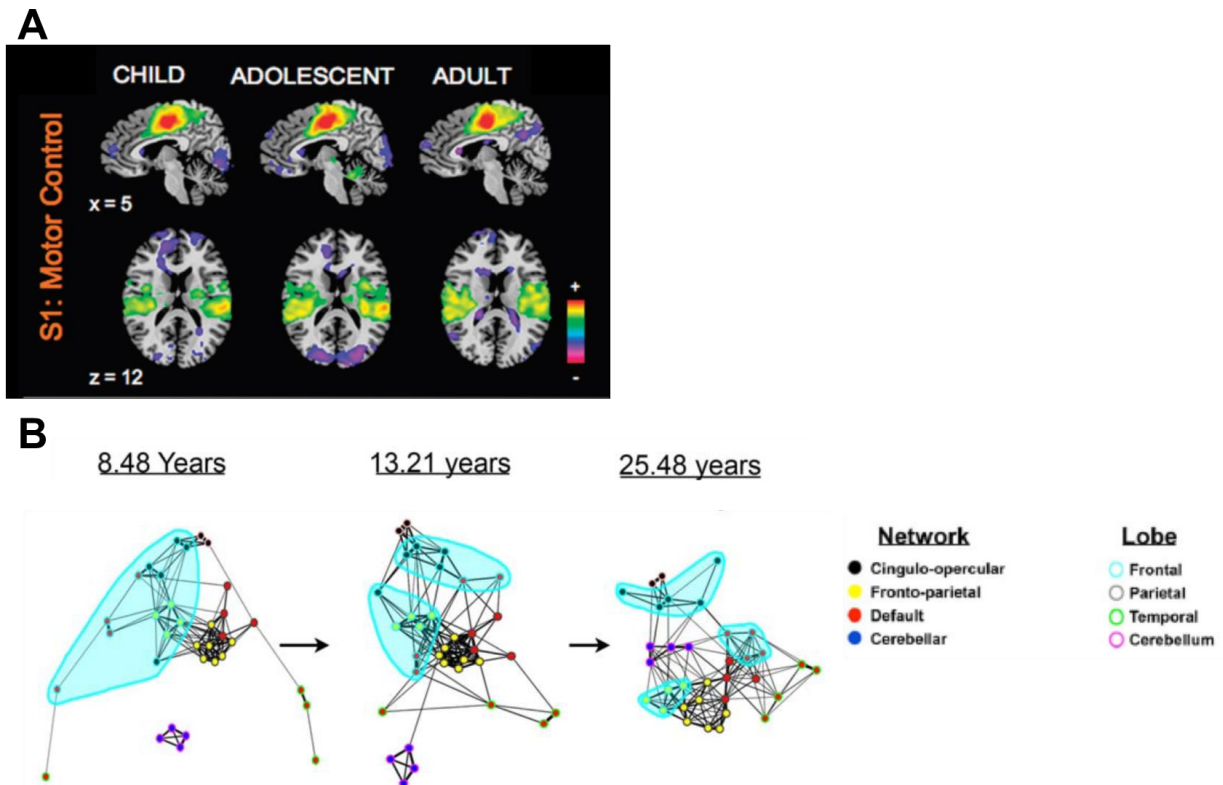


Figure 9 : Différence de trajectoire développementale pour le réseau sensorimoteur et frontopariétal. A. Maturation précoce du réseau sensorimoteur présentant une connectivité fonctionnelle intra-réseau équivalente de l'enfance à l'âge adulte (extrait de Kelly et al., 2009). B. Maturation prolongé du réseau frontopariétal depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte révélant une augmentation des connexions fonctionnelles intra- et inter-réseaux (extrait de Fair et al., 2009)

II. Objectifs expérimentaux

Mon travail de thèse a pour but de comprendre la construction du schéma corporel à partir d'une approche neurosensorielle, au cours de l'enfance et de l'adolescence, deux périodes caractérisées par un corps et un cerveau qui se transforment. A cette fin, trois études développementales ont été réalisées afin d'explorer les différents processus (couplage-perception-action ; repondération sensorielle ; intégration multisensorielle) qui vont conduire à l'élaboration et à la réactualisation des représentations internes du corps en action dans un cerveau en pleine maturation. Parce que la proprioception constitue une modalité sensorielle essentielle à l'élaboration du schéma corporel, une exploration privilégiée du développement de cette modalité sensorielle a été envisagée dans mon travail de thèse, aussi bien au niveau comportemental que cérébral.

La première étude a été réalisée en IRMf avec le paradigme de vibrations tendineuses induisant des illusions de mouvement chez 32 enfants âgés de 7 à 11 ans. Elle avait pour but (i) de révéler le neurodéveloppement de l'intégration proprioceptive et (ii) d'évaluer dans quelle mesure la maturation structurelle influence la maturation fonctionnelle de ce réseau.

La seconde étude a exploré le développement de l'acuité proprioceptive à partir d'un protocole de reproduction de positions articulaires, corrélé à des enregistrements d'imagerie fonctionnelle de repos. Cette étude avait pour but de déterminer (i) dans quelle mesure la lente maturation de l'intégration proprioceptive nécessaire à la réactualisation des représentations internes du corps contribue à la maturation cérébrale du réseau sous-tendant le schéma corporel et (ii) d'évaluer la maturation des connexions inter- et intra- réseaux permettant la fonctionnalité du schéma corporel.

Enfin, la dernière étude a exploré le lien fonctionnel qui se crée dans le couplage perception-action et qui constitue un maillon essentiel pour la construction du schéma corporel. A partir d'une expérience comportementale conduite auprès de 91 participants depuis des enfants de 7 ans jusqu'aux jeunes adultes, la dualité vision- proprioception a été explorée chez l'enfant et l'adolescent sur le versant perceptif à la fois de son propre corps mais aussi de la vision du corps d'autrui.

III. Etudes expérimentales

Les modifications morphologiques, l'acquisition de nouvelles aptitudes motrices, l'expérience sensorimotrice grandissante, ainsi que le développement cognitif entraînent de façon évidente une modification du schéma corporel, essentiel afin d'agir ou d'interagir avec l'environnement au cours du développement. De nombreuses études sensorimotrices chez l'enfant et l'adolescent viennent étayer cette hypothèse (Assaiante et al., 2014 ; Cignetti et al., 2013b ; Contreras-Vidal et al., 2006). Néanmoins, bien que le développement au niveau comportemental soit bien documenté, les corrélats cérébraux du schéma corporel en lien avec les changements opérant avec l'âge n'ont jamais été directement étudiés. Seules des informations indirectes provenant d'études en imagerie cérébrale (*i.e.* imagerie de repos, de diffusion, anatomique) permettent de suggérer une trajectoire développementale des réseaux cérébraux sous-tendant le schéma corporel. Il apparaît que les régions sensorimotrices, frontopariétales, leurs connexions, de même que leurs interactions avec les régions sous-corticales, connaissent une lente maturation fonctionnelle (Cignetti et al., 2017 ; Gao et al., 2015 ; Jolles et al., 2011 ; Kelly et al., 2009) mais aussi structurelle (Lebel et al., 2008 ; 2012 ; Lebel & Beaulieu, 2011 ; Simmonds et al., 2014). Il est donc légitime de supposer que les réseaux cérébraux sous-tendant le schéma corporel connaissent une longue maturation aux différentes étapes clés que représentent l'enfance et l'adolescence.

A. Etude 1 : Comment le système des représentations du corps se développe ?

La première étude de cette thèse concerne l'exploration cérébrale des représentations du corps lors de la perception d'illusion kinesthésique chez l'enfant. Nous avons utilisé lors d'une IRM fonctionnelle un protocole de vibrations tendineuses intégrant deux conditions : une condition de stimulation à 100Hz qui provoque des illusions de mouvement et une condition de stimulation à 30 Hz qui n'induit pas d'illusion de mouvement. Ce paradigme expérimental nous a permis de mettre à jour les bases neurales du schéma corporel puis d'évaluer le degré de maturité des réseaux sensorimoteur et frontopariétal chez des enfants âgés entre 7 et 11 ans. Dans un second temps, l'activation cérébrale évoquée par la stimulation tendineuse a été analysée en corrigeant ou non l'activité fonctionnelle par les différences de matière blanche (anisotropie fractionnelle ; FA) et de matière grise (densité de matière grise ; dGM) existante entre le groupe des enfants et le groupe des adultes estimant ainsi dans quelle mesure les facteurs structuraux (*i.e.* FA et/ou dGM) influencent l'activation fonctionnelle de ces deux réseaux pendant le développement.

How does the body representation system develop in the human brain?

Aurelie Fontan^{1,2}, Fabien Cignetti^{1,2}, Bruno Nazarian³, Jean-Luc Anton³, Marianne Vaugoyeau^{1,2}, Christine Assaiante^{1,2}

¹Aix Marseille Univ, CNRS, LNC, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Marseille, France

²Aix Marseille Univ, CNRS, Fédération 3C, Marseille, France

³Aix-Marseille Univ, CNRS, INT UMR 7289, Centre IRM

Dev Cogn Neurosci. 2017 Feb 28;24:118-128. DOI : 10.1016/j.dcn.2017.02.010

Abstract

Exploration of the body representation system (BRS) from kinaesthetic illusions in fMRI has revealed a complex network composed of sensorimotor and frontoparietal components. Here, we evaluated the degree of maturity of this network in children aged 7-11 years, and the extent to which structural factors account for network differences with adults. Brain activation following tendon vibration at 100 Hz ('illusion') and 30 Hz ('no illusion') were analysed using the two-stage random effects model, with or without white and grey matter covariates. The BRS was already well established in children as revealed by the contrast 'illusion' vs. 'no illusion', although still immature in some aspects. This included a lower level of activation in primary somatosensory and posterior parietal regions, and the exclusive activation of the frontopolar cortex (FPC) in children compared to adults. The former differences were related to structure, while the latter difference reflected a functional strategy where the FPC may serve as the 'top' in top-down modulation of the activity of the other BRS regions to facilitate the establishment of body representations. Hence, the development of the BRS not only relies on structural maturation, but also involves the disengagement of an executive region not classically involved in body processing.

Keywords: Body representation system; Proprioception; fMRI; DTI; VBM; Children

1. Introduction

Neural representations of the body formed within the human brain, known as the body representation system (BRS), is central to the understanding of motor functions (Ehrsson et al. 2003; Longo and Haggard 2010). The BRS is constantly updated using sensory information, especially proprioception that encompasses the perception of positional changes and movements of body parts (Proske and Gandevia, 2012). Using vibration-evoked proprioceptive illusions, neuroimaging studies suggested that two networks constitute the cerebral basis of the BRS (Naito et al., 1999, 2002, 2016; Naito and Ehrsson, 2006): (i) a sensorimotor control network – i.e. motor and somatosensory cortical regions, basal ganglia, thalamus, cerebellum – that contributes to the formation of the body representations, and is involved in on-line control (fast corrections) of movement, and (ii) a fronto-parietal network extending from the inferior frontal gyrus to the posterior parietal cortex (e.g. inferior parietal lobule) that integrates environmental information together with bodily information into a single percept, thereby providing a corporeal representation adjusted to the environmental context. Furthermore, the fronto-parietal network in the right hemisphere has also been found to be involved in corporeal self-awareness (Cignetti et al. 2014; Naito et al. 2005). Although it is obvious that the BRS must be updated during development due to many factors such as morphological changes, acquisition of motor skills, and cognitive practice, age-related changes in its cerebral correlates have never been investigated directly.

Indirect information on the developmental trajectory of the BRS comes from resting state functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies. The sensorimotor control network is already topologically adult-like by the age of two while higher-order networks including the fronto-parietal network are topologically incomplete, presenting a less specialized architecture compared to adults (Gao et al. 2015). Further studies reported that within-network connectivity changes stop in late childhood (~10 years old) for the sensorimotor network and that they continue until adulthood for the frontal and parietal networks (Jolles et al. 2011; Kelly et al., 2009). Therefore, the fronto-parietal network supporting the BRS presents an extended development compared to the sensorimotor network. A recent fMRI study using tendon vibration also demonstrated that the proprioceptive brain network still undergoes refinements during and beyond adolescence, mostly the fronto-striatal connections that exhibit functional pruning leading to a more restricted topology (Cignetti et al. 2017). Therefore, although the sensorimotor network is likely earlier to mature compared to the fronto-parietal network, it may not yet be mature by late childhood.

Outcomes from structural MRI studies would support this view. Studies on cortical grey matter development from childhood to adulthood reported a maturational sequence from sensorimotor to higher-order association regions, specifically from the precentral gyrus to the prefrontal cortex in the frontal lobe and from the postcentral gyrus to the angular/supramarginal gyri in the parietal lobe (e.g. Gogtay et al., 2004; Shaw et al., 2008). Likewise, a study by Zielinski et al. (2010) showed that grey matter networks establishing sensory and motor regions were already well-developed in early childhood, although not yet adult-like. In contrast, higher-level cognitive networks were undeveloped in early childhood and showed an important amount of change during adolescence. However, regional variations in the grey matter maturation pattern of the sensorimotor network appear to exist, especially in the subcortical regions that demonstrate important age-related changes in grey matter density during adolescence (Sowell et al., 1999).

Considering white matter maturation, it is less clear whether the sensorimotor network reaches maturity before the fronto-parietal network. Diffusion tensor imaging (DTI) studies showed that the microstructural characteristics of association fibres, and especially the superior longitudinal fasciculus that connects the parietal cortex to the frontal gyrus, become adult-like by late adolescence (Asato et al., 2010; Lebel et al., 2008, 2012; Lebel and Beaulieu, 2011; Simmonds et al., 2014). This supports an extended development of the fronto-parietal network. However, late to mature in adolescence are also projection fibres, such as the corona radiata connecting the basal ganglia to the cortex, as well as cerebellar connections (Asato et al., 2010; Lebel et al., 2008; Simmonds et al., 2014). Moreover, connections at terminal grey matter sites in basal ganglia were found to mature even in later adulthood (Lebel et al., 2008; Simmonds et al., 2014). Therefore, a set of white matter fibres involved in the sensorimotor network continue to mature during and beyond adolescence, suggesting once again that this network is not completely mature by late childhood.

Using a protocol of kinaesthetic illusions in children (7-11 years) and adults (25-40 years) in fMRI, the aim of the present study was to evaluate the degree of maturation of the sensorimotor and fronto-parietal networks subtending the BRS by late childhood. We expected to find larger differences in activation levels between children and adults in fronto-parietal regions, i.e. a more immature fronto-parietal network by late childhood. A secondary objective was to examine the extent to which structural brain maturation influences the functional development of the networks that implement the BRS. To this end, we investigated group differences in fMRI results while statistically controlling for differences in grey and white matter between children and adults.

2. Methods

2.1 Participants

Forty seven healthy right-handed individuals including fifteen adults (mean age \pm SD: 32.4 ± 4.5 ; 9 females) and thirty two children (from seven to eleven years old) took part in the experiment. Data from 9 of the adult participants were previously reported by Cignetti et al. (2014) and six additional adult participants were recruited to complete the adult group. The children sample was finally restricted to twenty-two individuals (mean age \pm SD: 9.0 ± 1.4 ; 15 females) due to the exclusion from the analysis of 10 children with excessive head movements during fMRI scanning (cf. section 2.5.1 fMRI data analysis). Sex distribution did not differ between the two age groups (χ^2 (4, $n=37$) = 0.3; $p=0.6$). Adult participants, parents of minors, and children gave written informed consent. The study was approved by the research ethics committee CPP Sud-Méditerranée 1.

2.2 Paradigm

The cerebral correlates of the BRS were examined using a tendon vibration paradigm, which consisted in vibrating the tendons of the right and left tibialis anterior muscles to excite the muscle spindle primary endings (e.g. Cignetti et al., 2014; 2016a). To this end, custom-made pneumatic vibration devices, driven by constant air pressure, were placed perpendicularly to the anterior right and left ankles using elastic straps (contact area = ~ 6 cm²). Frequencies were delivered at 30 Hz and at 100 Hz with a 0.5 mm amplitude, leading to four vibration conditions: right and left tendon vibration at 30 Hz (R30 and L30; the control ‘no illusion’ condition) and at 100 Hz (R100 and L100; the ‘illusion’ condition). These stimulation parameters were selected based on the fact that (i) 20-40 Hz frequencies drive weak discharges of the primary endings, which are not likely to elicit kinaesthetic illusions, and (ii) ~ 100 Hz frequency optimally activates primary endings, generally providing consistent illusory movements (i.e. plantar-flexion) (Cignetti et al., 2014; 2017; Naito et al., 1999; Radovanovic et al., 2002; Roll and Vedel, 1982; Roll et al., 1989).

2.3 Pre-scanning session

In the present study, participants first experienced a pre-scanning session lying supine outside the scanner with the eyes closed, during which they were presented with the four vibratory stimulations (12-s long R30, L30, R100, and L100 vibrations; each stimulation presented twice). The vibration conditions were presented in a random order and each vibration was followed by a rest period during which the participants were questioned as to whether the

stimulation generated illusory movements, and were then requested to verbally describe them. The six additional adults reported illusory movement at 100Hz but not at 30Hz stimulation. Finer-grained evaluation was conducted in children to increase confidence in self-reports on illusions. After the 12 seconds period of vibration, the children had to report about what they felt and were asked to reproduce (if any) the illusory percept by moving their foot. In the 100Hz condition, all children felt their foot ‘going down’ and produced a plantar-flexion. In the 30 Hz condition, 6 children reported plantar-flexion illusion while the other 16 children reported a ‘vibrating’ sensation. Children were also asked to (i) score the vividness defined as how realistic the illusion was, between 0 and 4, a score of 0 corresponding to the absence of illusion and a score of 4 to a plantar-flexion illusion similar to an actual movement (Naito et al., 1999), and (ii) to report the amplitude of the illusory movement, using an angle measurement scale. The angle measurement scale corresponded to a lying individual with a degree of freedom about the ankle. The experimenter rotated the foot until the estimated position was reached, as indicated by the children. An angle of 0° corresponded to the absence of illusory plantar-flexion and a positive value to a plantar-flexion, the larger the value the more important the plantar-flexion. In sum, none of the adults reported experience of illusory movement in the 30Hz conditions while all of them experienced illusory plantar-flexion in the 100 Hz conditions. Six children out of twenty-two reported illusory movements in both the 30Hz and the 100Hz conditions, with a tendency for less vivid and important illusions in the former conditions (vividness R30: 1.5 ± 1.4 ; vividness L30: 1.3 ± 1.2 ; angle R30: $17.5 \pm 10.3^\circ$; angle L30: $19.2 \pm 9.3^\circ$) compared to the latter conditions (vividness R100: 2.5 ± 1.4 , L100: 3 ± 1 ; angle R100: $25.2 \pm 10.3^\circ$, L100: $23.5 \pm 13.8^\circ$). The other 16 children reported illusions in the 100 Hz conditions only (vividness R100: 2.8 ± 0.7 , L100: 3.1 ± 0.7 ; angle R100: $13.6 \pm 2.9^\circ$, L100: $18.5 \pm 5.1^\circ$).

2.4 MRI data acquisition

After the familiarization pre-scanning session, the subjects were placed head first and supine into a 3T MRI scanner (Medspec 30/80 AVANCE, Bruker, Ettlingen, Germany). Supports were used to minimize head movement, including a soft strap attached around the head and air pads placed between the lateral sides of the head and the radio-frequency head coil. The participants also wore a headphone for communication purpose. fMRI time series were acquired with a T2*-weighted gradient echo-planar imaging sequence (42 interleaved axial slices acquisition; 3 mm thickness; 0.5 mm interslice gap; reconstruction matrix = 64×64 ; field of view = 192 mm \times 192 mm; repetition time = 2.8 s; echo time = 30 ms; flip angle = 84°). The scanning planes were parallel to the anterior commissure - posterior commissure and

covered the top of the cortex down to the base of the cerebellum. The scanning session was composed of five runs each lasting 5 minutes and including 12-s long conditions (epochs) of vibration (R30, L30, R100, L100) and REST. Each vibration condition was repeated three times per run. The order of vibration conditions was randomized within a run, and REST epochs were inserted between all vibration conditions to ensure the relaxation of the muscle spindles. At the end of each run, subjects were questioned about the illusory movements via headphones. For each stimulation condition, we asked whether it induced illusory movements, and if yes, whether all three repetitions (each stimulation condition having been repeated three times within a run) induced illusory movements. Subjects answered the questions using a finger button response system. Answers were identical to the verbal report of the pre-scanning session for all participants. The six additional adults and all children reported consistent illusion for the R100 and the L100 in all runs. In addition, the six children who reported having experienced an illusion at 30Hz during the pre-scanning phase also reported consistent illusory movements for the R30 and L30 stimulation in all runs. We preferred asking the subjects to report the presence of illusions after each run instead of after each stimulation to avoid methodological issues related to movement preparation. Indeed, reporting illusions on an epoch basis would have involved pre-movement activity of the responding finger in areas that were processing proprioceptive information, including precentral and parietal areas (Mars et al., 2008; Rushworth et al., 2003; Toni et al., 1999).

Structural MRI data were also acquired using a 12 minutes three-dimensional T1-weighted scanning sequence (MP-RAGE; repetition time = 9.4 ms; echo time = 4.4 ms; inversion time = 800 ms; field of view = 179 mm × 256 mm × 180 mm, reconstruction matrix = 256 × 256 × 180). Finally, the participants underwent an 8 minutes MR-diffusion scanning. MR-diffusion images were acquired using a dual spin-echo, single shot echo-planar imaging sequence (TE = 86.659 ms; TR = 10400 ms; 52 axial slices, 2.3 mm thickness, without gap; field of view = 242 mm x 242 mm and matrix size = 128 x 128). Each MR-diffusion data set included 8 non-diffusion-weighted and 36 diffusion-weighted images acquired with a b-value of 1000 s/mm².

2.5 Data analyses

2.5.1 fMRI

Image pre-processing and statistical fMRI data analysis were conducted with SPM8 (Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK) running in Matlab 7.5 environment (Mathworks, Inc., Sherbon, MA, USA) and custom-made Matlab scripts. Each run included 113 images, including six dummy images of magnetic field saturation that were

discarded. The remaining images were first (i) slice-time corrected, (ii) realigned to the first image of the time series to correct for head movement between scans, (iii) unwrapped to remove residual movement-related variance (Andersson et al., 2001), and (iv) co-registered to high-resolution structural data. The structural image was normalized to the MNI (Montreal Neurological Institute) T1 template image and the resulting parameters were used for normalization of the functional images, which were resampled to 3-mm isotropic voxel size and smoothed with an 8-mm FWHM Gaussian kernel. Ten children in which translational and rotational head movement as obtained from realignment (step ii) exceeded 3 mm and 3 degrees, respectively, were discarded from the study. We applied this rule-of-thumb since higher amount of motion are not corrected properly by applying motion correction procedures (Formisano et al., 2005). Accordingly, the final children population considered for analysis included twenty two individuals.

Pre-processed data were afterwards analysed using the univariate two-stage summary statistics random effect model (Cignetti et al., 2016; Friston et al., 1995; Holmes and Friston, 1998). Task-dependent changes in BOLD signal were modelled as boxcar regressors time-locked to the onsets of the vibrations (R30, L30, R100, and L100) and REST conditions. These regressors were convolved with the canonical hemodynamic response function (HRF) of SPM8 and entered into the general linear model (GLM). Constant terms and parameters for head movement estimated by motion realignment procedure were entered at the individual level as covariates of no interest to account for shifting signal levels across runs and influence of head motion on BOLD signal, respectively. Specifically, a 24-parameter autoregressive model including current and past position parameters along with the square of each parameter was used to account for the cumulative effects of motion on spin magnetization (Friston et al., 1996). It has been demonstrated that this modelling-based strategy is the most efficient to account for motion-related variations in the BOLD signal (Yan et al., 2013). Finally, a high-pass filter (cut-off period = 128 s) was applied to remove low-frequency drifts in the data. Maps of parameter estimates were computed from the GLM to reveal the magnitude of activation of the regions subtending the BRS, i.e. individual $SPM\{t\}$ maps of the contrast RL100 (illusion condition) > RL30 (no illusion condition). Note that such contrast pooled the right and left stimulations. Individual maps were then entered into a second-level random-effects GLM to evaluate group differences. A summary measure of head motion (i.e. mean framewise displacement, labelled mean FD) was also included as a covariate in the second-level random-effects GLM. The mean FD was continuous and corresponded to the mean head displacement over the 5 functional runs and was calculated as the summed absolute values of the derivatives of the translational and

rotational realignment estimates (after converting rotational estimates to displacement at 50 mm radius; Power et al., 2012), averaged over all scans. Associating subject-level correction with the realignment parameters and group-level correction for mean FD appears to be an optimal strategy to regress out motion-related artefacts from the data (Fair et al., 2013; Yan et al., 2013). Multiple comparisons correction of statistical maps at the second-level was conducted using a cluster-based extent thresholding of $p < 0.05$ (FWER-corrected) calculated based on the Gaussian random field method and following a primary threshold set at $p < 0.005$. We set the primary threshold at a relatively liberal threshold given that our working hypotheses dealt with large-scale networks (i.e. fronto-parietal network and motor network including cortical and subcortical structures), or equivalently large clusters of activation, and not anatomically localized activity pattern (Woo et al., 2014).

The extent to which brain structure influenced BOLD contrast differences between the two groups was examined from individual white (DTI) and grey (grey matter mask from T1 scan) matter information implemented into the second-level random effects GLM as covariates, thereby adjusting functional results for structural differences between children and adults. Details on how these covariates have been obtained are provided below.

2.5.2 White matter

Processing of MR-diffusion data was conducted using tools in FSL5.0 (Smith et al., 2004). As a first step, non-brain tissues were deleted from diffusion- and non-diffusion-weighted images (BET tool; Smith, 2002) and diffusion-weighted images were aligned to the first non-diffusion-weighted image using affine registration (FLIRT tool; Jenkinson et al., 2002). Affine registration was used to reduce misalignment between the images due to head motion and eddy currents. The effects of subject motion on diffusion-weighted images were assessed afterwards using the procedure developed in Yendiki et al. (2014), which relied on four different measures: (i) the average image-by-image translation, (ii) the average image-by-image rotation, (iii) the percentage of slices with signal drop-out, and (iv) the signal drop-out severity. The average image-by-image translation and rotation indicated acceptable (i.e. ~ 3 mm translation and $\sim 3^\circ$ rotation) between-image motion in all subjects. These four measures enable the capture of the global frame-to-frame motion as well as the frequency and severity of rapid slice-to-slice motion, and was used to detect volume data corrupted by motion. In particular, one image among the 36 diffusion-weighted images demonstrated more than 5% of drop-out for three children. These images were therefore removed from subsequent analysis. Finally, a tensor model was fit to the images (DTIFIT tool) at each voxel and the fractional anisotropy

(FA) was obtained voxelwise. FA images of each participant were aligned to a standard space (FMRIB58 FA image) using a nonlinear registration and then, using an affine registration, aligned to the MNI152 template.

Individual FA values were finally extracted from 8 tracts of interest (averaged over the left and right hemispheres for each tract) of the Johns Hopkins University (JHU)-ICBM-DTI-81 white matter labels atlas (Mori et al., 2008, Wakana et al., 2007). These tracts included association (i.e. corticospinal tract, corona radiata, external capsule, cingulum, superior longitudinal fasciculus, and superior fronto-occipital fasciculus) and projection (i.e. anterior limb of the internal capsule) fibres as well as cerebellar pathway (i.e. cerebral peduncle) that interconnect the different cortical, subcortical and cerebellar regions most likely involved in BRS processing. Finally, the set of FA values were decomposed into principal components and the first component (accounting for 67% of variance; Fig. 1) served as the covariate that was carried forward to the second-level GLM analysis of fMRI data.

2.5.3 Grey matter

Grey matter information was obtained using voxel-based morphometry (Ashburner and Friston, 2000; Good et al., 2001) implemented in VBM8 toolbox. As a first step, all T1 images were inspected for artefacts and the centre point was placed on the anterior commissure. All images were subsequently (i) normalized (affine registration) to the MNI152 standard space (using a Bayesian framework), (ii) segmented in grey matter, white matter and cerebro-spinal fluid partitions, and (iii) smoothed with an 8-mm FWHM Gaussian kernel. Grey matter density (dGM) was extracted from regions of interest (ROIs) of the probabilistic Harvard-Oxford cortical and subcortical structural atlases that cover 48 cortical and 21 subcortical structural areas (Desikan et al., 2006; Makris et al., 2006). Specifically, individual dGM was obtained from fourteen ROIs (averaged over the left and right hemispheres for each ROI) that most likely compose the sensorimotor and the fronto-parietal networks of the BRS, including the inferior frontal gyrus, the insular cortex, the caudate, the putamen, the thalamus, the parietal operculum, the postcentral gyrus, the precentral gyrus, the cingulate gyrus, the superior parietal lobule, the precuneus, the superior frontal gyrus, the prefrontal cortex, and the middle frontal gyrus. As for the white matter, principal component analysis was finally run to decompose the set of dGM values. The first component accounted for 65% of variance of the data set (see Fig. 1), and served as the covariate in second-level GLM analysis of fMRI data.

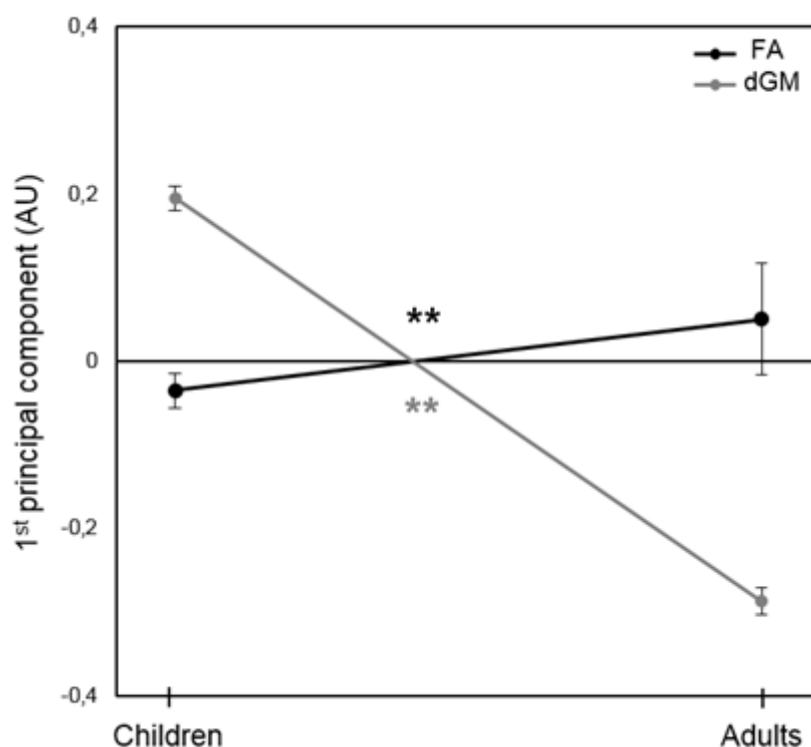


Figure 1: Grey and white matter maturation. Mean \pm SE of the first principal component (1st PC) for FA (filled line) and dGM (dashed line) for the children and the adults. The 1st PC accounted for 67% and 65% of the variance of the FA and dGM data sets, respectively. Group comparison revealed a significant difference both for FA and dGM ($t_{35}=-3.8$ and $t_{35}=7.9$; $**p<0,001$, respectively), reflecting an increase of the FA and a decrease of the dGM with age. FA: fractional anisotropy; dGM: grey matter density.

3. Results

3.1 Brain regions contributing to the BRS in children and adults

The RL100 > RL30 contrast, or equivalently the comparison between the illusion and the no illusion conditions, revealed significant activations ($p<0.05$ FWER-corrected) in several cortical and subcortical areas for both groups (Fig. 2). As illustrated in Figure 2, clusters of activation were located in the basal ganglia (putamen, caudate) and neighbouring regions (claustrum, anterior insula), motor-related regions (anterior cingulate cortex – BAs 24 and 32, supplementary motor area – BA 6, primary somatosensory cortex – BA 3), and associative regions (inferior frontal gyrus – BA 44, and inferior parietal lobule – BA 40) in the two hemispheres. These results support the idea that both the sensorimotor and the frontoparietal regions are already contributing to processing bodily information in late childhood. Detailed

information on the clusters of activation (spatial localization, number of active voxels, intensity) are provided in Table 1.

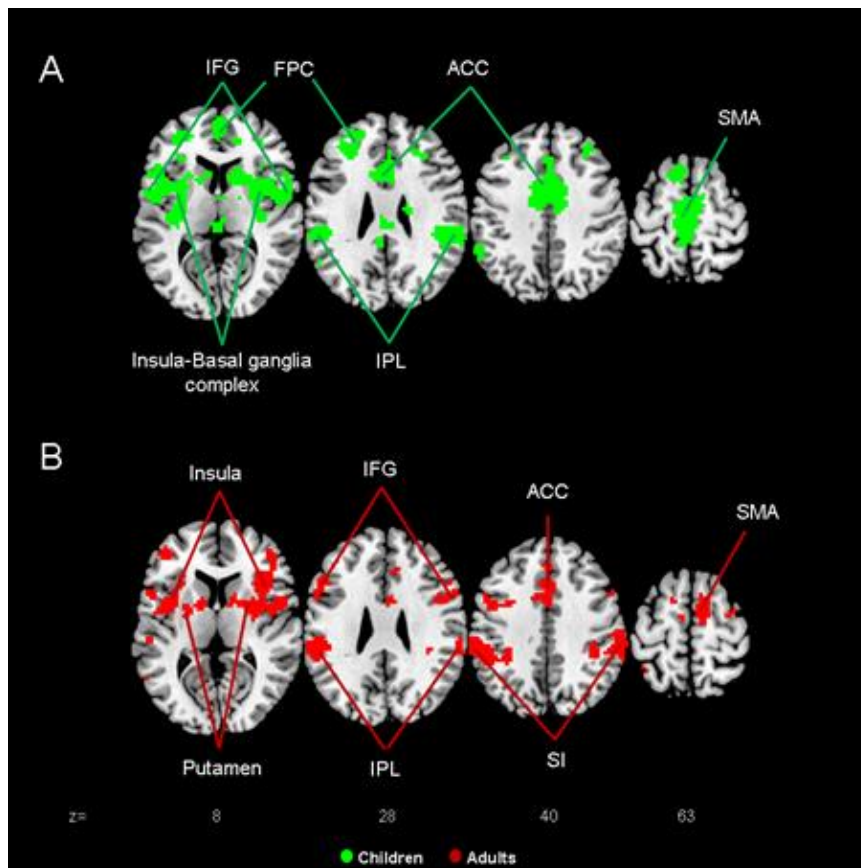


Figure 2: Activation maps for the RL100 > RL30 contrast for (A) the children (green) and (B) the adults (red). Maps are thresholded at $p < 0.05$ family-wise error rate (FWER)-corrected with cluster-based extent thresholding at $p < 0.005$ and $k=20$ voxels.

IFG: inferior frontal gyrus; FPC: frontopolar cortex, IPL: inferior parietal lobule, ACC: anterior cingulate cortex, SI: primary somatosensory cortex; SMA: supplementary motor area. The Insula-Basal ganglia complex involved the right and left anterior insula, putamen, and caudate. This complex also overlapped with the claustrum in both right and left hemisphere.

Yet, the spatial extent of the pattern of the children's network was larger than in the adult's network (Table 1). Visual inspection of Figure 2 clearly highlights such difference between children and adults. Moreover, a significant cluster of activation was found in the frontopolar cortex (BA 10) in the children only (cf. top part of Fig. 2).

Table 1: RL100>RL30

| | Peak location | BA | Side | x(mm) | y(mm) | z(mm) | z-values |
|---------------------------------|----------------------------------|-----|------|-------|-------|-------|----------|
| CHILDREN | Cluster # 1 (3751 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | L | -39 | 2 | 13 | 6.07 |
| | | | R | 45 | -1 | 13 | 5.56 |
| | Ant. Cing. Gyrus | 24 | R | 6 | -7 | 46 | 5.75 |
| | | | L | -6 | -7 | 43 | 5.46 |
| | Precentral Gyrus | 44 | L | -51 | -1 | 10 | 5.67 |
| | Primary Motor Area | 4 | L | -6 | -34 | 70 | 5.63 |
| | Sup. Motor Area | 6 | L | -3 | -19 | 73 | 5.61 |
| | Clastrum | | R | 33 | -1 | 13 | 5.49 |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | R | 60 | -34 | 31 | 5.32 |
| | | | L | -51 | -31 | 25 | 4.99 |
| | Sup. Front Gyrus | 6 | L | -9 | -19 | 76 | 5.23 |
| | Cluster # 2 (227 voxels) | | | | | | |
| | Frontopolar Cortex | 10 | L | -30 | 44 | 4 | 4.91 |
| | | 9 | L | -30 | 35 | 31 | 4.39 |
| | Cluster # 3 (99 voxels) | | | | | | |
| | Inf. Front. Gyrus | 44 | R | 33 | 41 | 1 | 4.07 |
| Ant. Cing. Cortex | 32 | R | 15 | 44 | 7 | 3.13 | |
| Frontopolar Cortex | 10 | R | 15 | 56 | -2 | 2.97 | |
| ADULTS | Cluster # 1 (558 voxels) | | | | | | |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | L | -51 | -34 | 22 | 6.07 |
| | | | L | -51 | -31 | 34 | 4.28 |
| | Postcentral Gyrus | 1;2 | L | -60 | -28 | 40 | 3.87 |
| | Cluster # 2 (884 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | R | 36 | 23 | 1 | 4.93 |
| | Precentral gyrus | 44 | R | 54 | 5 | 10 | 4.90 |
| | Clastrum | | R | 33 | -1 | 10 | 4.70 |
| | Inf. Frontal Gyrus | 44 | R | 54 | 11 | 22 | 3.96 |
| | Putamen | | R | 24 | 8 | 1 | 4.30 |
| | Cluster # 3 (568 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | L | -42 | -1 | 10 | 4.65 |
| | Inf. Frontal Gyrus | 44 | L | -57 | 14 | 28 | 4.53 |
| | Putamen | | L | -27 | -13 | 16 | 3.88 |
| | Middle Frontal Gyrus | 6 | L | -45 | 2 | 43 | 3.87 |
| | Clastrum | | L | -30 | 20 | 4 | 3.86 |
| | Precentral Gyrus | 44 | L | -54 | 11 | 7 | 3.79 |
| | Cluster # 4 (317 voxels) | | | | | | |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | R | 39 | -37 | 40 | 4.50 |
| | | | R | 63 | -34 | 31 | 4.28 |
| Postcentral Gyrus | 1;2 | R | 63 | -25 | 40 | 4.35 | |
| Cluster # 5 (317 voxels) | | | | | | | |
| Sup. Motor Area | 6 | L | -3 | 11 | 49 | 4.04 | |
| | | R | 6 | 2 | 58 | 3.17 | |
| Ant.Cing. Cortex | 24;32 | L | 0 | 20 | 43 | 3.78 | |
| | | R | 3 | 5 | 31 | 3.68 | |

Table 1. Activation peaks during right and left vibratory stimulus (RL100 > RL30 contrast) for adults and children. Z-values refer to significant activation peaks at $p < 0.005$ (uncorrected for multiple comparisons). All cluster reported are significantly active at $p < 0.05$ (FWER-correction). Coordinates are reported in the MNI space; L: left hemisphere, R: right hemisphere.

3.2 Differences in brain activation with age

Contrast between children and adults (i.e. Children > Adults) revealed a significant cluster in the frontopolar cortex (Fig. 3A; Table 2). This is a direct consequence of the exclusive activation of this region in children relative to adults previously reported. The inverse contrast, namely Adults > Children, revealed two significant clusters with activation peaks localized in the right and left inferior parietal lobules and primary somatosensory cortices (Fig. 3B; Table 2). As showed by the barplots of Figure 3B, which represent the percent signal change (PSC) in the RL30 and RL100 conditions for the activation clusters, the PSC in the adults was found to be lower in the RL30 condition compared to the RL100 condition while there was no clear PSC difference between both conditions in the children. The RL30 condition seems to elicit for those regions a ceiling effect on the BOLD signal in children. Altogether, these results indicate an immaturity of the BRS in late childhood that manifests at the brain level through (i) the additional recruitment of a prefrontal region to the sensorimotor and fronto-parietal networks, and (ii) a parietal activation less sensitive to variations in proprioceptive inputs (i.e. a ceiling effect for weak discharges of primary endings).

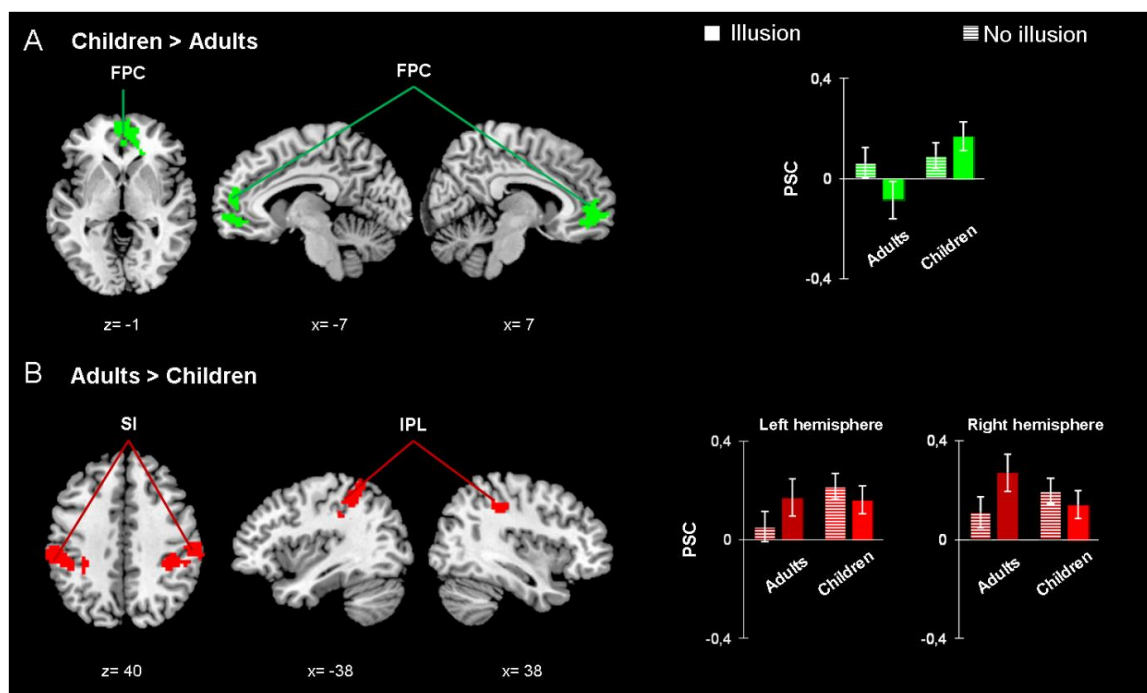


Figure 3: Comparison of the adults and children group activity for the RL100 > RL30 contrast. A: Children > Adults contrast (Green) and B: Adults > Children contrast (Red). Maps are thresholded at a voxel-wise threshold of $p < 0.001$ uncorrected and a cluster extend threshold of $p < 0.05$ FWE-corrected. Barplots show the percent of signal change (PSC) \pm SE for each significant cluster. PSC were extracted using MarsBaR (Brett et al. 2002). Dashed bars represent the RL30 condition and filled bars the RL100 condition. FPC: Frontopolar Cortex, SI: Primary Somatosensory Cortex; IPL: Inferior Parietal Lobule.

Correction of the fMRI results for the white matter or the grey matter (i.e. FA or dGM used as the covariate in second-level fMRI analysis, respectively) still revealed the cluster of activation in the frontopolar cortex that initially resulted from the contrast Children > Adults. However, a substantial reduction of the cluster size was induced by the dGM correction (Fig. 4, Table 2). Hence, the functional difference between children and adults with respect to this cluster is not simply explained by structural maturation, although changes in local grey matter density with age contribute to the effect. Inversely, clusters found using the contrast Adults > Children, whose activation spread over the primary somatosensory cortices and the inferior parietal lobules, did not remain significant when using either FA or dGM as a covariate in the analysis. Therefore, functional differences between the two groups about the parietal cortex emerge as a consequence of structural maturation.

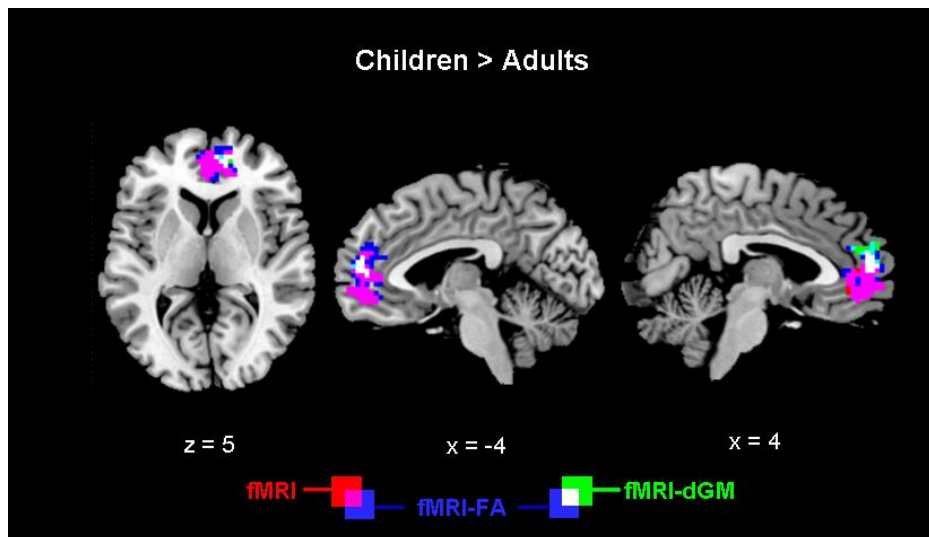


Figure 4: Activation cluster in the frontopolar cortex revealed by the contrast Children > Adults (red) corrected for differences with age in FA (blue) and dGM (green). Voxel-wise threshold was set at $p < 0.001$ uncorrected and cluster extend threshold at $p < 0.05$ FWE-corrected.

Table 2: Children > Adults

| | Peak location | BA | Side | x(mm) | y(mm) | z(mm) | z-values |
|--|---------------------------------|------|------|-------|-------|-------|----------|
| fMRI | Cluster # 1 (480 voxels) | | | | | | |
| | FrontoPolar Cortex | 10 | L | 0 | 53 | 7 | 4.38 |
| | | | R | 15 | 56 | 4 | 3.03 |
| fMRI-FA | Cluster # 1 (511 voxels) | | | | | | |
| | FrontoPolar Cortex | 10 | L | 0 | 53 | 7 | 4.35 |
| | | | R | -3 | 56 | -8 | 4.22 |
| | | | R | 6 | 53 | -5 | 4.22 |
| fMRI-dGM | Cluster # 1 (147 voxels) | | | | | | |
| | FrontoPolar Cortex | 10 | L | -12 | 53 | 19 | 3.77 |
| | | | R | 9 | 50 | 7 | 3.74 |
| | | | R | 3 | 56 | 13 | 3.60 |
| Adults > Children | | | | | | | |
| fMRI | Cluster # 1 (327 voxels) | | | | | | |
| | Postcentral gyrus | 1; 2 | L | -57 | -28 | 40 | 4.63 |
| | | | L | -36 | -43 | 52 | 4.00 |
| | Cluster # 2 (143) | | | | | | |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | R | 39 | -34 | 40 | 5.57 |
| | | | R | 51 | -34 | 40 | 4.39 |
| Postcentral Gyrus | 3 | R | 60 | -25 | 40 | 5.17 | |
| The significant clusters reported in fMRI did not survive to correction for group differences in grey and white matter | | | | | | | |

Table 2. Activation peaks for the contrast Children > Adults (top) and Adults > Children (bottom) with and without correction for group differences in white (FA) and grey (dGM) matter. Z-values refer to significant activation peaks at $p < 0.001$ (uncorrected for multiple comparisons). All cluster reported are significantly active at $p < 0.05$ (FWER-correction).

Coordinates are reported in the MNI space; L: left hemisphere, R: right hemisphere, FA: fractional anisotropy, dGM: grey matter density.

3.3 Supplementary analyses

Since the children group included six individuals who reported illusions in the 30 Hz condition (i.e., a ‘biased’ control condition) and was therefore not as homogeneous as the adult group, we replicated the previous group-level analyses removing these children. Both the RL100 > RL30 contrast in children (see supplementary Fig 1 and Table 1) and group comparisons (see supplementary Fig 2 and Table 2) revealed similar statistical parametric maps as those previously observed with the 22 children. Thus, we are confident in saying that second-level outcomes reflected differences between a no illusion condition and an illusion condition, therefore providing relevant information on the BRS (i.e. mapping sensory inputs into body representations).

4. Discussion

Using kinaesthetic illusions in fMRI, the present study investigated the degree of maturity of the sensorimotor and fronto-parietal networks implementing the BRS by late childhood, with the assumption that larger differences in activation should be about regions of the latter network when comparing children to adults. A secondary objective was to investigate the causes of age-related changes in functional activation by examining the extent to which maturational changes in white and grey matter account for it. Overall, the results showed similar brain activation patterns in adults and children involving sensorimotor (SMA, basal ganglia) and fronto-parietal (IPL, IFG) regions, although the spatial extent of activation was larger in the children (i.e. more diffuse activation). Such a shift from more diffuse to more focal cortical activity appears to be a general principle of brain development (Casey et al., 2005; Cignetti et al., 2017; Durston et al., 2006). Outcomes are twofold with regard to group differences, involving (i) a more intense activation in the right and left inferior parietal lobules and primary somatosensory cortices in the adults compared to the children, and (ii) the additional engagement of a prefrontal region (frontopolar cortex, BA10) in children. Altogether, these findings suggest that while the basic configuration of the sensorimotor and fronto-parietal networks of the BRS is established by the age of 7-11, functional specialization of both networks – and not only of the fronto-parietal network – continue during adolescence. Importantly, such functional specialization is fully explained by structural grey and white matter maturation for the parietal/somatosensory regions but not for the prefrontal region.

4.1. Age-related changes in somatosensory and parietal activations

The higher magnitude of activity in adults compared to children, as reported here both in the primary somatosensory and inferior parietal lobule regions, is commonly interpreted as immature neural mechanisms not processing as efficiently as they do in the mature system (Luna et al., 2010). Accordingly, this finding suggests that children were not able to access a mature and presumably optimal processing in these regions related to BRS and corporeal awareness. Indeed, there is ample evidence that the posterior parietal cortices, and especially the inferior parietal lobules, in the two hemispheres play a crucial role in monitoring/sustaining body representations (see Daprati et al., 2010 and Naito et al., 2016 and references therein) and accessing consciously to these representations (Cignetti et al., 2014; Desmurget et al., 2009;

Desmurget and Sirigu, 2009). Likewise, several works support the idea that body representations are hosted within the primary somatosensory cortices (Ehrsson et al., 2005a,b; Blakemore et al., 1998). A study by Di Russo et al. (2006) even reported cortical modifications in both the primary somatosensory cortex and in the posterior parietal cortex following surgical extension of the lower limbs. Although crucial to body representations, the primary somatosensory cortex and the posterior parietal cortex also likely play different roles, the latter region being more concerned with higher-order aspects related to the body such as awareness and updating body representations according to the environment (Berlucchi and Aglioti, 1997; Naito et al., 2016). The examination of the PSC provided further information about how to interpret the above developmental regional difference. The less marked increase in PSC from the RL30 condition to the RL100 condition in children compared to adults suggested a lower ability in the former to discriminate between sensory inputs, or equivalently to map them into accurate body representations. This interpretation is also consistent with behavioural findings that show a lower ability of the children compared to the adolescents and the adults to estimate limbs' positions using proprioception (Goble 2010; Goble et al. 2005). However, it doesn't coincide with the children's behavioural outcomes. Indeed, children reported to experience illusory movement at 100Hz, and few or none of them reported illusory movement at 30Hz. This suggests a perceptual sensibility at a behavioural level which is not reflected by the parietal activity. Nevertheless, the focus on the posterior parietal areas activation assessment appears insufficient to completely explain the functional correlates eliciting illusory movement. Therefore, a more complete vision covering the functional connectivity within the BRS would be required in order to capture the generalization of illusory processes in its entirety (Hagura et al. 2009)

More importantly, the increase with age in the magnitude of activation within these two regions disappeared when accounting for grey and white matter. Such a relationship between structure and function in the parietal cortex is not surprising given the significant changes that occur in its structural morphology during adolescence. There is evidence for a significant decrease in grey matter density and thickness in the parietal cortex starting at about 10 (e.g. Gogtay et al., 2004; Shaw et al., 2008), which support the development of mature activation patterns. For instance, several studies have shown that increased activation over development is accounted for by cortical thinning (Lu et al., 2009; Wendelken et al., 2011). White matter tracts also become more structured and myelinated with development to support higher efficiency of signal propagation, and thus improve information transfer between distant regions (Paus, 2010). In particular, certain association fibres that pass through the parietal lobe, such as

those of the superior longitudinal fasciculus that plays a role in corporeal awareness (Amemiya and Naito, 2016), are still immature during adolescence (Asato et al., 2010; Lebel and Beaulieu, 2011). In sum, our study suggests a substantial influence of the brain structure to the development of the BRS network.

4.2 Disengagement of the anterior prefrontal cortex with development

Another important finding was the disengagement of the frontopolar cortex from the BRS from late childhood to adulthood. The frontopolar cortex is an anterior prefrontal region that forms the apex of the executive function system in humans (e.g. Miller and Cohen, 2001; Koechlin and Hyafil, 2007). This region has been reported to contribute to several high-level functions including motor intention, motor imagery, and decision making (Hilgenstock et al. 2014; Raos and Savaki 2016; Ludwig et al. 2015), and hence a supervisory function. Along this line, it has been shown that the prefrontal cortex modulates the magnitude of neural activity in distant brain regions – a mechanism of control known as top-down modulation – to establish high fidelity representations of task-relevant stimuli and to facilitate their internal maintenance (Gazzaley et al., 2007; Gazzaley and D'Esposito, 2007). Accordingly, the frontopolar cortex may serve in children as the ‘top’ in top-down modulation of the activity of the other BRS regions to facilitate the establishment of body representations from sensory (here, proprioceptive) inputs. This would signal a transition over the course of development from a rather top-down control scheme to a more bottom-up (i.e. automatic) control scheme for the generation of body representations from sensory inputs. Although the most common finding is an increase in activation of prefrontal regions with the development of cognitive control (Luna et al., 2010), our finding fits with previous evidence that some prefrontal regions show an age-related decrease in activation likely reflecting a decreased ‘effort’ required to exert cognitive control (Tamm et al., 2002).

Moreover, the frontopolar cortex is robustly involved in learning new behavioural cognitive sequences and progressively disengages over the course of learning (Koechlin et al., 2002). Specifically, this region disengages once an expectation or equivalently an internal representation has become reliable for a given sequence. Likewise, activation of the frontopolar cortex in children may relate with uncertain body representations given the proprioceptive inputs, and progressively disengages until adulthood as the amount of uncertainty related to mapping sensory inputs into body representation decreases. Again, this supports the idea that

the activation of the anterior prefrontal cortex in children is an ‘add-on’ to the BRS system, perhaps to assist the other regions in building the more plausible representation given the ongoing sensory inputs.

Finally, the disengagement of the frontopolar cortex also marks a BRS system that becomes more segregated (or differentiated) with development, which is a well-established principle of brain development (e.g. Cignetti et al., 2017; Fair et al., 2007; Qin et al., 2012). Phenomena such as myelination, synaptic pruning and experience-dependent regional specialization are candidates to explain the increased segregation of cortical systems. Here, using white and grey matter as covariates still revealed frontopolar activation in the children. Therefore, disengagement of this region may be more related to experience-dependent changes in the activation of the BRS system. However, disambiguating structural from functional factors is difficult in that evoked activity plays a key role in determining which synaptic connections persist and which are eliminated during development (Changeux and Danchin 1976; Innocenti and Price 2005; Rakic et al., 1994, 2009). Accordingly, stating that the age-related disengagement of prefrontal activation is completely unrelated to structural factors is likely too simplistic. This is also supported by the fact that grey matter correction affected the prefrontal activation.

4.3 Methodological considerations

Although the study makes a unique contribution to the understanding of the maturation of the BRS and of the structural factors that influence it, methodological considerations have to be notified. First of all, six children experienced unanticipated illusory movements during the 30 Hz stimulation condition, indicating that the control condition included to some extent a body representation component and therefore may not have been optimal to investigate the BRS. However, we replicated group-level results when removing those subjects with illusory movements at 30 Hz. Accordingly, we are confident in saying that 100 Hz tendon stimulation vs. 30 Hz tendon stimulation was an adequate contrast to tap into the BRS, although the frequency difference between the two conditions also embedded a proprioceptive component. Another possibility would have been to contrast the 100 Hz tendon stimulation with a 100 Hz bone stimulation as done in previous studies (Goble et al. 2012; Naito et al. 2005). However, the resulting activations from this latter contrast would have been much more related to proprioceptive processing, making any conclusion of the BRS intricate.

Closely related to the previous issue was the absence of quantitative data about adults' illusory percept in our study. As a consequence, we could not have evaluated between-group difference in the extent to which amount of activation correlated with the degree of the illusion, which would have brought a finer-grained analysis of the cerebral correlates of body representations and the way these correlates develop. In particular, such an analysis would have been important to completely disentangle activations more related to the illusory percept from those more related to proprioceptive processing *per se*. Thus, it is of utmost importance that future investigations on the development of the BRS include careful psychophysical assessment of the illusion and link it to activation data.

Finally, the fact that we did not record electromyographic (EMG) activity during vibration may be considered a further limitation of our study. Indeed, vibration may have induced involuntary muscular contractions whose re-references might have blurred group results. However, previous studies reported either very limited EMG activity in a few subjects (e.g. Radovanovic et al., 2002) or no EMG activity (Naito et al. 1999; Amemiya and Naito 2016) during the vibratory stimulation. Therefore, this limitation is not likely to question the validity of the study outcomes.

Conclusion

Although the network subtending the BRS is already well established as early as 7-8, our study also demonstrated immaturity including a decreased activation in both sensorimotor (primary somatosensory cortex) and parietal (inferior parietal lobule) regions, as well as an exclusive anterior prefrontal (frontopolar) activation. The former differences were found to be entirely related to white and grey matter properties while the latter difference did not. This lends credence to the idea that maturation of the BRS network is complex and presents an extended development, relying on structural factors and a functional process that results in the disengagement of an executive region not classically involved in body processing. This expressed a functional neurodevelopmental strategy. Future studies will have to examine how the multimodal (i.e. modulation of proprioceptive-based representations by other sensory channels) and modular (i.e. interactions between brain regions) features of the BRS develop.

5. Supplementary material

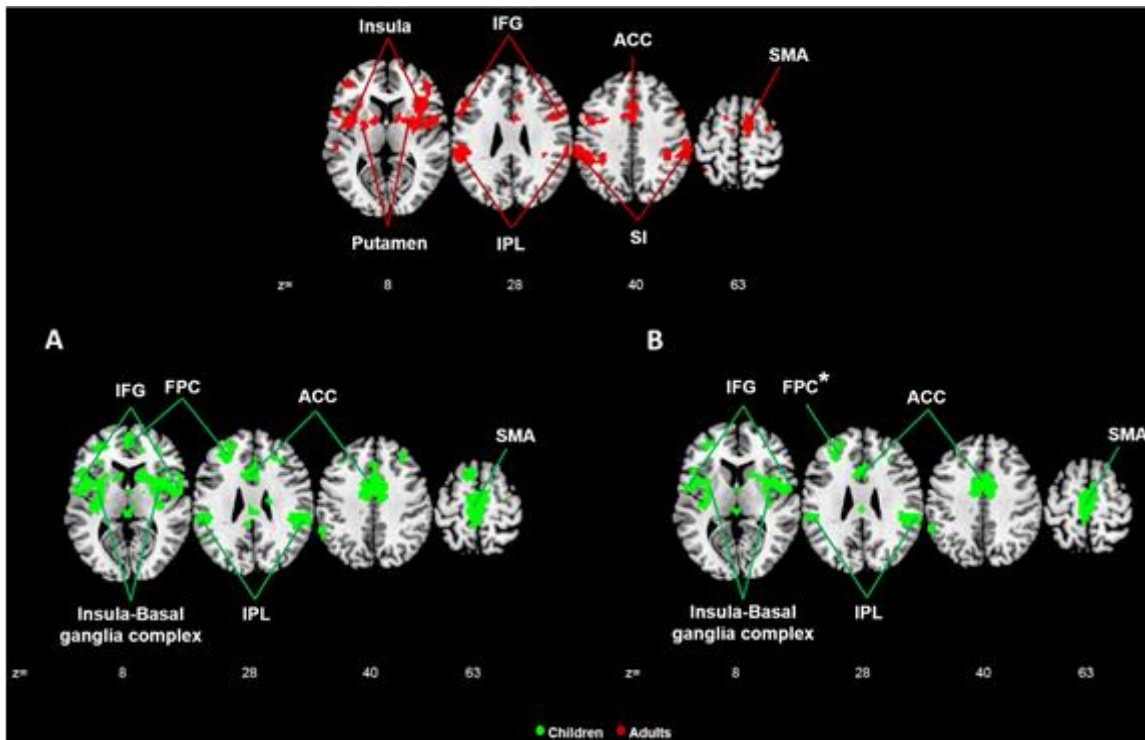


Figure 1: Activation maps for the RL100 > RL30 contrast with (A) and without (B) children who did report illusions in the 30 Hz condition (in green). Adults are presented in red. Maps are thresholded at $p < 0.05$ family-wise error rate (FWER)-corrected with cluster-based extent thresholding at $p < 0.005$ and $k=20$ voxels. The asterisk indicates that the cluster in the FPC was significant using an FDR-based ($p=0.01$) but not an FEW-based ($p=0.06$) multiple comparisons correction. IFG: inferior frontal gyrus; FPC: frontopolar cortex, IPL: inferior parietal lobule, ACC: anterior cingulate cortex, SI: primary somatosensory cortex; SMA: supplementary motor area. The Insula-Basal ganglia complex involved the right and left anterior insula, putamen, and caudate. This complex also overlapped with the claustrum in both right and left hemisphere.

| Table 1: RL100>RL30 | | | | | | | |
|---------------------------------|---------------------------------|-----------|-------------|--------------|--------------|--------------|-----------------|
| | Peak location | BA | Side | x(mm) | y(mm) | z(mm) | z-values |
| CHILDREN | Cluster # 1 (814 voxels) | | | | | | |
| | Primary Motor Area | 6 | L | -3 | -9 | 60 | 5.26 |
| | | | R | 6 | -25 | 70 | 3.95 |
| | Ant. Cing. Gyrus | 24 | R | 3 | 8 | 40 | 5.15 |
| | | | L | -6 | -7 | 43 | 4.67 |
| | Ant. Cing. Cortex | 32 | R | 6 | 26 | 31 | 3.44 |
| | Cluster # 2 (617 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | L | -39 | 2 | 13 | 5.17 |
| | Primary Motor Area | 6 | L | -51 | -1 | 10 | 5.03 |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | L | -54 | -31 | 22 | 3.90 |
| | Putamen | | | -27 | -13 | 16 | 3.83 |
| | Clastrum | | L | -33 | -16 | 7 | 3.72 |
| | Thalamus | | L | -18 | -10 | 13 | 3.65 |
| | Inf. Frontal Gyrus | 45/44 | L | -48 | 20 | 4 | 3.20 |
| | Cluster # 3 (505 voxels) | | | | | | |
| Inf. Parietal Lobule | 40 | R | 60 | -34 | 31 | 4.67 | |
| Insula | 13 | R | 45 | -1 | 13 | 4.65 | |
| Clastrum | | R | 33 | -19 | 10 | 3.54 | |
| Putamen | | R | 18 | 11 | 7 | 3.11 | |
| ADULTS | Cluster # 1 (558 voxels) | | | | | | |
| | Inf. Parietal Lobule | 40 | L | -51 | -34 | 22 | 6.07 |
| | | | L | -51 | -31 | 34 | 4.28 |
| | Postcentral Gyrus | 1;2 | L | -60 | -28 | 40 | 3.87 |
| | Cluster # 2 (884 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | R | 36 | 23 | 1 | 4.93 |
| | Precentral gyrus | 44 | R | 54 | 5 | 10 | 4.90 |
| | Clastrum | | R | 33 | -1 | 10 | 4.70 |
| | Inf. Frontal Gyrus | 44 | R | 54 | 11 | 22 | 3.96 |
| | Putamen | | R | 24 | 8 | 1 | 4.30 |
| | Cluster # 3 (568 voxels) | | | | | | |
| | Insula | 13 | L | -42 | -1 | 10 | 4.65 |
| | Inf. Frontal Gyrus | 44 | L | -57 | 14 | 28 | 4.53 |
| | Putamen | | L | -27 | -13 | 16 | 3.88 |
| | Middle Frontal Gyrus | 6 | L | -45 | 2 | 43 | 3.87 |
| | Clastrum | | L | -30 | 20 | 4 | 3.86 |
| | Precentral Gyrus | 44 | L | -54 | 11 | 7 | 3.79 |
| Cluster # 4 (317 voxels) | | | | | | | |
| Inf. Parietal Lobule | 40 | R | 39 | -37 | 40 | 4.50 | |
| | | R | 63 | -34 | 31 | 4.28 | |
| Postcentral Gyrus | 1;2 | R | 63 | -25 | 40 | 4.35 | |

Table 1. Activation peaks during right and left vibratory stimulus (RL100 > RL30 contrast) for adults and children. Z-values refer to significant activation peaks at $p < 0.005$ (uncorrected for multiple comparisons). All cluster reported are significantly active at $p < 0.05$ (FWER-correction). Coordinates are reported in the MNI space; L: left hemisphere, R: right hemisphere.

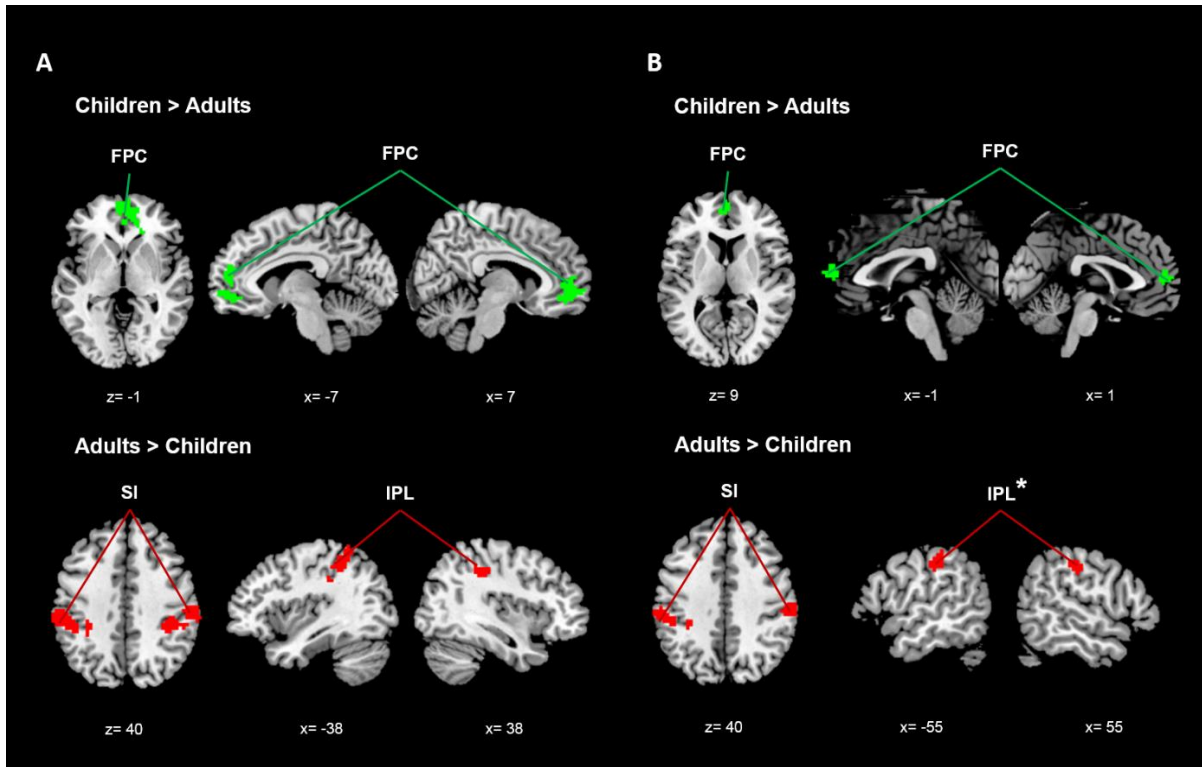


Figure 2: A. Group comparison for the RL100 > RL30 contrast with (A) and without (B) children who did report illusions in the 30 Hz condition. Maps are thresholded at a voxel-wise threshold of $p < 0.001$ uncorrected and a cluster extend threshold of $p < 0.05$ FWE-corrected. The asterisk indicates that only the left IPL survived FEW-based multiple comparison correction, the effect for the right IPL being only marginal when applying an FDR-based ($p=0.01$) multiple comparisons correction. FPC: Frontopolar Cortex, SI: Primary Somatosensory Cortex; IPL: Inferior Parietal Lobule.

| Table 2: Children > Adults | | | | | | | |
|--|------|------|-------|-------|-------|----------|--|
| Peak location | BA | Side | x(mm) | y(mm) | z(mm) | z-values | |
| Cluster # 1 (304 voxels) | | | | | | | |
| FrontoPolar Cortex | 10 | L | 0 | 56 | 10 | 4.70 | |
| | | R | 3 | 50 | -11 | 3.87 | |
| Adults > Children | | | | | | | |
| Cluster # 1 (75 voxels) | | | | | | | |
| Postcentral gyrus | 1; 2 | L | -54 | -28 | 37 | 4.77 | |
| Cluster # 2 (82 voxels) | | | | | | | |
| Postcentral Gyrus | 3 | L | -30 | -37 | 46 | 4.50 | |
| Inf. Parietal Lobule | 40 | L | -39 | -40 | 52 | 4.23 | |
| | | L | -42 | -43 | 55 | 4.02 | |
| Cluster # 3 (75 voxels) | | | | | | | |
| Postcentral gyrus | 1; 3 | R | 60 | -25 | 40 | 4.43 | |
| | | R | 66 | -19 | 31 | 3.19 | |
| The significant clusters reported in fMRI did not survive to correction for group differences in grey and white matter | | | | | | | |

Table 2. Activation peaks for the contrast Children > Adults (top) and Adults > Children (bottom). Z-values refer to significant activation peaks at $p < 0.001$ (uncorrected for multiple comparisons). All cluster reported are significantly active at $p < 0.05$ (FWER-correction). Coordinates are reported in the MNI space; L: left hemisphere, R: right hemisphere, FA: fractional anisotropy, dGM: grey matter density.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest in relation to the present manuscript.

Acknowledgements

The authors are grateful to the children, their parents, and the adults for their precious collaboration. The authors are also grateful to Doris Mathisen who revised the English.

Funding

This work was supported with funds from ‘Fondation Yves Cotrel – Institut de France’ and ‘Fondation de France’.

References

- Amemiya K, Naito E. 2016. Importance of human right inferior frontoparietal network connected by inferior branch of superior longitudinal fasciculus tract in corporeal awareness of kinesthetic illusory movement. *Cortex*. 78:15-30. DOI: 10.1016/j.cortex.2016.01.017.
- Andersson JL, Hutton C, Ashburner, J, Turner R, and Friston KJ. 2001. Modeling geometric deformations in EPI time series. *NeuroImage*. 13, 903–919. DOI: 10.1006/nimg.2001.0746.
- Asato MR, Terwilliger R, Woo J, Luna B. 2010. White matter development in adolescence: a DTI study. *Cereb Cortex*. 20(9):2122-31. DOI: 10.1093/cercor/bhp282.
- Ashburner J, Friston KJ. 2000. Voxel-Based Morphometry - The Methods. *NeuroImage*. 11, 805–821. DOI: 10.1006/nimg.2000.0582.
- Berlucchi G, Aglioti S. 1997. The body in the brain: neural bases of corporeal awareness. *Trends Neurosci*. 20(12):560-4. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236\(97\)01136-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236(97)01136-3).
- Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD. 1998. Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nat Neurosci*. 1(7):635-40. DOI:10.1038/2870.
- Casey BJ, Tottenham N, Liston C, Durston S. 2005. Imaging the developing brain: what have we learned about cognitive development? *Trends Cogn Sci*. 9(3):104-10. DOI:10.1016/j.tics.2005.01.011.
- Changeux JP, Danchin A. 1976. Selective stabilisation of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks. *Nature*. 264:705-712.

Cignetti F, Vaugoyeau M, Nazarian B, Roth M, Anton JL, Assaiante C. 2014. Boosted activation of right inferior frontoparietal network: a basis for illusory movement awareness. *Hum Brain Mapp.* 35(10):5166-78. DOI: 10.1002/hbm.22541.

Cignetti F, Fontan A, Menant J, Nazarian B, Anton JL, Vaugoyeau M, Assaiante C. 2016a. Protracted development of the proprioceptive brain network during and beyond adolescence. *Cereb Cortex.* 4.pii:bhv323. DOI: 10.1093/cercor/bhv323.

Cignetti F, Salvia E, Anton JL, Grosbras MH, Assaiante C. 2016b. Pros and cons of using the informed basis set to account for hemodynamic response variability with developmental data. *Frontiers in Neuroscience.* 10:322. DOI:10.3389/fnins.2016.00322.

Daprati E, Sirigu A, Nico D. 2010. Body and movement: consciousness in the parietal lobes. *Neuropsychologia.* 48(3):756-62. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.008.

Desikan RS, Ségonne F, Fischl B, Quinn BT, Dickerson BC, Blacker D, Buckner RL, Dale AM, Maguire RP, Hyman BT, Albert MS, Killiany RJ. 2006. An automated labelling system for subdividing the human cerebral cortex on MRI scans into gyral based regions of interest. *NeuroImage.* 1;31(3):968-80. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2006.01.021.

Desmurget M, Reilly KT, Richard N, Szathmari A, Mottolese C, Sirigu A. 2009. Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science.* 8;324(5928):811-3. DOI: 10.1126/science.1169896.

Desmurget M, Sirigu A. 2009. A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends Cogn Sci.* 13(10):411-9. DOI: 10.1016/j.tics.2009.08.001.

Di Russo F, Committeri G, Pitzalis S, Spitoni G, Piccardi L, Galati G, Catagni M, Nico D, Guariglia C, Pizzamiglio L. 2006. Cortical plasticity following surgical extension of lower limbs. *Neuroimage.* 30(1):172-83. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2005.09.051.

Durston S, Davidson MC, Tottenham N, Galvan A, Spicer J, Fossella JA, Casey BJ. 2006. A shift from diffuse to focal cortical activity with development. *Dev Sci.* 9(1):1-8. DOI: 10.1111/j.1467-7687.2005.00454.x.

Ehrsson HH, Geyer S, Naito E. 2003. Imagery of voluntary movement of fingers, toes, and tongue activates corresponding Body-part-specific motor representations. *J. Neurophysiol* 90:3304-3316, 10.1152/jn.01113.2002

Ehrsson HH, Kito T, Sadato N, Passingham RE, Naito E. 2005. Neural substrate of body size: illusory feeling of shrinking of the waist. *PLoS Biol.* 3(12):e412. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030412.

Fair DA, Dosenbach NU, Church JA, Cohen AL, Brahmbhatt S, Miezin FM, Barch DM, Raichle ME, Petersen SE, Schlaggar BL. 2007. Development of distinct control networks through segregation and integration. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 14;104(33):13507-12. DOI: 10.1073/pnas.0705843104.

Fair DA, Nigg JT, Iyer S, Bathula D, Mills KL, Dosenbach NU, Schlaggar BL, Mennes M, Gutman D, Bangaru S, Buitelaar JK, Dickstein DP, Di Martino A, Kennedy DN, Kelly C, Luna B, Schweitzer JB, Velanova K, Wang YF, Mostofsky S, Castellanos FX, Milham MP. 2013. Distinct neural signatures detected for ADHD subtypes after controlling for micro-movements in resting state functional connectivity MRI data. *Front. Syst. Neurosci.* 4;6:80. DOI: 10.3389/fnsys.2012.00080.

Formisano E, Di Salle F, Goebel R. 2005. Fundamentals of data analysis methods in functional MRI. In: Landini L, Positano V, Santarelli MF, (Eds.) *Advanced imaging processing in magnetic resonance imaging.* CRC Taylor & Francis, pp. 481-503.

Friston KJ, Holmes AP, Poline JB, Grasby PJ, Williams SC, Frackowiak RS, Turner R. 1995. Analysis of fMRI time-series revisited. *NeuroImage.* 2, 45–53. DOI: 10.1006/nimg.1995.1007.

Friston KJ, Williams S, Howard R, Frackowiak RS, Turner R. 1996. Movement-related effects in fMRI time-series. *Magn. Reson. Med.* 35(3):346-55.

Gao W, Alcauter S, Smith JK, Gilmore JH, Lin W. 2015. Development of human brain cortical network architecture during infancy. *Brain Struct. Funct.* 220(2):1173-86. DOI: 10.1007/s00429-014-0710-3.

Gazzaley A, Rissman J, Cooney J, Rutman A, Seibert T, Clapp W, D'Esposito M. 2007. Functional interactions between prefrontal and visual association cortex contribute to top-down modulation of visual processing. *Cereb Cortex.* 17 Suppl 1:i125-35. DOI: 10.1093/cercor/bhm113.

Gazzaley A, D'Esposito M. 2007. Top-Down modulation and normal aging. *Ann N Y Acad Sci.* 1097:67-83. Review. DOI: 10.1196/annals.1379.010.

Goble DJ, Lewis CA, Hurvitz EA, Brown SH. 2005. Development of upper limb proprioceptive accuracy in children and adolescents. *Hum Mov Sci.* 24(2):155-70. DOI: 10.1016/j.humov.2005.05.004

Goble DJ. 2010. Proprioceptive acuity assessment via joint position matching: from basic science to general practice. *Phys Ther.* 90(8):1176-84. DOI: 10.2522/ptj.20090399.

Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, Geurts M, Van Hecke, Sunaert S, Wenderoth N, Swinnen SP. 2012. The Neural Basis of Central Proprioceptive Processing in Older Versus Younger Adults: An Important Sensory Role for Right Putamen. *Hum Brain Mapp.* 33:895–908.

Gogtay N, Giedd JN, Lusk L, Hayashi KM, Greenstein D, Vaituzis AC, Nugent TF 3rd, Herman DH, Clasen LS, Toga AW, Rapoport JL, Thompson PM. 2004. Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 25;101(21):8174-9. DOI: 10.1073/pnas.0402680101.

Good CD, Johnsrude IS, Ashburner J, Henson RN, Friston KJ, Frackowiak RS. 2001. A voxel-based morphometric study of ageing in 465 normal adult human brains. *NeuroImage.* 14(1 Pt 1):21-36. DOI:10.1006/nimg.2001.0786.

Hagura N, Oouchida Y, Aramaki Y, Okada T, Matsumura M, Sadato N, Naito E. 2009. Visuokinesthetic perception of hand movement is mediated by cerebro-cerebellar interaction between the left cerebellum and right parietal cortex. *Cereb Cortex.* 19(1):176-86. DOI: 10.1093/cercor/bhn068.

Hilgenstock R, Weiss T, Witte OW. 2014. You'd better think twice: post-decision perceptual confidence. *Neuroimage.* Oct 1;99:323-31. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2014.05.049

Holmes A, and Friston KJ. 1998. Generalisability, random effects and population inference. *NeuroImage.* 7, S754.

Innocenti GM, Price DJ. 2005. Exuberance in the development of cortical networks. *Nat Rev Neurosci.* 6:955-965. DOI: 10.1038/nrn1790.

Jenkinson M, Bannister P, Brady JM, Smith SM. 2002. Improved optimisation for the robust and accurate linear registration and motion correction of brain images. *NeuroImage.* 17(2), 825-841.

Jolles DD, van Buchem MA, Crone EA, Rombouts SA. 2011. A comprehensive study of whole-brain functional connectivity in children and young adults. *Cereb. Cortex.* 21(2):385-91. DOI: 10.1093/cercor/bhq104.

Kelly AM, Di Martino A, Uddin LQ, Shehzad Z, Gee DG, Reiss PT, Margulies DS, Castellanos FX, Milham MP. 2009. Development of Anterior Cingulate Functional Connectivity from Late Childhood to Early Adulthood. *Cereb. Cortex.* 19:640-657. DOI: 10.1093/cercor/bhn117.

Koechlin E, Danek A, Burnod Y, Grafman J. 2002. Medial prefrontal and subcortical mechanisms underlying the acquisition of motor and cognitive action sequences in humans. *Neuron.* 18;35(2):371-81.

Koechlin E, Hyafil A. 2007. Anterior prefrontal function and the limits of human decision-making. *Science.* 26;318(5850):594-8. Review. DOI:10.1126/science.1142995.

Lebel C, Walker L, Leemans A, Phillips L, Beaulieu C. 2008. Microstructural maturation of the human brain from childhood to adulthood. *NeuroImage.* 15;40(3):1044-55. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.12.053.

Lebel C, Beaulieu C. 2011. Longitudinal Development of Human Brain Wiring Continues from Childhood into Adulthood. *J Neurosci.* 27; 31(30):10937-47. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5302-10.2011.

Lebel C, Gee M, Camicioli R, Wielers M, Martin W, Beaulieu C. 2012. Diffusion tensor imaging of white matter tract evolution over the lifespan. *NeuroImage.* 60(1):340-52. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2011.11.094.

Longo MR, Haggard P. 2010. An implicit body representation underlying human position sense. *Proc Natl Acad Sci U S A.*

Lu LH, Dapretto M, O'Hare ED, Kan E, McCourt ST, Thompson PM, Toga AW, Bookheimer SY, Sowell ER. 2009. Relationships between brain activation and brain structure in normally developing children. *Cereb Cortex.* 19(11):2595-604. DOI: 10.1093/cercor/bhp011.

Ludwig VU, Seitz J, Schönfeldt-Lecuona C, Höse A, Abler B, Hole G, Goebel R, Walter H. 2015. The neural correlates of movement intentions: A pilot study comparing hypnotic and simulated paralysis. *Conscious Cogn.* Sep;35:158-70. DOI: 10.1016/j.concog.2015.05.010.

Luna B, Padmanabhan A, O'Hearn K. 2010. What has fMRI told us about the development of cognitive control through adolescence? *Brain Cogn.* 72(1):101-13. DOI: 10.1016/j.bandc.2009.08.005.

Makris N, Goldstein JM, Kennedy D, Hodge SM, Caviness VS, Faraone SV, Tsuang MT, Seidman LJ. 2006. Decreased volume of left and total anterior insula lobule in schizophrenia. *Schizophr. Res.* 83(2-3):155-71. DOI: 10.1016/j.schres.2005.11.020.

Mars RB, Coles MG, Hulstijn W, Toni I. 2008. Delay-related cerebral activity and motor preparation. *Cortex* 44(5):507-520.

Miller EK, Cohen JD. 2001. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu Rev Neurosci.* 24:167-202. DOI: 10.1146/annurev.neuro.24.1.167.

Mori S, Oishi K, Jiang H, Jiang L, Li X, Akhter K, Hua K, Faria AV, Mahmood A, Woods R, Toga AW, Pike GB, Neto PR, Evans A, Zhang J, Huang H, Miller MI, van Zijl P, Mazziotta J. 2008. Stereotaxic white matter atlas based on diffusion tensor imaging in an ICBM template. 2007. *NeuroImage.* 1;40(2):570-82. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.12.035.

Naito E, Ehrsson HH, Geyer S, Zilles K, Roland PEJ. 1999. Illusory arm movements activate cortical motor areas: a positron emission tomography study. *Neurosci.* 15;19(14):6134-44.

Naito E, Roland PE, Ehrsson HH. 2002. I feel my hand moving: a new role of the primary motor cortex in somatic perception of limb movement. *Neuron.* 5;36(5):979-88.

Naito E, Roland PE., Grefkes C, Choi H. J., Eickhoff S, Geyer S, Zilles K, Ehrsson HH. 2005. Dominance of the Right Hemisphere and Role of Area 2 in Human Kinesthesia. *J. Neurophysiol.* 93:1020-1034. DOI: 10.1152/jn.00637.2004.

Naito E, Ehrsson HH. 2006. Somatic sensation of hand-object interactive movement is associated with activity in the left inferior parietal cortex. *J Neurosci.* 5;26(14):3783-90. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.4835-05.2006.

Naito E, Morita T, Amemiya K. 2016. Body representations in the human brain revealed by kinesthetic illusions and their essential contributions to motor control and corporeal awareness. *Neurosci Res.* 104:16-30.Review. DOI: 10.1016/j.neures.2015.10.013

Paus T. 2010. Growth of white matter in the adolescent brain: Myelin or axon? *Brain Cogn.* 72(1):26-35. DOI: 10.1016/j.bandc.2009.06.002.

Power JD, Barnes KA, Snyder AZ, Schlaggar BL, Petersen SE. 2012. Spurious but systematic correlations in functional connectivity MRI networks arise from subject motion. *NeuroImage.* 1;59(3):2142-54. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2011.10.018.

Proske U, Gandevia SC. 2012. The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev.* 92(4):1651-97. DOI: 10.1152/physrev.00048.2011.

Qin S, Young CB, Supekar K, Uddin LQ, Menon V. 2012. Immature integration and segregation of emotion-related brain circuitry in young children. *Proc Natl Acad Sci U S A.* May 15;109(20):7941-6. DOI: 10.1073/pnas.1120408109.

Radovanovic S, Korotkov A, Ljubisavljevic M, Lyskov E, Thunberg J, Kataeva G, Danko S, Roudas M, Pakhomov S, Medvedev S, Johansson H. 2002. Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Exp Brain Res* 143(3):276-285.

Rakic P, Bourgeois JP, Goldman-Rakic PS. 1994. Synaptic development of the cerebral cortex: implications for learning, memory, and mental illness. *Prog Brain Res.* 102:227-243. DOI: 10.1016/S0079-6123(08)60543-9.

Rakic P, Ayoub AE, Breunig JJ, Dominguez MH. 2009. Decision by division: making cortical maps. *Trends Neurosci.* 32:291-301. DOI: 10.1016/j.tins.2009.01.007.

Raos V, Savaki HE. 2016. The Role of the Prefrontal Cortex in Action Perception. *Cereb Cortex.* Sep 6. DOI: 10.1093/cercor/bhw261.

Roll JP, Vedel JP. 1982. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res* 47(2):177-190.

Roll JP, Vedel JP, Ribot E. 1989. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 76(1):213-222.

Rushworth MF, Johansen-Berg H, Gobel SM, Devlin JT. 2003. The left parietal and premotor cortices: motor attention and selection. *Neuroimage* 1:S89-100.

Shaw P, Kabani NJ, Lerch JP, Eckstrand K, Lenroot R, Gogtay N, Greenstein D, Clasen L, Evans A, Rapoport JL, Giedd JN, Wise SP. 2008. Neurodevelopmental trajectories of the human cerebral cortex. *J Neurosci.* 2;28(14):3586-94. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5309-07.2008.

Simmonds DJ, Hallquist MN, Asato M, Luna B. 2014. Developmental stages and sex differences of white matter and behavioral development through adolescence: a longitudinal diffusion tensor imaging (DTI) study. *NeuroImage.* 15;92:356-68. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.12.044.

Smith SM. 2002. Fast robust automated brain extraction. *Hum Brain Mapp.* 17(3):143-155. DOI: 10.1002/hbm.10062.

Smith SM., Jenkinson M, Woolrich MW, Beckmann CF, Behrens TEJ, Johansen-Berg H, Bannister PR., De Luca M, Drobnjak I, Flitney DE, Niazy R, Saunders J, Vickers J, Zhang Y, De Stefano N, Brady JM, and Matthews PM. 2004. Advances in functional and structural MR image analysis and implementation as FSL. *NeuroImage.* 23(S1):208-19. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2004.07.051.

Sowell ER, Thompson PM, Holmes CJ, Batth R, Jernigan TL, Toga AW. 1999. Localizing age-related changes in brain structure between childhood and adolescence using statistical parametric mapping. *NeuroImage.* 9(6 Pt 1):587-97. DOI: 10.1006/nimg.1999.0436.

Tamm L, Menon V, Reiss AL. 2002. Maturation of brain function associated with response inhibition. *J Am Acad Child Adolesc Psychiatry.* 41(10):1231-8. DOI: 10.1097/00004583-200210000-00013.

Toni I, Schluter ND, Josephs O, Friston K, Passingham RE. 1999. Signal-, set- and movement-related activity in the human brain: an event related fMRI study. *Cereb Cortex* 9:35-49.

Wakana S, Caprihan A, Panzenboeck MM, Fallon JH, Perry M, Gollub RL, Hua K, Zhang J, Jiang H, Dubey P, Blitz A, van Zijl P, Mori S. 2007. Reproducibility of quantitative tractography methods applied to cerebral white matter. *NeuroImage.* 1;36(3):630-44. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.02.049

Wendelken C, O'Hare ED, Whitaker KJ, Ferrer E, Bunge SA. 2011. Increased functional selectivity over development in rostralateral Prefrontal Cortex. *J Neurosci.* 23;31(47):17260-8. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1193-10.2011

Woo CW, Krishnan A, Wager TD. 2014. Cluster-extent based thresholding in fMRI analyses: pitfalls and recommendations. *NeuroImage.* 1;91:412-9. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.12.058.

Yan CG, Cheung B, Kelly C, Colcombe S, Craddock RC, Di Martino A, Li Q, Zuo XN, Castellanos FX, Milham MP. 2013. A comprehensive assessment of regional variation in the impact of head micromovements on functional connectomics. *NeuroImage*. 1;76:183-201. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.03.004.

Yendiki A, Koldewyn K, Kakunoori S, Kanwisher N, Fischl B. 2014. Spurious group differences due to head motion in a diffusion MRI study. *NeuroImage*. 88:79-90. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.11.027.

Zielinski BA, Gennatas ED, Zhou J, Seeley WW. 2010. Network-level structural covariance in the developing brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 19;107(42):18191-6. DOI: 10.1073/pnas.1003109107.

En résumé, bien que le schéma corporel semble déjà bien établi dans l'enfance, notre première étude rapporte également des différences développementales concernant l'augmentation de l'activité des régions sensorimotrices primaires et pariétales. Cette différence semble fortement liée au développement structurel de matière grise et de matière blanche. Cependant, se focaliser uniquement sur l'activité de ces deux régions cérébrales impliquées dans la génération des représentations du corps, sans prendre en compte les interactions fonctionnelles pouvant moduler l'activité des différentes régions composant le schéma corporel, apparaît insuffisant pour expliquer en totalité la maturation des réseaux sous-tendant les représentations du corps dans l'action. Une vision plus complète couvrant la connectivité fonctionnelle entre les régions composant le réseau du schéma corporel est nécessaire afin de mieux comprendre sa construction et son implication dans la perception de son corps en mouvement.

B. Etude 2 : Approche corrélacionnelle entre cerveau et précision de la position articulaire chez l'enfant

La seconde étude s'est intéressée aux interactions fonctionnelles intra et inter-réseaux des différentes composantes qui constituent le schéma corporel dans un contexte spécifique de perception du corps. Nous avons voulu établir (i) l'existence d'un lien fonctionnel entre l'activité cérébrale des différents réseaux impliqués dans le schéma corporel (*e.g.* réseaux sensorimoteur, frontopariétal et sous-corticaux) et l'intégration des informations proprioceptives pour estimer la position du corps mais aussi de (ii) révéler les modulations de ce lien fonctionnel au cours du développement. Nous avons supposé que la lente maturation du réseau cérébral des représentations du corps, principalement de la composante frontopariétale, puisse expliquer la maturation tardive de l'intégration proprioceptive nécessaire à la perception de la position du corps. Une IRM fonctionnelle de repos a été enregistrée chez des enfants âgés de 8 à 12 ans et un groupe de jeunes adultes. Ces mêmes participants ont par la suite réalisé hors scanner IRM, une tâche dites d'acuité proprioceptive. Les participants devaient dans cette tâche reproduire, à l'aide de leurs avant-bras, une position articulaire préalablement définie à l'aide d'un bras motorisé. L'erreur et la variabilité lors de la reproduction de la position articulaire (*i.e.* coude) ont permis de quantifier les performances dans l'estimation de la position des segments corporels. Les corrélations unissant connectivité fonctionnelle et scores comportementaux ont ensuite été calculées. Cette approche indirecte évalue l'étendue et la complexité du réseau cérébral sous-tendant la construction du schéma corporel pendant l'enfance.

Developmental changes in functional connectivity supporting the proprioceptive accuracy: a brain-behavioural correlational approach

Aurelie Fontan^{1,2}, Fabien Cignetti^{1,2}, Didier Louber^{1,2}, Marianne Vaugoyeau^{1,2}, Christine Assaiante^{1,2}

¹ Aix Marseille Univ, CNRS, LNC, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Marseille, France

² Aix Marseille Univ, CNRS, Fédération 3C, Marseille, France

1. Introduction

The ability to precisely localize the position of each body part in action is supported by an internal body representation, labelled the body schema (Head and Holmes, 1911; Maravita et al., 2003) which is dependent on a continuous supply of sensory information (*e.g.* vestibular, visual, and proprioception) induced by movement. Proprioception, currently defined as the sense informing about body position and movement (Proske and Gandevia, 2012), represents the dominant sensory input contributing to the body schema formation. Vibration-evoked proprioceptive illusion – eliciting changes in limbs' position perception in the absence of actual movement –, used in functional magnetic resonance imaging (fMRI) has revealed that the sensorimotor and the frontoparietal network were primarily involved in the formation of body representation (Naito et al., 1999, 2002, 2016; Naito and Ehrsson, 2006). First of all, sensorimotor regions processing kinaesthetic information are involved in the perception of individual limbs' movement. Actually, it appears that the amount of activation concerning the motor areas would reflect the degree of illusory movement percept (Kito et al., 2006; Naito et al., 2002), suggesting that sensorimotor areas likely contribute to perceive and inform about positional changes.

Nevertheless, limb's position representation is not confined to the sensorimotor areas and seems to be additionally supported by the posterior parietal cortex (PPC) involved in body spatial representation (Blakemore and Frith, 2003; Buneo and Andersen, 2006; Pellijeff et al., 2006). It has been shown that the PPC integrates somatic information from multiple body parts (Iwamura et al., 1994; Taoka et al., 1998) allowing the computation of a postural model

concerning the entire body (see Naito et al., 2016). Furthermore, the frontoparietal network spreading from the PPC to the inferior frontal gyrus (IFG) would be involved in the integration and the transformation of environmental and bodily information into a single percept updating body representation adjusted to the environment (see Naito et al., 2016). Moreover, comparing individuals who reported to experience illusory movement during a tendon-vibration to individuals who did not, Cignetti et al. (2014) have revealed a higher activation of the right IPL and the right IFG in the former group. This last result indirectly engaged the PPC-IFG interaction in illusory movement, and therefore in the perception of limbs' positional changes. In addition to the activation of the PPC, Hagura et al. (2009, 2007) have reported that the perception of hand movement during visuo-kinaesthetic illusion would also be mediated by the functional interaction between the PPC and the cerebellum. Concerning the latter structure, the disruption of the cerebellum activity, using transcranial magnetic stimulation, resulted in the increase of positional end-point error towards a remembered target, revealing the involvement of the cerebellum to mediate the generation of an accurate internal representation of limb's position (Miall et al., 2007). In the same vein, it has been revealed that the cerebellum would map a body representation by integrating bodily information in a somatotopic way (see Buckner, 2013). Overall, limbs' position perception during movement stands on the activation of a wide network distributed over cerebral areas including cortical (*e.g.* parietal and frontal) and cerebellar areas.

Multisensory integration presents a slow development with an increased contribution of proprioception from late childhood to adulthood (Assaiante et al., 2014; Mallau et al., 2010). Moreover, an improvement with age to guide movement towards a remembered position, from proprioceptive information, has been demonstrated. This latter result is reflected by a reduced end-point positional error from late childhood to adulthood, attesting the slow development of proprioceptive acuity (Goble et al., 2005; Pickett and Konczak, 2009; Visser and Geuze, 2000). The maturation of peripheral somatosensory pathways being relatively complete by 5 years old (Eyre et al., 1991; García et al., 2000), it has been suggested that the development of proprioceptive ability could reflect the maturation of sensorimotor processing (Goble et al., 2005). In addition, it has been suggested that the precision in the limb's position localization could depend on a high-level integration of sensory and motor signals (Fuentes and Bastian, 2010). Recently, after using vibration-evoked movement illusion we have reported that the neural basis supporting the proprioceptive integration was already well established in late childhood. Yet, a lower level of activation in primary sensorimotor and posterior parietal regions, and the exclusive activation of the frontopolar cortex reflected the immaturity of the

proprioceptive inputs integration in children compared to adults (Fontan et al., 2017). Taken together, this could partly explain the poorer performance reported in children to integrate their own limbs' position (Goble et al., 2005; Holst-Wolf et al., 2016).

Nevertheless, the focus on areas' activation assessment appears insufficient to completely explain the functional correlates of limb's position integration, as well as building and updating body schema. Indeed, interactions of distributed brain areas operating in large-scale networks appear most likely to support cognitive functions, such as body schema, rather than involving brain areas acting as independent processors or exchanging limited information (Bressler and Menon, 2010). In particular, it has been reported that inter-individual variations in within- and between-network functional connectivity may reflect individual differences in cognitive performance evaluated at rest or during a task performance, a close correspondence of the brain's functional network architecture having been observed during activation and rest (Cole et al., 2014; Smith et al., 2009).

Resting state neuroimaging developmental studies have provided precious indirect information about the developmental trajectory of within- and between- networks interaction supporting body representation. First, the sensorimotor network presents an adult-like level architecture around 2 years of age (Gao et al., 2015), associated with an increase of within-network connections (Tau and Peterson, 2009) which continues as late as 10 year old. In contrast, higher-level cognitive networks including the frontoparietal network present developmental changes until adulthood (Jolles et al., 2011; Kelly et al., 2009). Moreover, an increase of between-networks functional connections from late childhood (~8 years) to adulthood is observed for the cerebellar and the frontoparietal network (Fair et al., 2007, 2009), reflecting strengthening in interregional relationship with age (Dosenbach et al., 2007). Cignetti et al. (2017) have also revealed a refinement of the proprioceptive brain network, mainly concerning the fronto-striatal connections which present a more restricted topology from early adolescence to adulthood. In other words, the poor proprioceptive acuity reported in children in matching tasks could reflect immature within- and/or between- network functional connections concerning the frontoparietal, the sensorimotor, and the cerebellar networks which would subtend the building of internal body representation.

Proprioceptive acuity assessment using an ipsilateral joint position matching task, whereby individuals have to generate an internal representation of their own limb position in order to replicate a reference joint angle based on proprioceptive information (Elangovan et al., 2014; Goble et al., 2005; Goble, 2010), provides an effective means to tap into body representation through ontogenesis (Goble, 2010). Therefore, the aim of the present study was to evaluate the

within- and between- network connectivity supporting the variation of proprioceptive acuity among individuals. To do so, we evaluated the relationship between the proprioceptive acuity in matching a remembered position (Goble et al., 2005; Holst-Wolf et al., 2016) and the functional connectivity between nodes in specific resting state networks subtending the body schema. In line with the previous literature, we focused on four main functional networks including the frontoparietal network (FPN), the somatosensory-motor network (SMN), the cerebellar network (CN), and the subcortical network (SN). Additionally, we included in our analyses the cingulo-opercular network (CON) which is engaged with the FPN in goal-directed control behaviours as well as the salience network (SAN) that is frequently observed to be co-activated with the FPN-CON dual-networks (Dosenbach et al., 2006, 2007, 2008; Fair et al., 2007).

We expected that the strength of the functional connectivity of the FPN, SMN, and CN would mainly reflect the inter-individual variations to the proprioceptive acuity, meaning that the stronger the connectivity, the better the matching position, and therefore the ability to form a reliable limb representation. Moreover, evaluating in development interactions in large-scale networks supporting the proprioceptive acuity to guide movement may be particularly important to reveal how the brain support the body schema functioning. We speculated that the functional connectivity between the FPN, SMN, and CN would also be related to the late proprioceptive acuity development reported in the literature during late childhood and early adolescence (Goble et al., 2005; Holst-Wolf et al., 2016).

2. Methods

2.1. Participants

Forty healthy, right-handed individuals took part in the experiment, including twenty children (mean age \pm SD: 10.5 \pm 0.9; range: 9-12; 9 females) and twenty adults (mean age \pm SD: 28.4 \pm 4.9; range: 23-40; 12 females). All participants were right handed as attested by a 10-item version of the Edinburgh inventory (laterality quotient \pm SD: 0.8 \pm 0.4; 0.8 \pm 0.2 for the adults and the children groups respectively; Oldfield, 1971). All participants were recruited from the general population through newspaper advertisements and information sessions in local high schools and workplaces. Adult participants and parents of minors who participated in the study gave written informed consent. The study was approved by the research ethics committee CPP Sud-Mediterranee 1.

2.2. *Proprioceptive matching task*

2.2.1 *Experimental behavioural design*

Participants were comfortably seated in a hardback chair with their forearms resting on two motorised manipulanda specifically designed to control angular displacement in the horizontal plane. Each manipulandum consisted of a rigid board on which participants placed their forearms, and held the position by grasping an adjustable vertical handle at the distal end of the support. The handle enabled participants to stabilize their hand and their forearm during movement. The manipulandum was adjustable in height, width, and length such that the joint axis of elbows aligned directly with the vertical pivoting axis. Participants were blindfolded during each trial, which consisted in (i) having participants' right forearm passively extended at constant speed of $15^\circ/\text{s}$ to a 30, 40, or 50° target position which was held for a 2 sec delay before returning to the initial position (30° of shoulder abduction and 30° of elbow extension from the frontal plane). Then, at the GO signal participants had to (ii) proprioceptively guide their movement to target the previous location as accurately as possible with the matching arm – here the same right arm. Participants had as much time as desired to match the position, and had to hold it for 2-3 seconds before being instructed to return their arm to the start position. During each trial, participants had to form a representation of their forearm's localisation based only on proprioception. Forearm positions were presented in a pseudo-random order such that each position was repeated 10 times for a total of 30 trials. Total testing time was approximately 20 to 30 min.

2.2.2 *Behavioural data acquisition and analysis*

Data collection of passive and active forearm angular displacement was performed using a six-camera optoelectronic automatic motion analyser working at 120 Hz (SMART eMotion), which amounted to an error of less than 1 mm in the markers' three-dimensional position. The subjects wore eight passive body markers (15 mm in diameter) placed symmetrically at the following sites: temple, acromion process, olecranon process, and radius styloid process (Fig.1A). To measure the angular displacements of the manipulandum, three supplementary markers were also recorded (Fig.1B).

For each participant the absolute position error (aPE) was computed by the subtraction of the matching arm's physical position from the reference forearm position. Then, aPE was normalized across participants by dividing aPE by the reference angular position for each target

position (30°, 40°, and 50°). Similarly, the corresponding standard deviation (SD) was computed as the standard deviation of the PE (sdPE.) across the 30 trials for each participant. The aPE indicates a measure of bias or systematic error, while the SD indicates the response precision (proprioceptive accuracy) across trials.

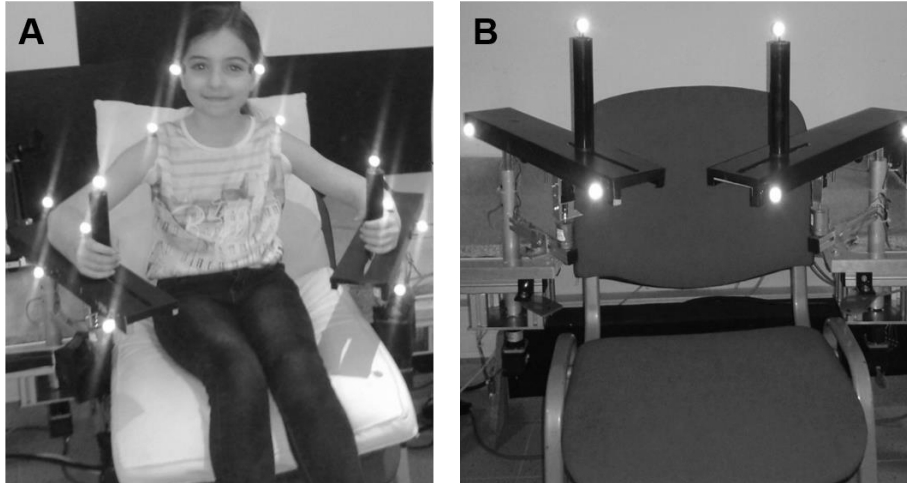


Figure 1. Experimental set-up: A. The 8 markers (15 mm in diameter) were placed symmetrically at the following sites: temple, acromion process, olecranon process, and radius styloid process, to record and measure the angular horizontal displacement of the subject's forearm. **B.** The adjustable (in height and width) manipulandum with the 3 supplementary markers allowed to control for the passive and active manipulandum displacement.

2.3. Imaging procedure

Participants underwent a scan session using a Siemens Magnetom Skyra 3.0 T MRI scanner equipped with a 32-channel head coil. Resting fMRI scans were collected using an echo planar imaging (EPI) sequence with the following parameters: time repetition (TR) / time echo (TE) = 2540 / 30 ms, flip angle (FA) = 90°, field of view (FOV) = 192 mm, matrix = 64×64, voxel size = 3.0 × 3.0 × 3.0 mm, 45 axial slices. Each scan session was 635 s long and included 250 volumes. Subjects received instructions to keep their eyes closed, to think nothing in particular, and to not move. T1-weighted images were acquired using the following magnetization-prepared rapid gradient echo (MPRAGE) sequence: TR / TE = 1900 / 2.5 ms, inversion time = 993 ms, FA = 9°, FOV = 230 mm, matrix = 256 × 256, voxel size = 0.9 × 0.9 × 0.9 mm, 192 sagittal slices. T1-weighted images were used for spatial normalisation.

2.4. Image preprocessing

Resting state fMRI images were pre-processed using functions of SPM12 (Wellcome Trust Centre for Neuroimaging, London, UK; www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm) including the following steps: (i) realignment and unwarp, (ii) slice-timing correction, (iii) direct normalization to functional MNI space, (iv) detection of functional outliers (ART-based scrubbing; www.nitrc.org/projects/artifact_detect), and (v) smoothing with an 8-mm kernel. Direct normalization (via segmentation) to the T1 MNI template image was also applied to the structural image as part of pre-processing. Step 4 was included to control as much as possible the negative impact of head motion on functional connectivity results (*e.g.* Power et al., 2012; Van Dijk et al., 2012). Specifically, an image was identified as an outlier if ART's "composite motion" that corresponds to the maximum image-to-image displacement resulting from the combined effect of the individual translation and rotation displacement measures was greater than 2 mm, or if the global mean intensity in the image was greater than 3 *SDs* from the mean image intensity for the entire resting session. We found fewer outlier images in adults (mean=0.4, max=4, *SD*=1.1) compared to children (mean=10.2, max=56, *SD*=16.1). These outlier images were not deleted from the time series to not disrupt the temporal structure of the data but modelled as a regressor in the first-level general linear model (GLM).

2.5 Functional connectivity analysis

Functional connectivity analysis was conducted using the seed-driven approach as implemented in the CONN toolbox (www.nitrc.org/projects/conn; Whitfield-Gabrieli and Nieto-Castanon, 2012), which consists in calculating the bivariate (Pearson's) correlation between each pair of regions of interest (ROIs) using a GLM approach. ROIs were defined from Power et al. (2011) network partitioning scheme that identifies 264 ROIs across cortical, subcortical and cerebellar structures into 13 major functional networks: higher-order cognitive (fronto-parietal, cingulo-opercular, salience, dorsal attention, ventral attention, and memory retrieval), default-mode, somatosensory-motor, sensory (auditory and visual), subcortical, cerebellar, plus a network of unknown functionality. Details on ROIs assignment into functional networks are available in previous studies (Power et al., 2011; Power and Petersen, 2013). The 264 ROIs were 5mm diameter spheres centred on the coordinates reported in Power et al. (2011). More specifically, the average BOLD time series was computed across all the voxels within each ROI and was corrected for sources of noise (white matter and cerebral spinal fluid)

using the aCompCor strategy (Behzadi et al., 2007; Chai et al., 2012) and for motion by regressing out the three translations, the three rotations, and the outlier images. The time series were also band-pass filtered (0.008-0.09Hz). The functional connectivity between two ROIs was then defined as the Fisher z-transformed correlation coefficient of the resulting BOLD time series obtained at those regions. Given the 264 ROIs, the full correlation matrix for each subject counted $n = (264 \times 263) / 2 = 34716$ pairwise associations. As evoked above, we finally restricted the matrix to 6 networks (*i.e.* FPN, CON, SAN, SMN, CN, and SN) that were most likely to contribute to the generation of self- position precision which included 109 seed regions and thus 5886 functional connections (Fig.2). MNI coordinates of the seed regions are available in supplementary material – Table 1. Next, we examined the association between the score of proprioceptive accuracy (*i.e.* sdPE) and the connectivity of each pair of ROIs among the included 64 regions. We also replicated these analyses with the aPE.

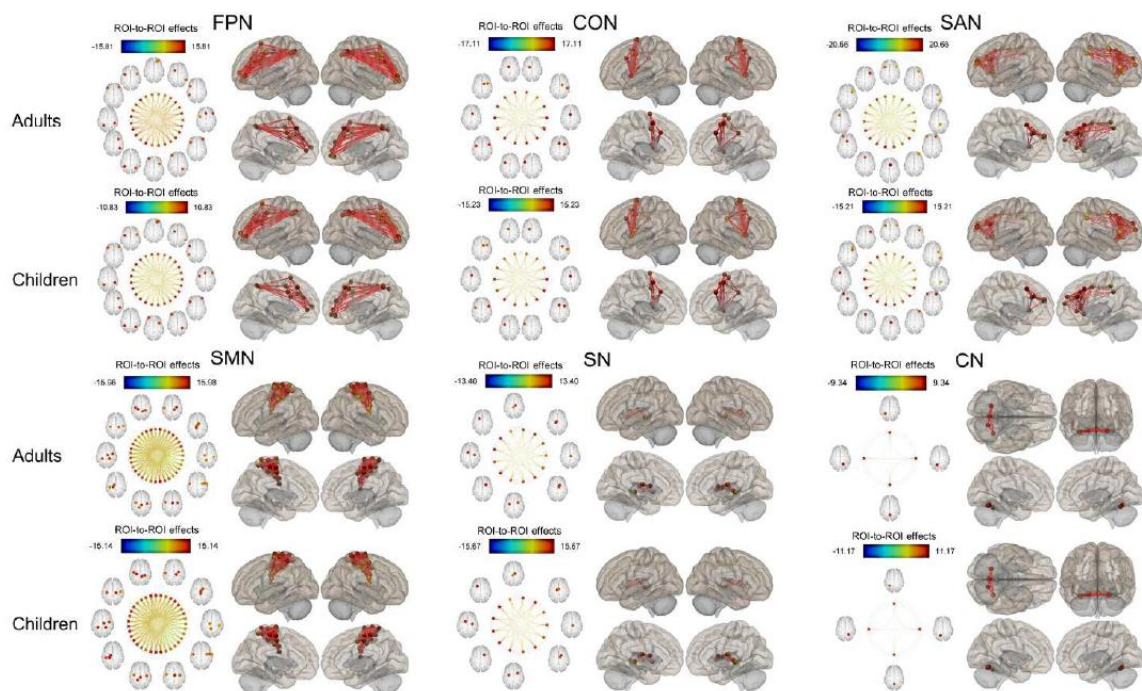


Figure 2. Resting state networks (RSNs) of adults and children as revealed using one-sample t-tests. A $p < 0.05$ analysis-level-correction was applied as a thresholding criterion, meaning that the analysis was corrected for multiple corrections arising from having multiple seed and target ROIs. This very conservative correction (only extremely strong results survive) was used to make sure RSNs were present in both adults and children data. FPN: fronto-parietal network; CON: Cingulo-Opercular network; SAN: Salience network; SMN: somatosensory/motor network; SN: Subcortical network; CN: cerebellar network.

A second-level GLM (*i.e.* bivariate regression/correlation model) was implemented to reveal the ROI-to-ROI connections that expressed an association with the score of proprioceptive acuity in children and/or adults or a between-group difference in such association. To account for differences in degrees of freedom in the first-level GLM because of difference in the number of outliers across groups, we included the number of outlier images as a covariate at the second-level (Chai et al., 2012). Including this covariate into second-level GLM also served to account for between-group differences in head motion, which is being recognized an effective strategy to regress-out motion-related artefacts from the data (Satterthwaite et al., 2012; Van Dijk et al., 2012). Indeed, although the censoring procedure clearly alleviated the average composite motion in children (from 0.36 ± 0.32 mm to 0.27 ± 0.16 mm; $t_{19}=2.2$, $p=0.04$), it was still higher than censored composite motion in adults (0.14 ± 0.07 mm; $t_{38}=3.3$, $p=0.002$).

GLM hypothesis testing about which ROI-to-ROI connections showed a significant effect of interest was conducted using the “seed-level” network-based statistics (NBS by intensity) approach (Zalesky et al., 2010) implemented in CONN. This procedure identified subnetworks of connected ROIs that were ‘significant’ by combining an uncorrected level threshold $p<0.001$ with a properly corrected seed threshold $p\text{-FDR}<0.05$. This procedure allowed obtaining inferences about which connections between the seed ROIs belonging to each network and all other target ROIs showed any significant effect of interest while correcting for multiple-comparisons. Although “seed-level” NBS offered a lower level of spatial specificity compared to connection-level comparisons (*i.e.* inferences were about connectivity within networks of ROIs and not individual connections), it provided considerably more power to show a significant effect of interest. Indeed, identifying individual connections that would have survived the strong correction resulting from the 2016 pairwise comparisons of our connectivity matrix would have been very unlikely. Furthermore, our hypotheses were formulated on the functional connectivity between resting state networks (*i.e.* a set of ROI-to-ROI connections) and not on a particular ROI-to-ROI connection.

3. Results

3.1 Improvement of the proprioceptive accuracy and acuity in limb position with age

We characterized the development of proprioceptive acuity by investigating both the positional error and the positional precision in an ipsilateral joint matching task. A comparison between children and adults groups was performed using a two sample t-test of ‘aPE’ and ‘sdPE’. This comparison confirmed what was already reported elsewhere (Goble et al., 2005; Holst-Wolf et al., 2016), meaning that a significant difference between the two groups is observed, revealing higher absolute systematic bias ($t_{38}=2.6$; $p=0.01$) and higher positional variability ($t_{38}=3.7$; $p=0.006$) in children compared to adults (Fig.3).

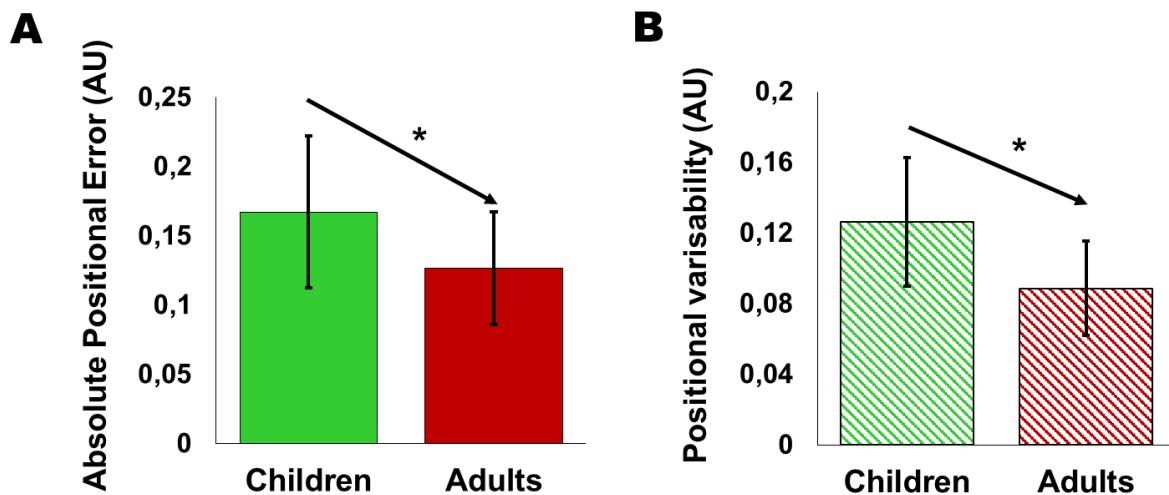


Figure 3. Developmental changes in the proprioceptive position acuity. Comparison between children and adults of the mean performance for **A.** the absolute error position and **B.** for the positional forearm variability. Group comparison indicated a significant difference both for the absolute positional error and the positional variability, reflecting that children had poorer performance in the two components of proprioceptive acuity compared to adults, * $p < 0.05$, AU: arbitrary unit. The two component characterizing the limb’s position acuity present an age-related improvement both for precision and systematic error. Children are represented in green and adults in red.

3.2 Association between proprioceptive accuracy and connectivity of individuals ROIs

The strength of connectivity between ROIs composing the SMN and ROIs composing the FPN presents a significant correlation only with the precision score (Fig.4A and supplementary material – Table 2). More specifically, as illustrated in Figure 4B, the significant group x performance interaction with respect to the SMN-FPN connectivity involved negative slopes in adults and positive in children.

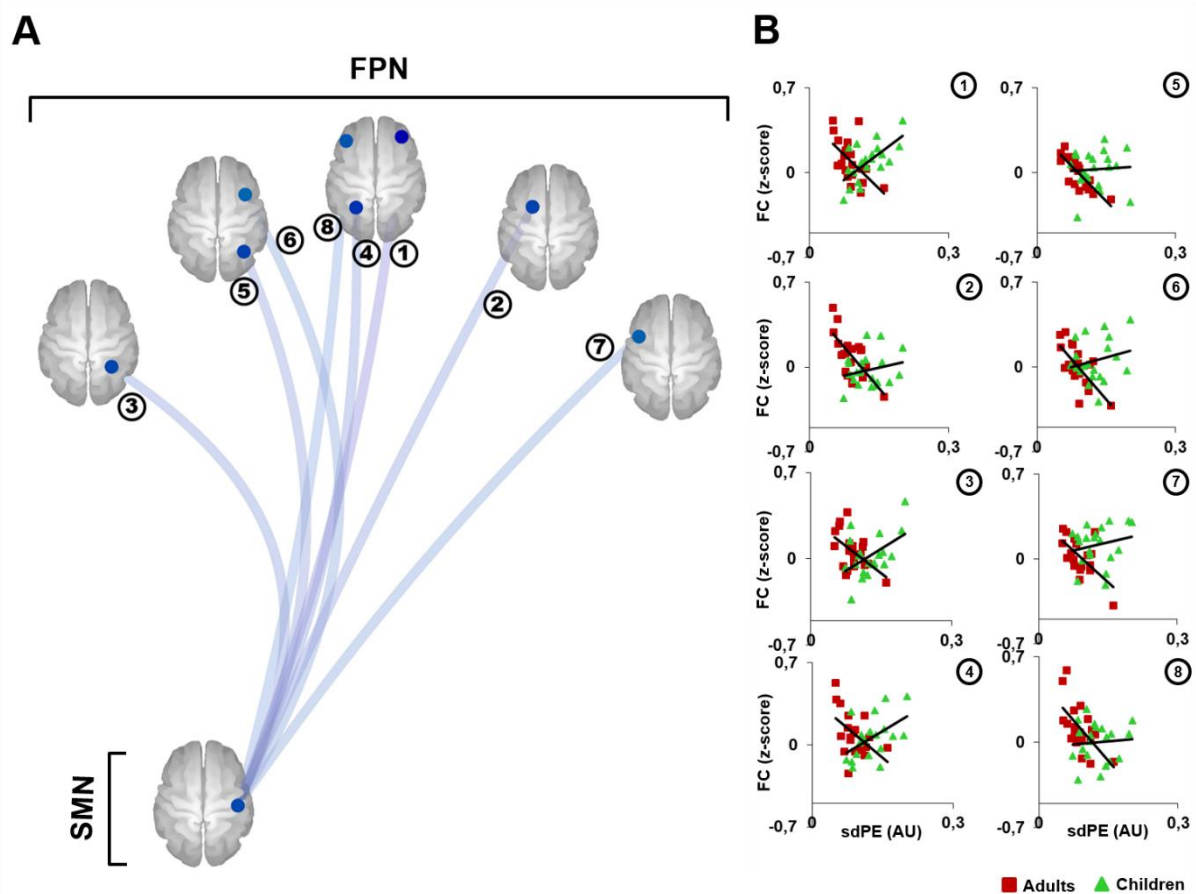


Figure 4. **A.** Connections emanating from ROIs of the SMN that expressed a significant group \times performance interaction. These connections were identified using “seed-level” network-based statistics, which evaluated significance while correcting for multiple-comparisons across the multiple seed ROIs of the SMN. The procedure involved identifying suprathreshold connections emanating from the seed ROIs using an uncorrected level threshold of $p < 0.01$ and applying an FDR correction ($p\text{-FDR} < 0.05$) over all of the chosen seed ROIs. **B.** Scatterplots of the connections that related differently to the behavioural score (i.e. interaction effect) between adults and children. Adults are represented with full red squares and children with full green triangles. Interpretation of the behavioural score is that the smaller is the variability of forearm position (sdPE), the better is the proprioceptively guided movement accuracy. FPN: fronto-parietal network; SMN: somatosensory/motor network.

In addition, individual variations in positional variability were significantly related to individual differences in the strength of the interaction between ROIs of the CN and ROIs of both the SMN and the FPN networks in children only (Fig.5A and supplementary material – Table 3). The accuracy performance is negatively correlated with the connectivity between the CN and both the SMN and the FPN (Fig5B).

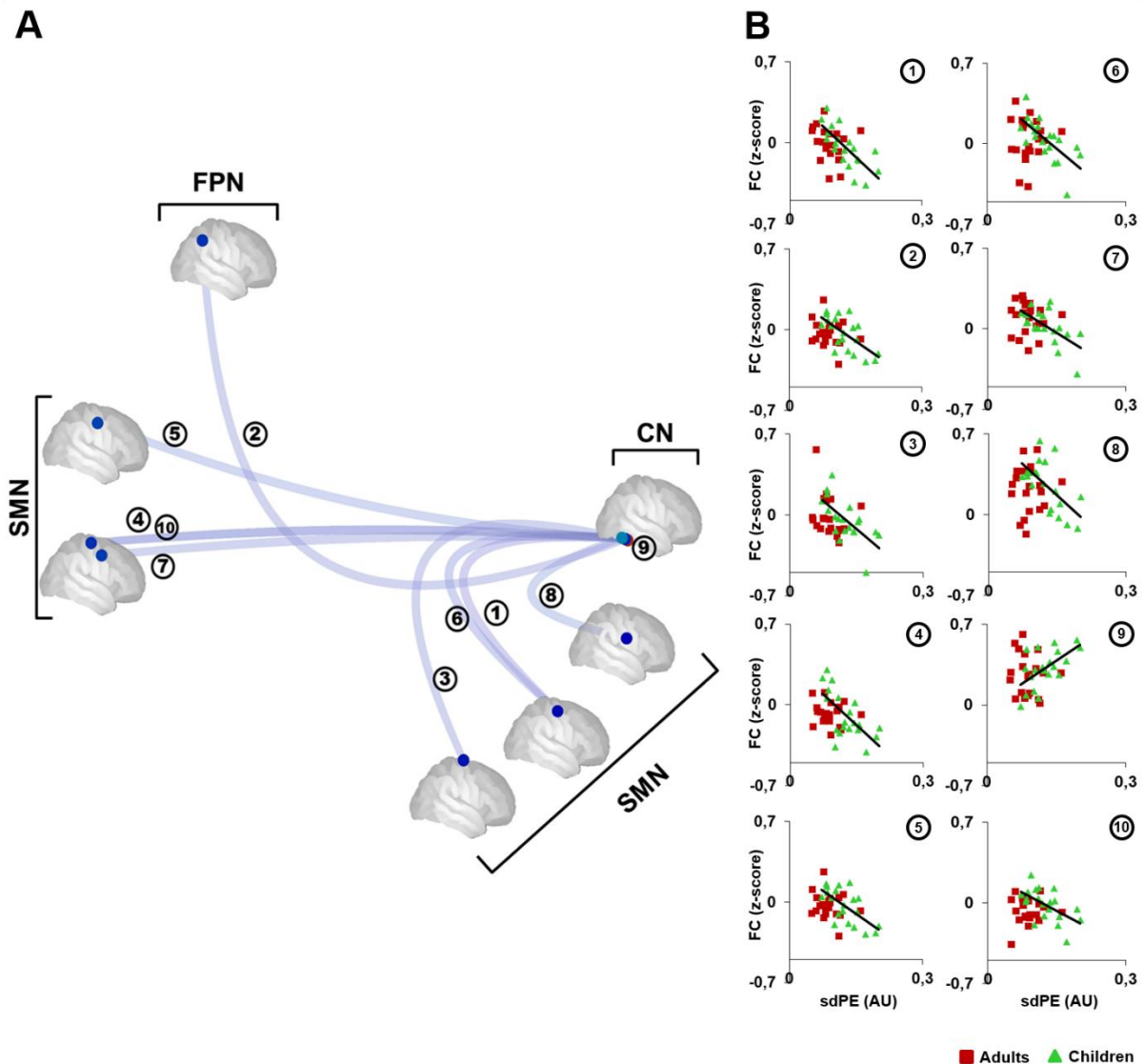


Figure 5. A. Connections emanating from ROIs of the CN that expressed a significant correlation with the behavioural score in children but not in adults. These connections were identified using “seed level” network-based statistics, which evaluated significance while correcting for multiple comparisons across the multiple seed ROIs of the CN. The procedure involved identifying suprathreshold connections emanating from the seed ROIs using an uncorrected level threshold of $p < 0.01$ and applying an FDR correction ($p\text{-FDR} < 0.05$) over all of the chosen seed ROIs. Cold and warm colours code for negative and positive correlations, respectively. **B.** Scatterplots of the connections that related to the behavioural score in children only. Adults are represented with full red squares and children with full green triangles. Interpretation of the behavioural score is that the smaller is the variability forearm position (sdPE), the better is the proprioceptively guided movement acuity. CN: cerebellar network; FPN: fronto-parietal network; SMN: Somatosensory/motor network.

4. Discussion

By using an ipsilateral joint matching task coupled to resting state network connectivity, the present study investigated in late childhood, the extent to which the slow maturation of proprioceptive integration would be reflected by the development of the brain networks subtending body schema. Our objective was to evaluate the maturational changes of within- and between-network connectivity subtending the body schema functionality from late childhood until adulthood. Overall, the proprioceptive accuracy appears to be supported by the interaction between the frontoparietal (FPN) and the sensorimotor (SMN) networks as young as 8 years old. Yet, an inverse relationship between the FPN-SMN and the proprioceptive accuracy is reported between both groups, meaning that the higher connectivity between the FPN and the SMN is related to better performances in adults while it is related to poorer performances in children. Another important outcome is the disengagement of cortico-cerebellar connections related to the proprioceptive accuracy from late childhood to adulthood. Altogether, these results suggest that while the FPN-SMN relationship to support proprioceptive accuracy is established by the age of 8-12 years old, a functional maturation of the FPN-SMN connectivity would continue during adolescence with the disengagement of cerebellar connections.

4.1 Integrating body limbs' position relies on the FPN and the SMN functional interaction

The first result which emerged from this study is that inter-individual variations in the strength of the functional connectivity between regions of the frontoparietal (FPN) and the sensorimotor (SMN) networks appear to be related to individuals' proprioceptive accuracy. In adults the higher levels of FPN-SMN connectivity is related to better proprioceptive accuracy which could indicate that the FPN-SMN connectivity would be engaged to maintain a reliable body limb representation. Accordingly, the perception of limb's positional changes has already been reported to rely on a large distributed network involving areas composing the frontoparietal network (Findlater et al., 2016).

Precisely targeting a remembered position implies an updated of body internal representation on which sensorimotor commands may be implemented (Daprati et al., 2010). This process has been proposed to be supported by the FPN which have been involved in sustaining body representations (see Daprati et al., 2010 and Naito et al., 2016) and in the conscious access to these representations (Cignetti et al., 2014; Desmurget et al., 2009;

Desmurget and Sirigu, 2009). Moreover, there is evidence that FPN is involved in cognitive processes that would be shared by working memory (Naghavi and Nyberg, 2005; Vincent et al., 2008). Others studies have even reported that FPN activation is related to the encoding and to the successful retrieval of information (Herron et al., 2004; Iidaka et al., 2006). Subsequently, the FPN would be particularly important both in the targeting of a remembered position by supporting the retention and the access to a body internal representation and in the retrieval of the sensorimotor outcomes from the movement.

Our results also suggest an important role of the SMN to retrieve limbs' position and putting it forward as an important network to support body representation. This latter result is consistent with the literature. Indeed, the SMN appears to host a lower-level body representation including the direction and the strength representation of movement (Kito et al., 2006; Naito et al., 2002) by processing kinaesthetic inputs to inform about limbs' positional changes (Naito et al., 2016). Moreover, the SMN would be engaged in transforming the sensory position into a motor command (*i.e.* sensorimotor transformation; Flanders et al., 1992; Zhang et al., 1997) and it has been suggested that it could inform higher-level network when the targeted position is actually attained (Hwang and Shadmehr, 2005).

Overall, our findings report that the interaction between the SMN and the FPN is important to sustain body representation which would mediate limb's matching accuracy. The FPN would modulate the SMN containing sensorimotor representation and outcomes of actions (Hamilton and Grafton, 2008), and could by this way reactivate a sensorimotor representation during memory retrieval (Wallis et al., 2015).

4.2 The maturation of the FPN-SMN through development

Although the FPN-SMN connectivity also supports proprioceptive accuracy in children, it is important to point out an unexpected result. In contrast to adults, a higher level of FPN-SMN connectivity is related to poorer matching task performance in children, suggesting an immature relationship between these two networks. A faster SMN functional maturation with respect to the FPN has been reported (Gao et al., 2015; Jolles et al., 2011; Kelly et al., 2009). This maturational difference would probably impact the internal representation of the upper limb, and could explained children's poorer performances. In line with this proposal, using a proprioceptive matching position task in stroke patients, it had been observed that damages on areas composing the FPN was associated to poor position sense revealed among others, by an increased variability in the matching position (Findlater et al., 2016) meaning that the FPN

integrity is essential to intact and accurate position sense. Our developmental results highlight the crucial role of the FPN to store an accurate body representation and to mediate the retrieval of sensorimotor outcomes. Hence, although the FPN-SMN connectivity supports proprioceptive accuracy also in children, the mature connectivity between the FPN-SMN subtending limbs' position representations is not yet established by late childhood.

4.3 The additional contribution of cortico-cerebellar connections during childhood to integrate body limb position

The third important finding that emerged from this study is the engagement of cortico-cerebellar connectivity related to the proprioceptive accuracy in children only. It seems that cerebellum interaction with the FPN and the SMN is essential in children whose proprioceptive limb positional sense is less accurate and their stored body representations not yet reliable. The involvement of CN in children may be related to the immature FPN-SMN relationship, and would progressively disengage until adulthood as the FPN-SMN connectivity consolidates. In line with this proposal, studies examining adult patients with cerebellar damages have revealed deficits in proprioceptive limb localization during active single and multi-joint movement (Bhanpuri et al., 2013; Weeks et al., 2017). This suggests that the integrity of the cerebellum is essential in limb positional localization (Bhanpuri et al., 2013; Weeks et al., 2017).

Thus, the cerebellum appears critical through development to the acquisition of precisely integrating and storing limbs position, which, once consolidated, may be hosted in other brain areas. Similar results were reported in children engaged in an unloading task requiring anticipatory postural adjustment based on internal forearm position representation (Cignetti et al, submitted).

In the same vein, it has been reported, in adults engaged in sensorimotor learning tasks, that an increased performance related to the positional sense of the limb was reflected by the enhanced interaction within the sensorimotor network and between the SMN and the CN interactions (Vahdat et al., 2011). In addition, in another sensorimotor learning task, it has been reported that the cerebellar activity would decrease when the subject's level performance increased (Flament et al., 1996; Imamizu et al., 2000). In other words, the engagement of cortico-cerebellar connectivity related to the proprioceptive accuracy in children, presents similarities with sensorimotor learning processing reported in adults.

Moreover, the crucial role of the cerebellum in both the formation of motor memories and their retention or recall in visuomotor adaptation tasks has been reported in the literature (*e.g.*

Albert et al., 2009; Herzfeld et al., 2014; Sami et al., 2014; Shadmehr and Holcomb, 1997). More specifically, FPN and CN relationship have been suggested to be essential in long-term retention of motor abilities (Albert et al., 2009).

Taken together, our findings suggest that cortico-cerebellar connectivity is crucial in children to improve internal representation of limbs position, in association with an immature FPN-SMN connectivity, which, once consolidated, would mainly sustain body representation with a disengagement of the cerebellum, as in sensorimotor learning process.

Conclusion

The present study revealed that the proprioceptive accuracy, as assessed using an ipsilateral joint position matching, is supported by the interaction of a large-scale network involving FPN and SMN both in adults and in children. This result brings some new highlights about the integration of positional sense of body limbs that relies not only on motor and sensory system but also on higher-order network. Moreover, we report an immaturity in the FPN-SMN relationship in late childhood, presenting an inverse relationship to support the proprioceptive accuracy compared to adults which could result from a maturational trajectory difference between both networks. Moreover, we also reported the disengagement of cortico-cerebellar connection which could indicate the maturation of the network supporting the position sense of limbs from late childhood to adulthood. This last result suggests that the disengagement of the cerebellum reflects the improvement of body schema building.

This correlational approach between functional connectivity and behaviour should be extended to study development in children presenting learning disorders such as developmental coordination disorder, to examine the hypothesis that their difficulty in generating or in using predictive estimates of body position due to an impair in their body schema building and/or update, is related to a cerebellar (cortico-cerebellar connectivity) dysfunction (Wilson et al., 2013).

4. Supplementary material

| ROI | MNI space | | | ROI | MNI space | | |
|------------------------------------|-----------|-----|-----|----------------------|-----------|-----|-----|
| | X | Y | Z | | X | Y | Z |
| Somatosensory-motor network | | | | | | | |
| somatomotor.roi_1 | -7 | -52 | 61 | somatomotor.roi_19 | 10 | -17 | 74 |
| somatomotor.roi_2 | -14 | -18 | 40 | somatomotor.roi_20 | 22 | -42 | 69 |
| somatomotor.roi_3 | 0 | -15 | 47 | somatomotor.roi_21 | -45 | -32 | 47 |
| somatomotor.roi_4 | 10 | -2 | 45 | somatomotor.roi_22 | -21 | -31 | 61 |
| somatomotor.roi_5 | -7 | -21 | 65 | somatomotor.roi_23 | -13 | -17 | 75 |
| somatomotor.roi_6 | -7 | -33 | 72 | somatomotor.roi_24 | 42 | -20 | 55 |
| somatomotor.roi_7 | 13 | -33 | 75 | somatomotor.roi_25 | -38 | -15 | 69 |
| somatomotor.roi_8 | -54 | -23 | 43 | somatomotor.roi_26 | -16 | -46 | 73 |
| somatomotor.roi_9 | 29 | -17 | 71 | somatomotor.roi_27 | 2 | -28 | 60 |
| somatomotor.roi_10 | 10 | -46 | 73 | somatomotor.roi_28 | 3 | -17 | 58 |
| somatomotor.roi_11 | -23 | -30 | 72 | somatomotor.roi_29 | 38 | -17 | 45 |
| somatomotor.roi_12 | -40 | -19 | 54 | somatomotor.roi_30 | -49 | -11 | 35 |
| somatomotor.roi_13 | 29 | -39 | 59 | somatomotor.roi_31 | 36 | -9 | 14 |
| somatomotor.roi_14 | 50 | -20 | 42 | somatomotor.roi_32 | 51 | -6 | 32 |
| somatomotor.roi_15 | -38 | -27 | 69 | somatomotor.roi_33 | -53 | -10 | 24 |
| somatomotor.roi_16 | 20 | -29 | 60 | somatomotor.roi_34 | 66 | -8 | 25 |
| somatomotor.roi_17 | 44 | -8 | 57 | somatomotor.roi_35 | 47 | -30 | 49 |
| somatomotor.roi_18 | -29 | -43 | 61 | | | | |
| Cingulo-opercular network | | | | | | | |
| cingulo_opercular_1 | -3 | 2 | 53 | cingulo_opercular_8 | 7 | 8 | 51 |
| cingulo_opercular_2 | 54 | -28 | 34 | cingulo_opercular_9 | -45 | 0 | 9 |
| cingulo_opercular_3 | 19 | -8 | 64 | cingulo_opercular_10 | 49 | 8 | -1 |
| cingulo_opercular_4 | -16 | -5 | 71 | cingulo_opercular_11 | -34 | 3 | 4 |
| cingulo_opercular_5 | -10 | -2 | 42 | cingulo_opercular_12 | -51 | 8 | -2 |
| cingulo_opercular_6 | 37 | 1 | -4 | cingulo_opercular_13 | -5 | 18 | 34 |
| cingulo_opercular_7 | 13 | -1 | 70 | cingulo_opercular_14 | 36 | 10 | 1 |
| Fronto-parietal network | | | | | | | |
| fronto_parietal_1 | -44 | 2 | 46 | fronto_parietal_14 | -28 | -58 | 48 |
| fronto_parietal_2 | 48 | 25 | 27 | fronto_parietal_15 | 44 | -53 | 47 |
| fronto_parietal_3 | -47 | 11 | 23 | fronto_parietal_16 | 32 | 14 | 56 |
| fronto_parietal_4 | -53 | -49 | 43 | fronto_parietal_17 | 37 | -65 | 40 |
| fronto_parietal_5 | -23 | 11 | 64 | fronto_parietal_18 | -42 | -55 | 45 |
| fronto_parietal_6 | 58 | -53 | -14 | fronto_parietal_19 | 40 | 18 | 40 |
| fronto_parietal_7 | 24 | 45 | -15 | fronto_parietal_20 | -34 | 55 | 4 |
| fronto_parietal_8 | 34 | 54 | -13 | fronto_parietal_21 | -42 | 45 | -2 |
| fronto_parietal_9 | 47 | 10 | 33 | fronto_parietal_22 | 33 | -53 | 44 |
| fronto_parietal_10 | -41 | 6 | 33 | fronto_parietal_23 | 43 | 49 | -2 |
| fronto_parietal_11 | -42 | 38 | 21 | fronto_parietal_24 | -42 | 25 | 30 |
| fronto_parietal_12 | 38 | 43 | 15 | fronto_parietal_25 | -3 | 26 | 44 |
| fronto_parietal_13 | 49 | -42 | 45 | | | | |
| Saliency network | | | | | | | |
| saliency_1 | 11 | -39 | 50 | saliency_10 | -11 | 26 | 25 |
| saliency_2 | 55 | -45 | 37 | saliency_11 | -1 | 15 | 44 |
| saliency_3 | 42 | 0 | 47 | saliency_12 | -28 | 52 | 21 |
| saliency_4 | 31 | 33 | 26 | saliency_13 | 0 | 30 | 27 |
| saliency_5 | 48 | 22 | 10 | saliency_14 | 5 | 23 | 37 |
| saliency_6 | -35 | 20 | 0 | saliency_15 | 10 | 22 | 27 |
| saliency_7 | 36 | 22 | 3 | saliency_16 | 31 | 56 | 14 |
| saliency_8 | 37 | 32 | -2 | saliency_17 | 26 | 50 | 27 |
| saliency_9 | 34 | 16 | -8 | saliency_18 | -39 | 51 | 17 |
| Subcortical network | | | | | | | |
| subcortical_1 | 6 | -24 | 0 | subcortical_8 | 31 | -14 | 2 |
| subcortical_2 | -2 | -13 | 12 | subcortical_9 | 23 | 10 | 1 |
| subcortical_3 | -10 | -18 | 7 | subcortical_10 | 29 | 1 | 4 |
| subcortical_4 | 12 | -17 | 8 | subcortical_11 | -31 | -11 | 0 |
| subcortical_5 | -5 | -28 | -4 | subcortical_12 | 15 | 5 | 7 |
| subcortical_6 | -22 | 7 | -5 | subcortical_13 | 9 | -4 | 6 |
| subcortical_7 | -15 | 4 | 8 | | | | |
| Cerebellar network | | | | | | | |
| cerebellar_1 | -16 | -65 | -20 | cerebellar_3 | 22 | -58 | -23 |
| cerebellar_2 | -32 | -55 | -25 | cerebellar_4 | 1 | -62 | -18 |

Table 1. Coordinates (in MNI space) of the ROIs that defined the resting states networks studied in the manuscript. Coordinates were selected from Power et al. (2011).

| | | MNI | | | Statistic | p-uncorr |
|------------|--------------------|-----|-----|----|-------------------------------------|------------------|
| | | x | y | z | | |
| Seed ROI | Somatomotor_14 | 50 | -20 | 42 | NBS intensity: 27.13 NBS size: 8 | 0.0003 0.0005 |
| Target ROI | Fronto_parietal_12 | 38 | 43 | 15 | T(36) = -4.51 | 0.0001 |
| | Fronto_parietal_5 | -23 | 11 | 64 | T(36) = -3.80 | 0.0005 |
| | Fronto_parietal_22 | 33 | -53 | 44 | T(36) = -3.46 | 0.0014 |
| | Fronto_parietal_14 | -28 | -58 | 48 | T(36) = -3.34 | 0.0019 |
| | Fronto_parietal_17 | 37 | -65 | 40 | T(36) = -3.34 | 0.0020 |
| | Fronto_parietal_19 | 40 | 18 | 40 | T(36) = -3.03 | 0.0045 |
| | Fronto_parietal_3 | -47 | 11 | 23 | T(36) = -2.85 | 0.0071 |
| | Fronto_parietal_11 | -42 | 38 | 21 | T(36) = -2.79 | 0.0084 |

Table 2. Connections emanating from any of the Somatosensory/motor seed ROIs towards target ROIs that expressed different correlations with the behavioral score between adults and children (i.e. a significant group \times performance interaction effect) as assessed using ‘seed-level’ NBS statistics. p-FDR connection-level statistics are reported for information.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest in relation to the present manuscript.

Acknowledgements

The authors are grateful to the children, their parents, and the adults for their precious collaboration.

Funding

CNES, Fondation de France, and French National Research Agency (ANR-13-APPR-0010)

References

- Aboitiz, F., Montiel, J., 2003. One hundred million years of interhemispheric communication: the history of the corpus callosum. *Braz. J. Med. Biol. Res. Rev. Bras. Pesqui. Medicas E Biol.* 36, 409–420.
- Aboitiz, F., Scheibel, A.B., Fisher, R.S., Zaidel, E., 1992. Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Res.* 598, 143–153.
- Adleman, N.E., Menon, V., Blasey, C.M., White, C.D., Warsofsky, I.S., Glover, G.H., Reiss, A.L., 2002. A Developmental fMRI Study of the Stroop Color-Word Task. *NeuroImage* 16, 61–75. doi:10.1006/nimg.2001.1046
- Adolph, K.E., Eppler, M.A., Gibson, E.J., 1993. Crawling versus Walking Infants’ Perception of Affordances for Locomotion over Sloping Surfaces. *Child Dev.* 64, 1158–1174. doi:10.1111/j.1467-8624.1993.tb04193.x

- Albert, F., Bergenheim, M., Ribot-Ciscar, E., Roll, J.-P., 2006. The Ia afferent feedback of a given movement evokes the illusion of the same movement when returned to the subject via muscle tendon vibration. *Exp. Brain Res.* 172, 163–174. doi:10.1007/s00221-005-0325-2
- Alexander, G.E., Crutcher, M.D., 1990. Functional architecture of basal ganglia circuits: neural substrates of parallel processing. *Trends Neurosci.* 13, 266–271.
- Aman, J.E., Elangovan, N., Yeh, I.-L., Konczak, J., 2014. The effectiveness of proprioceptive training for improving motor function: a systematic review. *Front. Hum. Neurosci.* 8, 1075. doi:10.3389/fnhum.2014.01075
- Amemiya, K., Naito, E., 2016. Importance of human right inferior frontoparietal network connected by inferior branch of superior longitudinal fasciculus tract in corporeal awareness of kinesthetic illusory movement. *Cortex J. Devoted Study Nerv. Syst. Behav.* 78, 15–30. doi:10.1016/j.cortex.2016.01.017
- Annett, J., 1995. Motor imagery: perception or action? *Neuropsychologia* 33, 1395–1417.
- Asato, M.R., Terwilliger, R., Woo, J., Luna, B., 2010. White matter development in adolescence: a DTI study. *Cereb. Cortex N. Y. N 1991* 20, 2122–2131. doi:10.1093/cercor/bhp282
- Assaf, Y., Pasternak, O., 2008. Diffusion tensor imaging (DTI)-based white matter mapping in brain research: a review. *J. Mol. Neurosci. MN* 34, 51–61. doi:10.1007/s12031-007-0029-0
- Assaiante, C., Amblard, B., 1995. An ontogenetic model for the sensorimotor organization of balance control in humans. *Hum. Mov. Sci.* 14, 13–43. doi:10.1016/0167-9457(94)00048-J
- Assaiante, C., Amblard, B., 1992. Peripheral vision and age-related differences in dynamic balance. *Hum. Mov. Sci.* 11, 533–548. doi:10.1016/0167-9457(92)90014-3
- Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., Vaugoyeau, M., 2014a. Body schema building during childhood and adolescence: a neurosensory approach. *Neurophysiol. Clin. Clin. Neurophysiol.* 44, 3–12. doi:10.1016/j.neucli.2013.10.125
- Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., Vaugoyeau, M., 2014b. Body schema building during childhood and adolescence: A neurosensory approach. *Neurophysiol. Clin. Neurophysiol.*, Special issue from Société francophone Posture, Equilibre et Locomotion - 1er et 2nd congrès de la SOFPEL, décembre 2012 Marseille, décembre 2013, Genève. 44, 3–12. doi:10.1016/j.neucli.2013.10.125
- Assaiante, C., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M., 2011. Updating process of internal model of action as assessed from motor and postural strategies in young adults. *Hum. Mov. Sci.* 30, 227–237. doi:10.1016/j.humov.2010.05.007
- Assaiante, C., Thomachot, B., Aurenty, R., Amblard, B., 1998. Organization of lateral balance control in toddlers during the first year of independent walking. *J. Mot. Behav.* 30, 114–129. doi:10.1080/00222899809601329
- Aszländer, L., Peterka, R.J., 2014. Sensory reweighting dynamics in human postural control. *J. Neurophysiol.* 111, 1852–1864. doi:10.1152/jn.00669.2013
- Bahrack, L.E., Watson, J.S., 1985. Detection of intermodal proprioceptive–visual contingency as a potential basis of self-perception in infancy. *Dev. Psychol.* 21, 963–973. doi:10.1037/0012-1649.21.6.963
- Bair, W.-N., Kiemel, T., Jeka, J.J., Clark, J.E., 2007. Development of multisensory reweighting for posture control in children. *Exp. Brain Res.* 183, 435–446. doi:10.1007/s00221-007-1057-2

- Ball, T., Schreiber, A., Feige, B., Wagner, M., Lücking, C.H., Kristeva-Feige, R., 1999. The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *NeuroImage* 10, 682–694. doi:10.1006/nimg.1999.0507
- Barba, C., Frot, M., Mauguière, F., 2002. Early secondary somatosensory area (SII) SEPs. Data from intracerebral recordings in humans. *Clin. Neurophysiol.* 113, 1778–1786. doi:10.1016/S1388-2457(02)00261-4
- Bard, C., Paillard, J., Lajoie, Y., Fleury, M., Teasdale, N., Forget, R., Lamarre, Y., 1992. Role of afferent information in the timing of motor commands: A comparative study with a deafferented patient. *Neuropsychologia* 30, 201–206. doi:10.1016/0028-3932(92)90028-K
- Barnea-Goraly, N., Menon, V., Eckert, M., Tamm, L., Bammer, R., Karchemskiy, A., Dant, C.C., Reiss, A.L., 2005. White matter development during childhood and adolescence: a cross-sectional diffusion tensor imaging study. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 15, 1848–1854. doi:10.1093/cercor/bhi062
- Bendlin, B.B., Fitzgerald, M.E., Ries, M.L., Xu, G., Kastman, E.K., Thiel, B.W., Rowley, H.A., Lazar, M., Alexander, A.L., Johnson, S.C., 2010. White matter in aging and cognition: a cross-sectional study of microstructure in adults aged eighteen to eighty-three. *Dev. Neuropsychol.* 35, 257–277. doi:10.1080/87565641003696775
- Benes, F.M., Turtle, M., Khan, Y., Farol, P., 1994. Myelination of a key relay zone in the hippocampal formation occurs in the human brain during childhood, adolescence, and adulthood. *Arch. Gen. Psychiatry* 51, 477–484.
- Berlucchi, G., Aglioti, S., 1997. The body in the brain: neural bases of corporeal awareness. *Trends Neurosci.* 20, 560–564.
- Berlucchi, G., Aglioti, S.M., 2010. The body in the brain revisited. *Exp. Brain Res.* 200, 25–35. doi:10.1007/s00221-009-1970-7
- Bertenthal, B.I., 1996. Origins and early development of perception, action, and representation. *Annu. Rev. Psychol.* 47, 431–459. doi:10.1146/annurev.psych.47.1.431
- Bieńkiewicz, M.M.N., Brandi, M.-L., Goldenberg, G., Hughes, C.M.L., Hermsdörfer, J., 2014. The tool in the brain: apraxia in ADL. Behavioral and neurological correlates of apraxia in daily living. *Front. Psychol.* 5, 353. doi:10.3389/fpsyg.2014.00353
- Blakemore, S.-J., Burnett, S., Dahl, R.E., 2010. The role of puberty in the developing adolescent brain. *Hum. Brain Mapp.* 31, 926–933. doi:10.1002/hbm.21052
- Blakemore, S.-J., Choudhury, S., 2006. Development of the adolescent brain: implications for executive function and social cognition. *J. Child Psychol. Psychiatry* 47, 296–312. doi:10.1111/j.1469-7610.2006.01611.x
- Blakemore, S.J., Decety, J., 2001. From the perception of action to the understanding of intention. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 561–567. doi:10.1038/35086023
- Blakemore, S.J., Frith, C.D., Wolpert, D.M., 2001. The cerebellum is involved in predicting the sensory consequences of action. *Neuroreport* 12, 1879–1884.
- Blakemore, S.-J., Sirigu, A., 2003. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp. Brain Res.* 153, 239–245. doi:10.1007/s00221-003-1597-z

- Blouin, J., Bard, C., Teasdale, N., Paillard, J., Fleury, M., Forget, R., Lamarre, Y., 1993. Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp. Brain Res.* 93, 324–331.
- Booth, J.R., Burman, D.D., Meyer, J.R., Trommer, B.L., Davenport, N.D., Parrish, T.B., Gitelman, D.R., Mesulam, M.M., 2004. Brain-behavior correlation in children depends on the neurocognitive network. *Hum. Brain Mapp.* 23, 99–108. doi:10.1002/hbm.20051
- Botvinick, M., Cohen, J., 1998. Rubber hands “feel” touch that eyes see. *Nature* 391, 756–756. doi:10.1038/35784
- Brass, Marcel, Bekkering, H., Prinz, W., 2001. Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychol. (Amst.)*, Looking for stages 106, 3–22. doi:10.1016/S0001-6918(00)00024-X
- Brass, M., Zysset, S., von Cramon, D.Y., 2001. The inhibition of imitative response tendencies. *NeuroImage* 14, 1416–1423. doi:10.1006/nimg.2001.0944
- Brochier, T., Boudreau, M.J., Paré, M., Smith, A.M., 1999. The effects of muscimol inactivation of small regions of motor and somatosensory cortex on independent finger movements and force control in the precision grip. *Exp. Brain Res.* 128, 31–40.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.-J., 2001a. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci.* 13, 400–404. doi:10.1111/j.1460-9568.2001.01385.x
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.-J., 2001b. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci.* 13, 400–404. doi:10.1111/j.1460-9568.2001.01385.x
- Buccino, G., Binkofski, F., Riggio, L., 2004a. The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang., Language and MotorIntegration* 89, 370–376. doi:10.1016/S0093-934X(03)00356-0
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A., Rizzolatti, G., 2004b. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an FMRI study. *J. Cogn. Neurosci.* 16, 114–126. doi:10.1162/089892904322755601
- Buneo, C.A., Andersen, R.A., 2006. The posterior parietal cortex: Sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia, Visuomotor Functions of the Posterior Parietal Cortex* 44, 2594–2606. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.011
- Bunge, S.A., Wright, S.B., 2007. Neurodevelopmental changes in working memory and cognitive control. *Curr. Opin. Neurobiol., Cognitive neuroscience* 17, 243–250. doi:10.1016/j.conb.2007.02.005
- Buxbaum, L.J., Coslett, H.B., 2001. Specialised structural descriptions for human body parts: Evidence from autotopagnosia. *Cogn. Neuropsychol.* 18, 289–306. doi:10.1080/02643290126172
- Caeyenberghs, K., Wilson, P.H., van Roon, D., Swinnen, S.P., Smits-Engelsman, B.C.M., 2009. Increasing convergence between imagined and executed movement across development: evidence for the emergence of movement representations. *Dev. Sci.* 12, 474–483. doi:10.1111/j.1467-7687.2008.00803.x

- Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Thier, P., Casile, A., 2009. Mirror Neurons Differentially Encode the Peripersonal and Extrapersonal Space of Monkeys. *Science* 324, 403–406. doi:10.1126/science.1166818
- Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P., 2006. Seeing or Doing? Influence of Visual and Motor Familiarity in Action Observation. *Curr. Biol.* 16, 1905–1910. doi:10.1016/j.cub.2006.07.065
- Campos, J.J., Bertenthal, B.I., Kermoian, R., 1992. Early Experience and Emotional Development: The Emergence of Wariness of Heights. *Psychol. Sci.* 3, 61–64. doi:10.1111/j.1467-9280.1992.tb00259.x
- Cardinali, L., Jacobs, S., Brozzoli, C., Frassinetti, F., Roy, A.C., Farnè, A., 2012. Grab an object with a tool and change your body: tool-use-dependent changes of body representation for action. *Exp. Brain Res.* 218, 259–271. doi:10.1007/s00221-012-3028-5
- Carruthers, G., 2008. Types of body representation and the sense of embodiment. *Conscious. Cogn.* 17, 1302–1316. doi:10.1016/j.concog.2008.02.001
- Casey, B.J., Cohen, J.D., Jezzard, P., Turner, R., Noll, D.C., Trainor, R.J., Giedd, J., Kaysen, D., Hertz-Pannier, L., Rapoport, J.L., 1995. Activation of prefrontal cortex in children during a nonspatial working memory task with functional MRI. *NeuroImage* 2, 221–229. doi:10.1006/nimg.1995.1029
- Casey, B.J., Jones, R.M., Hare, T.A., 2008. The Adolescent Brain. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1124, 111–126. doi:10.1196/annals.1440.010
- Casey, B.J., Tottenham, N., Liston, C., Durston, S., 2005. Imaging the developing brain: what have we learned about cognitive development? *Trends Cogn. Sci.* 9, 104–110. doi:10.1016/j.tics.2005.01.011
- Casile, A., Giese, M.A., 2006. Nonvisual Motor Training Influences Biological Motion Perception. *Curr. Biol.* 16, 69–74. doi:10.1016/j.cub.2005.10.071
- Catmur, C., 2013. Sensorimotor learning and the ontogeny of the mirror neuron system. *Neurosci. Lett.* 540, 21–27. doi:10.1016/j.neulet.2012.10.001
- Catmur, C., Walsh, V., Heyes, C., 2007. Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Curr. Biol. CB* 17, 1527–1531. doi:10.1016/j.cub.2007.08.006
- Caviness, V.S., Kennedy, D.N., Richelme, C., Rademacher, J., Filipek, P.A., 1996. The human brain age 7–11 years: a volumetric analysis based on magnetic resonance images. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 6, 726–736.
- Choudhury, S., Charman, T., Bird, V., Blakemore, S.-J., 2007a. Adolescent development of motor imagery in a visually guided pointing task. *Conscious. Cogn.* 16, 886–896. doi:10.1016/j.concog.2006.11.001
- Choudhury, S., Charman, T., Bird, V., Blakemore, S.-J., 2007b. Development of action representation during adolescence. *Neuropsychologia* 45, 255–262. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.07.010
- Cignetti, Fabien, Caudron, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2013. Body Schema Disturbance in Adolescence: From Proprioceptive Integration to the Perception of Human Movement. *J. Mot. Learn. Dev.* 1, 49–58. doi:10.1123/jmld.1.3.49
- Cignetti, F., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2013. Updating process of internal models of action as assessed from motor and postural strategies in children. *Neuroscience* 233, 127–138. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.12.040

- Cignetti, F., Fontan, A., Menant, J., Nazarian, B., Anton, J.-L., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2017. Protracted Development of the Proprioceptive Brain Network During and Beyond Adolescence. *Cereb. Cortex* 27, 1285–1296. doi:10.1093/cercor/bhv323
- Cignetti, F., Vaugoyeau, M., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Assaiante, C., 2014. Boosted activation of right inferior frontoparietal network: A basis for illusory movement awareness. *Hum. Brain Mapp.* 35, 5166–5178. doi:10.1002/hbm.22541
- Cole, M.W., Bassett, D.S., Power, J.D., Braver, T.S., Petersen, S.E., 2014. Intrinsic and Task-Evoked Network Architectures of the Human Brain. *Neuron* 83, 238–251. doi:10.1016/j.neuron.2014.05.014
- Collins, D.F., Prochazka, A., 1996. Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *J. Physiol.* 496 (Pt 3), 857–871.
- Contreras-Vidal, J.L., 2006. Development of forward models for hand localization and movement control in 6- to 10-year-old children. *Hum. Mov. Sci., Advances in Graphonomics: Studies on Fine Motor Control, Its Development and Disorders* 25, 634–645. doi:10.1016/j.humov.2006.07.006
- Contreras-Vidal, J.L., Bo, J., Boudreau, J.P., Clark, J.E., 2005. Development of visuomotor representations for hand movement in young children. *Exp. Brain Res.* 162, 155–164. doi:10.1007/s00221-004-2123-7
- Cooper, L.A., Shepard, R.N., 1975. Mental transformations in the identification of left and right hands. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 104, 48–56.
- Cowie, D., Makin, T.R., Bremner, A.J., 2013. Children’s Responses to the Rubber-Hand Illusion Reveal Dissociable Pathways in Body Representation. *Psychol. Sci.* 24, 762–769. doi:10.1177/0956797612462902
- Cowie, D., Sterling, S., Bremner, A.J., 2016. The development of multisensory body representation and awareness continues to 10 years of age: Evidence from the rubber hand illusion. *J. Exp. Child Psychol.* 142, 230–238. doi:10.1016/j.jecp.2015.10.003
- Craighero, L., Bello, A., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 2002. Hand action preparation influences the responses to hand pictures. *Neuropsychologia* 40, 492–502. doi:10.1016/S0028-3932(01)00134-8
- Damasio, A.R., 1996. The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 351, 1413–1420. doi:10.1098/rstb.1996.0125
- Daprati, E., Sirigu, A., Nico, D., 2010. Body and movement: Consciousness in the parietal lobes. *Neuropsychologia, The Sense of Body* 48, 756–762. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.008
- Darling, W.G., 1991. Perception of forearm angles in 3-dimensional space. *Exp. Brain Res.* 87, 445–456. doi:10.1007/BF00231862
- de Klerk, C.C.J.M., Johnson, M.H., Heyes, C.M., Southgate, V., 2015. Baby steps: investigating the development of perceptual–motor couplings in infancy. *Dev. Sci.* 18, 270–280. doi:10.1111/desc.12226
- De Renzi, E., Faglioni, P., Scotti, G., 1970. Hemispheric Contribution to Exploration of Space Through the Visual and Tactile Modality. *Cortex* 6, 191–203. doi:10.1016/S0010-9452(70)80027-2
- de Schotten, M.T., Dell’Acqua, F., Forkel, S.J., Simmons, A., Vergani, F., Murphy, D.G.M., Catani, M., 2011. A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat. Neurosci.* 14, 1245–1246. doi:10.1038/nn.2905

- Decety, J., Grèzes, J., 2006. The power of simulation: Imagining one's own and other's behavior. *Brain Res., Multiple Perspectives on the Psychological and Neural Bases of Understanding Other People's Behavior* 1079, 4–14. doi:10.1016/j.brainres.2005.12.115
- Decety, J., Grèzes, J., 1999. Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends Cogn. Sci.* 3, 172–178. doi:10.1016/S1364-6613(99)01312-1
- Decety, J., Grèzes, J., Costes, N., Perani, D., Jeannerod, M., Procyk, E., Grassi, F., Fazio, F., 1997. Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain J. Neurol.* 120 (Pt 10), 1763–1777.
- Decety, J., Ingvar, D.H., 1990. Brain structures participating in mental simulation of motor behavior: A neuropsychological interpretation. *Acta Psychol. (Amst.)* 73, 13–34. doi:10.1016/0001-6918(90)90056-L
- Decety, J., Jeannerod, M., Prablanc, C., 1989. The timing of mentally represented actions. *Behav. Brain Res.* 34, 35–42.
- Decety, J., Michel, F., 1989. Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain Cogn.* 11, 87–97.
- Decety, J., Sommerville, J.A., 2003. Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view. *Trends Cogn. Sci.* 7, 527–533.
- Deiber, M.-P., Honda, M., Ibañez, V., Sadato, N., Hallett, M., 1999. Mesial Motor Areas in Self-Initiated Versus Externally Triggered Movements Examined With fMRI: Effect of Movement Type and Rate. *J. Neurophysiol.* 81, 3065–3077.
- Dekaban, A.S., 1978. Changes in brain weights during the span of human life: relation of brain weights to body heights and body weights. *Ann. Neurol.* 4, 345–356. doi:10.1002/ana.410040410
- Del Gratta, C., Della Penna, S., Ferretti, A., Franciotti, R., Pizzella, V., Tartaro, A., Torquati, K., Bonomo, L., Romani, G.L., Rossini, P.M., 2002. Topographic Organization of the Human Primary and Secondary Somatosensory Cortices: Comparison of fMRI and MEG Findings. *NeuroImage* 17, 1373–1383. doi:10.1006/nimg.2002.1253
- DeLong, M.R., 1990. Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. *Trends Neurosci.* 13, 281–285.
- Desmurget, M., Grafton, S., 2000. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn. Sci.* 4, 423–431. doi:10.1016/S1364-6613(00)01537-0
- Desmurget, M., Reilly, K.T., Richard, N., Szathmari, A., Mottolese, C., Sirigu, A., 2009. Movement Intention After Parietal Cortex Stimulation in Humans. *Science* 324, 811–813. doi:10.1126/science.1169896
- Desmurget, M., Sirigu, A., 2009. A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends Cogn. Sci.* 13, 411–419. doi:10.1016/j.tics.2009.08.001
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp. Brain Res.* 91, 176–180.
- Diamond, A., 2000. Close interrelation of motor development and cognitive development and of the cerebellum and prefrontal cortex. *Child Dev.* 71, 44–56.

- Dijkerman, H.C., de Haan, E.H.F., 2007. Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav. Brain Sci.* 30, 189–201; discussion 201–239. doi:10.1017/S0140525X07001392
- Doria, V., Beckmann, C.F., Arichi, T., Merchant, N., Groppo, M., Turkheimer, F.E., Counsell, S.J., Murgasova, M., Aljabar, P., Nunes, R.G., Larkman, D.J., Rees, G., Edwards, A.D., 2010. Emergence of resting state networks in the preterm human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 20015–20020. doi:10.1073/pnas.1007921107
- Dosenbach, N.U.F., Nardos, B., Cohen, A.L., Fair, D.A., Power, J.D., Church, J.A., Nelson, S.M., Wig, G.S., Vogel, A.C., Lessov-Schlaggar, C.N., Barnes, K.A., Dubis, J.W., Feczko, E., Coalson, R.S., Pruett, J.R., Barch, D.M., Petersen, S.E., Schlaggar, B.L., 2010. Prediction of individual brain maturity using fMRI. *Science* 329, 1358–1361. doi:10.1126/science.1194144
- Downing, P.E., Jiang, Y., Shuman, M., Kanwisher, N., 2001. A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science* 293, 2470–2473. doi:10.1126/science.1063414
- Droit-Volet, S., Provasi, J., Delgado, M., Clément, A., 2005. Le développement des capacités de jugement des durées chez l'enfant. *Psychol. Fr.* 50, 145–166. doi:10.1016/j.psfr.2004.10.007
- Durston, S., Casey, B.J., 2006. What have we learned about cognitive development from neuroimaging? *Neuropsychologia* 44, 2149–2157. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.010
- Ehrsson, H.H., Holmes, N.P., Passingham, R.E., 2005. Touching a rubber hand: feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 25, 10564–10573. doi:10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005
- Ehrsson, H.H., Spence, C., Passingham, R.E., 2004. That's My Hand! Activity in Premotor Cortex Reflects Feeling of Ownership of a Limb. *Science* 305, 875–877. doi:10.1126/science.1097011
- Elangovan, N., Herrmann, A., Konczak, J., 2014. Assessing Proprioceptive Function: Evaluating Joint Position Matching Methods Against Psychophysical Thresholds. *Phys. Ther.* 94, 553–561.
- Eluvathingal, T.J., Hasan, K.M., Kramer, L., Fletcher, J.M., Ewing-Cobbs, L., 2007. Quantitative Diffusion Tensor Tractography of Association and Projection Fibers in Normally Developing Children and Adolescents. *Cereb. Cortex N. Y. N 1991* 17, 2760–2768. doi:10.1093/cercor/bhm003
- Ernst, M.O., Banks, M.S., 2002. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415, 429–433. doi:10.1038/415429a
- Ernst, M.O., Bühlhoff, H.H., 2004. Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn. Sci.* 8, 162–169. doi:10.1016/j.tics.2004.02.002
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J. Neurophysiol.* 73, 2608–2611.
- Fair, D.A., Cohen, A.L., Power, J.D., Dosenbach, N.U.F., Church, J.A., Miezin, F.M., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2009. Functional Brain Networks Develop from a “Local to Distributed” Organization. *PLOS Comput. Biol.* 5, e1000381. doi:10.1371/journal.pcbi.1000381
- Fair, D.A., Dosenbach, N.U.F., Church, J.A., Cohen, A.L., Brahmbhatt, S., Miezin, F.M., Barch, D.M., Raichle, M.E., Petersen, S.E., Schlaggar, B.L., 2007. Development of distinct control networks through segregation and integration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 13507–13512. doi:10.1073/pnas.0705843104
- Falck-Ytter, T., Gredebäck, G., von Hofsten, C., 2006. Infants predict other people's action goals. *Nat. Neurosci.* 9, 878–879. doi:10.1038/nn1729

- Fan, Y., Shi, F., Smith, J.K., Lin, W., Gilmore, J.H., Shen, D., 2011. Brain Anatomical Networks in Early Human Brain Development. *NeuroImage* 54, 1862–1871. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.07.025
- Flament, D., Ellermann, J.M., Kim, S.-G., Uğurbil, K., Ebner, T.J., 1996. Functional magnetic resonance imaging of cerebellar activation during the learning of a visuomotor dissociation task. *Hum. Brain Mapp.* 4, 210–226. doi:10.1002/hbm.460040302
- Fontan, A., Cignetti, F., Nazarian, B., Anton, J.-L., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2017. How does the body representation system develop in the human brain? *Dev. Cogn. Neurosci.* 24, 118–128. doi:10.1016/j.dcn.2017.02.010
- Foudriat, B.A., Di Fabio, R.P., Anderson, J.H., 1993. Sensory organization of balance responses in children 3-6 years of age: a normative study with diagnostic implications. *Int. J. Pediatr. Otorhinolaryngol.* 27, 255–271.
- Fox, R., McDaniel, C., 1982. The perception of biological motion by human infants. *Science* 218, 486–487. doi:10.1126/science.7123249
- Freire, A., Lewis, T.L., Maurer, D., Blake, R., 2006. The development of sensitivity to biological motion in noise. *Perception* 35, 647–657. doi:10.1068/p5403
- Frick, A., Möhring, W., Newcombe, N.S., 2014. Development of mental transformation abilities. *Trends Cogn. Sci.* 18, 536–542. doi:10.1016/j.tics.2014.05.011
- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K.J., Williamson, P., Spencer, S.S., Spencer, D.D., 1991. Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 11, 3656–3666.
- Friston, K., 2011. What Is Optimal about Motor Control? *Neuron* 72, 488–498. doi:10.1016/j.neuron.2011.10.018
- Funk, M., Brugger, P., Wilkening, F., 2005. Motor processes in children's imagery: the case of mental rotation of hands. *Dev. Sci.* 8, 402–408. doi:10.1111/j.1467-7687.2005.00428.x
- Galea, J.M., Vazquez, A., Pasricha, N., Orban de Xivry, J.-J., Celnik, P., 2011. Dissociating the Roles of the Cerebellum and Motor Cortex during Adaptive Learning: The Motor Cortex Retains What the Cerebellum Learns. *Cereb. Cortex* 21, 1761–1770. doi:10.1093/cercor/bhq246
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G., 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain J. Neurol.* 119 (Pt 2), 593–609.
- Gallese, V., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2004. A unifying view of the basis of social cognition. *Trends Cogn. Sci.* 8, 396–403. doi:10.1016/j.tics.2004.07.002
- Gao, W., Alcauter, S., Smith, J.K., Gilmore, J.H., Lin, W., 2015. Development of human brain cortical network architecture during infancy. *Brain Struct. Funct.* 220, 1173–1186. doi:10.1007/s00429-014-0710-3
- Gazzaley, A., D'Esposito, M., 2007. Top-Down Modulation and Normal Aging. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1097, 67–83. doi:10.1196/annals.1379.010
- Gazzaley, A., Rissman, J., Cooney, J., Rutman, A., Seibert, T., Clapp, W., D'Esposito, M., 2007. Functional interactions between prefrontal and visual association cortex contribute to top-down modulation of visual processing. *Cereb. Cortex N. Y. N* 17 Suppl 1, i125-135. doi:10.1093/cercor/bhm113

- Ghez, C., Sainburg, R., 1995. Proprioceptive control of interjoint coordination. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 73, 273–284.
- Gibson, E.J., 1988. Exploratory Behavior in the Development of Perceiving, Acting, and the Acquiring of Knowledge. *Annu. Rev. Psychol.* 39, 1–42. doi:10.1146/annurev.ps.39.020188.000245
- Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N.O., Castellanos, F.X., Liu, H., Zijdenbos, A., Paus, T., Evans, A.C., Rapoport, J.L., 1999. Brain development during childhood and adolescence: a longitudinal MRI study. *Nat. Neurosci.* 2, 861–863. doi:10.1038/13158
- Giedd, J.N., Rapoport, J.L., 2010. Structural MRI of Pediatric Brain Development: What Have We Learned and Where Are We Going? *Neuron* 67, 728–734. doi:10.1016/j.neuron.2010.08.040
- Giedd, J.N., Snell, J.W., Lange, N., Rajapakse, J.C., Casey, B.J., Kozuch, P.L., Vaituzis, A.C., Vauss, Y.C., Hamburger, S.D., Kaysen, D., Rapoport, J.L., 1996a. Quantitative magnetic resonance imaging of human brain development: ages 4–18. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 6, 551–560.
- Giedd, J.N., Vaituzis, A.C., Hamburger, S.D., Lange, N., Rajapakse, J.C., Kaysen, D., Vauss, Y.C., Rapoport, J.L., 1996b. Quantitative MRI of the temporal lobe, amygdala, and hippocampus in normal human development: ages 4–18 years. *J. Comp. Neurol.* 366, 223–230. doi:10.1002/(SICI)1096-9861(19960304)366:2<223::AID-CNE3>3.0.CO;2-7
- Goble, D.J., 2010. Proprioceptive Acuity Assessment Via Joint Position Matching: From Basic Science to General Practice. *Phys. Ther.* 90, 1176–1184. doi:10.2522/ptj.20090399
- Goble, D.J., Coxon, J.P., Van Impe, A., Geurts, M., Dumas, M., Wenderoth, N., Swinnen, S.P., 2011. Brain activity during ankle proprioceptive stimulation predicts balance performance in young and older adults. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 31, 16344–16352. doi:10.1523/JNEUROSCI.4159-11.2011
- Goble, D.J., Lewis, C.A., Hurvitz, E.A., Brown, S.H., 2005. Development of upper limb proprioceptive accuracy in children and adolescents. *Hum. Mov. Sci.* 24, 155–170. doi:10.1016/j.humov.2005.05.004
- Godoi, D., Barela, J.A., 2008. Body sway and sensory motor coupling adaptation in children: effects of distance manipulation. *Dev. Psychobiol.* 50, 77–87. doi:10.1002/dev.20272
- Gogtay, N., Giedd, J.N., Lusk, L., Hayashi, K.M., Greenstein, D., Vaituzis, A.C., Nugent, T.F., Herman, D.H., Clasen, L.S., Toga, A.W., Rapoport, J.L., Thompson, P.M., 2004. Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 8174–8179. doi:10.1073/pnas.0402680101
- Gold, J.I., Shadlen, M.N., 2007. The neural basis of decision making. *Annu. Rev. Neurosci.* 30, 535–574. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038
- Goldenberg, G., 2009. Apraxia and the parietal lobes. *Neuropsychologia, Perception and Action* 47, 1449–1459. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.014
- Good, C.D., Johnsrude, I.S., Ashburner, J., Henson, R.N., Friston, K.J., Frackowiak, R.S., 2001. A voxel-based morphometric study of ageing in 465 normal adult human brains. *NeuroImage* 14, 21–36. doi:10.1006/nimg.2001.0786
- Goodale, M.A., Milner, A.D., 1992. Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* 15, 20–25. doi:10.1016/0166-2236(92)90344-8

- Gori, M., Del Viva, M., Sandini, G., Burr, D.C., 2008. Young children do not integrate visual and haptic form information. *Curr. Biol. CB* 18, 694–698. doi:10.1016/j.cub.2008.04.036
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 1996. Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp. Brain Res.* 112, 103–111.
- Graziano, M.S.A., Cooke, D.F., Taylor, C.S.R., 2000. Coding the Location of the Arm by Sight. *Science* 290, 1782–1786. doi:10.1126/science.290.5497.1782
- Greicius, M.D., Supekar, K., Menon, V., Dougherty, R.F., 2009. Resting-State Functional Connectivity Reflects Structural Connectivity in the Default Mode Network. *Cereb. Cortex* 19, 72–78. doi:10.1093/cercor/bhn059
- Grèzes, J., Armony, J.L., Rowe, J., Passingham, R.E., 2003. Activations related to “mirror” and “canonical” neurones in the human brain: an fMRI study. *NeuroImage* 18, 928–937.
- Groenewegen, H.J., 2003. The Basal Ganglia and Motor Control. *Neural Plast.* 10, 107–120. doi:10.1155/NP.2003.107
- Grosbras, M.-H., Beaton, S., Eickhoff, S.B., 2012. Brain regions involved in human movement perception: a quantitative voxel-based meta-analysis. *Hum. Brain Mapp.* 33, 431–454. doi:10.1002/hbm.21222
- Grossman, E., Donnelly, M., Price, R., Pickens, D., Morgan, V., Neighbor, G., Blake, R., 2000. Brain Areas Involved in Perception of Biological Motion. *J. Cogn. Neurosci.* 12, 711–720. doi:10.1162/089892900562417
- Hagmann, P., Sporns, O., Madan, N., Cammoun, L., Pienaar, R., Wedeen, V.J., Meuli, R., Thiran, J.-P., Grant, P.E., 2010. White matter maturation reshapes structural connectivity in the late developing human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 19067–19072. doi:10.1073/pnas.1009073107
- Hamilton, A., Wolpert, D., Frith, U., 2004. Your own action influences how you perceive another person’s action. *Curr. Biol. CB* 14, 493–498. doi:10.1016/j.cub.2004.03.007
- Hampson, M., Driesen, N.R., Skudlarski, P., Gore, J.C., Constable, R.T., 2006. Brain connectivity related to working memory performance. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 26, 13338–13343. doi:10.1523/JNEUROSCI.3408-06.2006
- Hanna-Pladdy, B., Heilman, K.M., Foundas, A.L., 2001. Cortical and subcortical contributions to ideomotor apraxia: analysis of task demands and error types. *Brain J. Neurol.* 124, 2513–2527.
- Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S., Rizzolatti, G., 1998. Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 15061–15065.
- Hari, R., Karhu, J., Hämäläinen, M., Knuutila, J., Salonen, O., Sams, M., Vilkmann, V., 1993. Functional Organization of the Human First and Second Somatosensory Cortices: a Neuromagnetic Study. *Eur. J. Neurosci.* 5, 724–734. doi:10.1111/j.1460-9568.1993.tb00536.x
- Heron-Delaney, M., Wirth, S., Pascalis, O., 2011. Infants’ knowledge of their own species. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 366, 1753–1763.
- Herron, J.E., Henson, R.N.A., Rugg, M.D., 2004. Probability effects on the neural correlates of retrieval success: an fMRI study. *NeuroImage* 21, 302–310. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.09.039

- Herzfeld, D.J., Shadmehr, R., 2014. Cerebellum estimates the sensory state of the body. *Trends Cogn. Sci.* 18, 66–67. doi:10.1016/j.tics.2013.10.015
- Heyes, C., 2010. Where do mirror neurons come from? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 575–583. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.11.007
- Heyes, C., 2001. Causes and consequences of imitation. *Trends Cogn. Sci.* 5, 253–261.
- Hiraba, H., Yamaguchi, Y., Satoh, H., Ishibashi, Y., Iwamura, Y., 2000. Deficits of masticatory movements caused by lesions in the orofacial somatosensory cortex of the awake cat. *Somatosens. Mot. Res.* 17, 361–372.
- Hirai, M., Hiraki, K., 2005. An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cogn. Brain Res.* 22, 301–304. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.08.008
- Holland, S.K., Plante, E., Weber Byars, A., Strawsburg, R.H., Schmithorst, V.J., Ball, W.S., 2001. Normal fMRI brain activation patterns in children performing a verb generation task. *NeuroImage* 14, 837–843. doi:10.1006/nimg.2001.0875
- Holst-Wolf, J.M., Yeh, I.-L., Konczak, J., 2016. Development of Proprioceptive Acuity in Typically Developing Children: Normative Data on Forearm Position Sense. *Front. Hum. Neurosci.* 10. doi:10.3389/fnhum.2016.00436
- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., Prinz, W., 2001. The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behav. Brain Sci.* 24, 849–878; discussion 878–937.
- Huttenlocher, P.R., 1979. Synaptic density in human frontal cortex - developmental changes and effects of aging. *Brain Res.* 163, 195–205.
- Huttenlocher, P.R., de Courten, C., 1987. The development of synapses in striate cortex of man. *Hum. Neurobiol.* 6, 1–9.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 2005. Grasping the Intentions of Others with One's Own Mirror Neuron System. *PLOS Biol.* 3, e79. doi:10.1371/journal.pbio.0030079
- Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 1999. Cortical Mechanisms of Human Imitation. *Science* 286, 2526–2528. doi:10.1126/science.286.5449.2526
- Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Pütz, B., Yoshioka, T., Kawato, M., 2000. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* 403, 192–195. doi:10.1038/35003194
- Inglis, J.T., Frank, J.S., Inglis, B., 1991. The effect of muscle vibration on human position sense during movements controlled by lengthening muscle contraction. *Exp. Brain Res.* 84, 631–634. doi:10.1007/BF00230975
- Jacob, P., 2007. Neurones miroir, résonance et cognition sociale. *Psychol. Fr., Contributions de l'épistémologie, de la philosophie des sciences et de la psychologie aux sciences cognitives* 52, 299–314. doi:10.1016/j.psfr.2007.05.003
- Jeannerod, M., 2001. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 14, S103–109. doi:10.1006/nimg.2001.0832
- Jeannerod, M., 1995. Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia* 33, 1419–1432.

- Jeannerod, M., 1994. The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav. Brain Sci.* 17, 187–202. doi:10.1017/S0140525X00034026
- Jenkins, I.H., Jahanshahi, M., Jueptner, M., Passingham, R.E., Brooks, D.J., 2000. Self-initiated versus externally triggered movementsII. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. *Brain* 123, 1216–1228. doi:10.1093/brain/123.6.1216
- Jernigan, T.L., Trauner, D.A., Hesselink, J.R., Tallal, P.A., 1991. MATURATION OF HUMAN CEREBRUM OBSERVED IN VIVO DURING ADOLESCENCE. *Brain* 114, 2037–2049. doi:10.1093/brain/114.5.2037
- Johansson, G., 1973. Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept. Psychophys.* 14, 201–211. doi:10.3758/BF03212378
- Johnson, M.H., Munakata, Y., 2005. Processes of change in brain and cognitive development. *Trends Cogn. Sci., Special issue: Developmental cognitive neuroscience* 9, 152–158. doi:10.1016/j.tics.2005.01.009
- Johnson, S.H., 2000. Thinking ahead: the case for motor imagery in prospective judgements of prehension. *Cognition* 74, 33–70. doi:10.1016/S0010-0277(99)00063-3
- Jolles, D.D., Buchem, V., A, M., Crone, E.A., Rombouts, S.A.R.B., 2011. A Comprehensive Study of Whole-Brain Functional Connectivity in Children and Young Adults. *Cereb. Cortex* 21, 385–391. doi:10.1093/cercor/bhq104
- Jouen, F., Lepecq, J.-C., Gapenne, O., Bertenthal, B.I., 2000. Optic flow sensitivity in neonates. *Infant Behav. Dev.* 23, 271–284. doi:10.1016/S0163-6383(01)00044-3
- Kagerer, F.A., Clark, J.E., 2014. Development of interactions between sensorimotor representations in school-aged children. *Hum. Mov. Sci.* 34, 164–177. doi:10.1016/j.humov.2014.02.001
- Kammers, M.P.M., de Vignemont, F., Verhagen, L., Dijkerman, H.C., 2009. The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia* 47, 204–211. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.028
- Kammers, M.P.M., van der Ham, I.J.M., Dijkerman, H.C., 2006. Dissociating body representations in healthy individuals: differential effects of a kinaesthetic illusion on perception and action. *Neuropsychologia* 44, 2430–2436. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.009
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T.M., Siegelbaum, S.A., Hudspeth, A.J. (Eds.), 2012. *The Organization of Cognition*, in: *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill Education, New York, NY.
- Karni, A., Meyer, G., Jezard, P., Adams, M.M., Turner, R., Ungerleider, L.G., 1995. Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature* 377, 155–158. doi:10.1038/377155a0
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezard, P., Adams, M.M., Turner, R., Ungerleider, L.G., 1998. The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95, 861–868.
- Kayser, C., Shams, L., 2015. Multisensory Causal Inference in the Brain. *PLOS Biol.* 13, e1002075. doi:10.1371/journal.pbio.1002075
- Kelly, A.M.C., Di Martino, A., Uddin, L.Q., Shehzad, Z., Gee, D.G., Reiss, P.T., Margulies, D.S., Castellanos, F.X., Milham, M.P., 2009. Development of Anterior Cingulate Functional Connectivity from Late Childhood to Early Adulthood. *Cereb. Cortex* 19, 640–657. doi:10.1093/cercor/bhn117

- Kelly, A.M.C., Uddin, L.Q., Biswal, B.B., Castellanos, F.X., Milham, M.P., 2008. Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage* 39, 527–537. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.08.008
- Keysers, C., Gazzola, V., 2006. Towards a unifying neural theory of social cognition. *Prog. Brain Res.* 156, 379–401. doi:10.1016/S0079-6123(06)56021-2
- King, A.J., 2005. Multisensory integration: strategies for synchronization. *Curr. Biol. CB* 15, R339–341. doi:10.1016/j.cub.2005.04.022
- King, B.R., Pangelinan, M.M., Kagerer, F.A., Clark, J.E., 2010. Improvements in proprioceptive functioning influence multisensory-motor integration in 7- to 13-year-old children. *Neurosci. Lett.* 483, 36–40. doi:10.1016/j.neulet.2010.07.056
- Klaver, P., Marcar, V., Martin, E., 2011. Neurodevelopment of the visual system in typically developing children. *Prog. Brain Res.* 189, 113–136. doi:10.1016/B978-0-444-53884-0.00021-X
- Klemen, J., Chambers, C.D., 2012. Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 36, 111–133. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.04.015
- Klingberg, T., Forssberg, H., Westerberg, H., 2002. Increased brain activity in frontal and parietal cortex underlies the development of visuospatial working memory capacity during childhood. *J. Cogn. Neurosci.* 14, 1–10. doi:10.1162/089892902317205276
- Klingberg, T., Vaidya, C.J., Gabrieli, J.D., Moseley, M.E., Hedehus, M., 1999. Myelination and organization of the frontal white matter in children: a diffusion tensor MRI study. *Neuroreport* 10, 2817–2821.
- Knoblich, G., Flach, R., 2001. Predicting the Effects of Actions: Interactions of Perception and Action. *Psychol. Sci.* 12, 467–472. doi:10.1111/1467-9280.00387
- Krakauer, J.W., Ghilardi, M.F., Ghez, C., 1999. Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nat. Neurosci.* 2, 1026–1031. doi:10.1038/14826
- Lackner, J.R., 1988. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain J. Neurol.* 111 (Pt 2), 281–297.
- Lau, H.C., Rogers, R.D., Haggard, P., Passingham, R.E., 2004. Attention to intention. *Science* 303, 1208–1210. doi:10.1126/science.1090973
- Lebel, C., Beaulieu, C., 2011. Longitudinal development of human brain wiring continues from childhood into adulthood. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 31, 10937–10947. doi:10.1523/JNEUROSCI.5302-10.2011
- Lebel, C., Gee, M., Camicioli, R., Wieler, M., Martin, W., Beaulieu, C., 2012. Diffusion tensor imaging of white matter tract evolution over the lifespan. *NeuroImage* 60, 340–352. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.11.094
- Lebel, C., Walker, L., Leemans, A., Phillips, L., Beaulieu, C., 2008. Microstructural maturation of the human brain from childhood to adulthood. *NeuroImage* 40, 1044–1055. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.12.053
- Lee, D.N., Aronson, E., 1974. Visual proprioceptive control of standing in human infants. *Percept. Psychophys.* 15, 529–532. doi:10.3758/BF03199297

- Lehéricy, S., Ducros, M., Van De Moortele, P.-F., Francois, C., Thivard, L., Poupon, C., Swindale, N., Ugurbil, K., Kim, D.-S., 2004. Diffusion tensor fiber tracking shows distinct corticostriatal circuits in humans. *Ann. Neurol.* 55, 522–529. doi:10.1002/ana.20030
- Lenroot, R.K., Giedd, J.N., 2006. Brain development in children and adolescents: Insights from anatomical magnetic resonance imaging. *Neurosci. Biobehav. Rev., Methodological and Conceptual Advances in the Study of Brain-Behavior Dynamics: A Multivariate Lifespan Perspective* 30, 718–729. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.06.001
- Lepage, J.-F., Théoret, H., 2006. EEG evidence for the presence of an action observation–execution matching system in children. *Eur. J. Neurosci.* 23, 2505–2510. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.04769.x
- Lin, L.D., Murray, G.M., Sessle, B.J., 1993. The effect of bilateral cold block of the primate face primary somatosensory cortex on the performance of trained tongue-protrusion task and biting tasks. *J. Neurophysiol.* 70, 985–996.
- Lin, W., Zhu, Q., Gao, W., Chen, Y., Toh, C.-H., Styner, M., Gerig, G., Smith, J.K., Biswal, B., Gilmore, J.H., 2008. Functional Connectivity MR Imaging Reveals Cortical Functional Connectivity in the Developing Brain. *Am. J. Neuroradiol.* 29, 1883–1889. doi:10.3174/ajnr.A1256
- Lin, Y.Y., Forss, N., 2002. Functional characterization of human second somatosensory cortex by magnetoencephalography. *Behav. Brain Res.* 135, 141–145. doi:10.1016/S0166-4328(02)00143-2
- Lotze, M., Halsband, U., 2006. Motor imagery. *J. Physiol. Paris* 99, 386–395. doi:10.1016/j.jphysparis.2006.03.012
- Lu, L.H., Dapretto, M., O’Hare, E.D., Kan, E., McCourt, S.T., Thompson, P.M., Toga, A.W., Bookheimer, S.Y., Sowell, E.R., 2009. Relationships between brain activation and brain structure in normally developing children. *Cereb. Cortex N. Y. N* 19, 2595–2604. doi:10.1093/cercor/bhp011
- Luna, B., Garver, K.E., Urban, T.A., Lazar, N.A., Sweeney, J.A., 2004. Maturation of Cognitive Processes From Late Childhood to Adulthood. *Child Dev.* 75, 1357–1372. doi:10.1111/j.1467-8624.2004.00745.x
- Luna, B., Padmanabhan, A., O’Hearn, K., 2010. What has fMRI told us about the development of cognitive control through adolescence? *Brain Cogn.* 72, 101–113. doi:10.1016/j.bandc.2009.08.005
- Luna, B., Sweeney, J.A., 2004. The emergence of collaborative brain function: FMRI studies of the development of response inhibition. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1021, 296–309. doi:10.1196/annals.1308.035
- Luna, B., Thulborn, K.R., Munoz, D.P., Merriam, E.P., Garver, K.E., Minshew, N.J., Keshavan, M.S., Genovese, C.R., Eddy, W.F., Sweeney, J.A., 2001. Maturation of Widely Distributed Brain Function Suberves Cognitive Development. *NeuroImage* 13, 786–793. doi:10.1006/nimg.2000.0743
- Maeda, F., Kleiner-Fisman, G., Pascual-Leone, A., 2002. Motor Facilitation While Observing Hand Actions: Specificity of the Effect and Role of Observer’s Orientation. *J. Neurophysiol.* 87, 1329–1335. doi:10.1152/jn.00773.2000
- Maldjian, J.A., Gottschalk, A., Patel, R.S., Detre, J.A., Alsop, D.C., 1999. The Sensory Somatotopic Map of the Human Hand Demonstrated at 4 Tesla. *NeuroImage* 10, 55–62. doi:10.1006/nimg.1999.0448
- Mallau, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2010. Postural Strategies and Sensory Integration: No Turning Point between Childhood and Adolescence. *PLOS ONE* 5, e13078. doi:10.1371/journal.pone.0013078

- Manoel, E. de J., Connolly, K.J., 1995. Variability and the development of skilled actions. *Int. J. Psychophysiol. Off. J. Int. Organ. Psychophysiol.* 19, 129–147.
- Manzoni, T., Conti, F., Fabri, M., 1986. Callosal projections from area SII to SI in monkeys: anatomical organization and comparison with association projections. *J. Comp. Neurol.* 252, 245–263. doi:10.1002/cne.902520208
- Maravita, A., Spence, C., Driver, J., 2003. Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr. Biol. CB* 13, R531-539.
- Marsden, C.D., Obeso, J.A., 1994. The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson's disease. *Brain* 117, 877–897. doi:10.1093/brain/117.4.877
- Marshall, P.J., Meltzoff, A.N., 2011. Neural mirroring systems: Exploring the EEG mu rhythm in human infancy. *Dev. Cogn. Neurosci.* 1, 110–123. doi:10.1016/j.dcn.2010.09.001
- Marshall, P.J., Young, T., Meltzoff, A.N., 2011. Neural correlates of action observation and execution in 14-month-old infants: an event-related EEG desynchronization study. *Dev. Sci.* 14, 474–480. doi:10.1111/j.1467-7687.2010.00991.x
- Mazzola, L., Isnard, J., Mauguière, F., 2006. Somatosensory and Pain Responses to Stimulation of the Second Somatosensory Area (SII) in Humans. A Comparison with SI and Insular Responses. *Cereb. Cortex* 16, 960–968. doi:10.1093/cercor/bhj038
- Meador, K.J., Loring, D.W., Feinberg, T.E., Lee, G.P., Nichols, M.E., 2000. Anosognosia and asomatognosia during intracarotid amobarbital inactivation. *Neurology* 55, 816–820.
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1997. Explaining Facial Imitation: A Theoretical Model. *Early Dev. Parent.* 6, 179–192. doi:10.1002/(SICI)1099-0917(199709/12)6:3/4<179::AID-EDP157>3.0.CO;2-R
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1994. Imitation, Memory, and the Representation of Persons. *Infant Behav. Dev.* 17, 83–99. doi:10.1016/0163-6383(94)90024-8
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198, 75–78. doi:10.1126/science.198.4312.75
- Menon, V., 2013. Developmental pathways to functional brain networks: emerging principles. *Trends Cogn. Sci.* 17, 627–640. doi:10.1016/j.tics.2013.09.015
- Miall, R.C., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S., Miall, J.D., 2006. Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia* 44, 966–976. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.09.006
- Miall, R.C., Wolpert, D.M., 1996. Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Netw., Four Major Hypotheses in Neuroscience* 9, 1265–1279. doi:10.1016/S0893-6080(96)00035-4
- Milner, A.D., Goodale, M.A., 2008. Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia, Consciousness and Perception: Insights and Hindsight* A Festschrift in Honour of Larry Weiskrantz 46, 774–785. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.005
- Mima, T., Nagamine, T., Nakamura, K., Shibasaki, H., 1998. Attention Modulates Both Primary and Second Somatosensory Cortical Activities in Humans: A Magnetoencephalographic Study. *J. Neurophysiol.* 80, 2215–2221.
- Mink, J.W., 1996. The basal ganglia: focused selection and inhibition of competing motor programs. *Prog. Neurobiol.* 50, 381–425.

- Molina, M., Tijus, C., Jouen, F., 2008. The emergence of motor imagery in children. *J. Exp. Child Psychol.* 99, 196–209. doi:10.1016/j.jecp.2007.10.001
- Moran, D.W., Schwartz, A.B., 1999. Motor cortical representation of speed and direction during reaching. *J. Neurophysiol.* 82, 2676–2692.
- Morton, S.M., Bastian, A.J., 2006. Cerebellar contributions to locomotor adaptations during splitbelt treadmill walking. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 26, 9107–9116. doi:10.1523/JNEUROSCI.2622-06.2006
- Muetzel, R.L., Collins, P.F., Mueller, B.A., M Schissel, A., Lim, K.O., Luciana, M., 2008. The development of corpus callosum microstructure and associations with bimanual task performance in healthy adolescents. *NeuroImage* 39, 1918–1925. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.10.018
- Nachev, P., Wydell, H., O'Neill, K., Husain, M., Kennard, C., 2007. The role of the pre-supplementary motor area in the control of action. *Neuroimage* 36, T155–T163. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.03.034
- Nagy, Z., Westerberg, H., Klingberg, T., 2004. Maturation of White Matter is Associated with the Development of Cognitive Functions during Childhood. *J. Cogn. Neurosci.* 16, 1227–1233. doi:10.1162/0898929041920441
- Naito, E., Ehrsson, H.H., 2006. Somatic Sensation of Hand-Object Interactive Movement Is Associated with Activity in the Left Inferior Parietal Cortex. *J. Neurosci.* 26, 3783–3790. doi:10.1523/JNEUROSCI.4835-05.2006
- Naito, E., Kochiyama, T., Kitada, R., Nakamura, S., Matsumura, M., Yonekura, Y., Sadato, N., 2002a. Internally Simulated Movement Sensations during Motor Imagery Activate Cortical Motor Areas and the Cerebellum. *J. Neurosci.* 22, 3683–3691.
- Naito, E., Morita, T., Amemiya, K., 2016. Body representations in the human brain revealed by kinesthetic illusions and their essential contributions to motor control and corporeal awareness. *Neurosci. Res.*, Body representation in the brain 104, 16–30. doi:10.1016/j.neures.2015.10.013
- Naito, E., Nakashima, T., Kito, T., Aramaki, Y., Okada, T., Sadato, N., 2007. Human limb-specific and non-limb-specific brain representations during kinesthetic illusory movements of the upper and lower extremities. *Eur. J. Neurosci.* 25, 3476–3487. doi:10.1111/j.1460-9568.2007.05587.x
- Naito, E., Roland, P.E., Ehrsson, H.H., 2002b. I Feel My Hand Moving: A New Role of the Primary Motor Cortex in Somatic Perception of Limb Movement. *Neuron* 36, 979–988. doi:10.1016/S0896-6273(02)00980-7
- Naito, E., Roland, P.E., Grefkes, C., Choi, H.J., Eickhoff, S., Geyer, S., Zilles, K., Ehrsson, H.H., 2005. Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinesthesia. *J. Neurophysiol.* 93, 1020–1034. doi:10.1152/jn.00637.2004
- Naito, E., Scheperjans, F., Eickhoff, S.B., Amunts, K., Roland, P.E., Zilles, K., Ehrsson, H.H., 2008. Human Superior Parietal Lobule Is Involved in Somatic Perception of Bimanual Interaction With an External Object. *J. Neurophysiol.* 99, 695–703. doi:10.1152/jn.00529.2007
- Nakano, K., 2000. Neural circuits and topographic organization of the basal ganglia and related regions. *Brain Dev.* 22 Suppl 1, S5-16.
- Nardini, M., Bedford, R., Mareschal, D., 2010. Fusion of visual cues is not mandatory in children. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 17041–17046. doi:10.1073/pnas.1001699107

- Nardini, M., Jones, P., Bedford, R., Braddick, O., 2008. Development of cue integration in human navigation. *Curr. Biol.* CB 18, 689–693. doi:10.1016/j.cub.2008.04.021
- Nishitani, N., Hari, R., 2000. Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 913–918. doi:10.1073/pnas.97.2.913
- Nowak, D.A., Hermsdörfer, J., Marquardt, C., Fuchs, H.-H., 2002. Grip and load force coupling during discrete vertical arm movements with a grasped object in cerebellar atrophy. *Exp. Brain Res.* 145, 28–39. doi:10.1007/s00221-002-1079-8
- Nyström, P., 2008. The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Soc. Neurosci.* 3, 334–347. doi:10.1080/17470910701563665
- Ohnishi, T., Moriguchi, Y., Matsuda, H., Mori, T., Hirakata, M., Imabayashi, E., Hirao, K., Nemoto, K., Kaga, M., Inagaki, M., Yamada, M., Uno, A., 2004. The neural network for the mirror system and mentalizing in normally developed children: an fMRI study. *Neuroreport* 15, 1483–1487.
- Olesen, P.J., Nagy, Z., Westerberg, H., Klingberg, T., 2003. Combined analysis of DTI and fMRI data reveals a joint maturation of white and grey matter in a fronto-parietal network. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 18, 48–57.
- Pagel, B., Heed, T., Röder, B., 2009. Change of reference frame for tactile localization during child development. *Dev. Sci.* 12, 929–937. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00845.x
- Parsons, L.M., 1994. Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 20, 709–730.
- Patuzzo, S., Fiaschi, A., Manganotti, P., 2003. Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: a single- and paired-pulse transcranial magnetic stimulation study of self- and non-self-action observation. *Neuropsychologia* 41, 1272–1278.
- Paus, T., 2010. Growth of white matter in the adolescent brain: myelin or axon? *Brain Cogn.* 72, 26–35. doi:10.1016/j.bandc.2009.06.002
- Paus, T., Collins, D.L., Evans, A.C., Leonard, G., Pike, B., Zijdenbos, A., 2001. Maturation of white matter in the human brain: a review of magnetic resonance studies. *Brain Res. Bull.* 54, 255–266.
- Paus, T., Zijdenbos, A., Worsley, K., Collins, D.L., Blumenthal, J., Giedd, J.N., Rapoport, J.L., Evans, A.C., 1999. Structural maturation of neural pathways in children and adolescents: in vivo study. *Science* 283, 1908–1911.
- Pavlidis, C., Miyashita, E., Asanuma, H., 1993. Projection from the sensory to the motor cortex is important in learning motor skills in the monkey. *J. Neurophysiol.* 70, 733–741.
- Pavlova, M., Krägeloh-Mann, I., Sokolov, A., Birbaumer, N., 2001. Recognition of Point-Light Biological Motion Displays by Young Children. *Perception* 30, 925–933. doi:10.1068/p3157
- Peelen, M.V., Downing, P.E., 2007. The neural basis of visual body perception. *Nat. Rev. Neurosci.* 8, 636–648. doi:10.1038/nrn2195
- Peelen, M.V., Downing, P.E., 2005. Within-subject reproducibility of category-specific visual activation with functional MRI. *Hum. Brain Mapp.* 25, 402–408. doi:10.1002/hbm.20116
- Peelen, M.V., Glaser, B., Vuilleumier, P., Eliez, S., 2009. Differential development of selectivity for faces and bodies in the fusiform gyrus. *Dev. Sci.* 12, F16-25. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00916.x

- Pelphrey, K.A., Lopez, J., Morris, J.P., 2009. Developmental continuity and change in responses to social and nonsocial categories in human extrastriate visual cortex. *Front. Hum. Neurosci.* 3. doi:10.3389/neuro.09.025.2009
- Perrin, J.S., Hervé, P.-Y., Leonard, G., Perron, M., Pike, G.B., Pitiot, A., Richer, L., Veillette, S., Pausova, Z., Paus, T., 2008. Growth of white matter in the adolescent brain: role of testosterone and androgen receptor. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 9519–9524. doi:10.1523/JNEUROSCI.1212-08.2008
- Perrin, J.S., Leonard, G., Perron, M., Pike, G.B., Pitiot, A., Richer, L., Veillette, S., Pausova, Z., Paus, T., 2009. Sex differences in the growth of white matter during adolescence. *NeuroImage* 45, 1055–1066. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.01.023
- Peterka, R.J., Black, F.O., 1990. Age-related changes in human posture control: sensory organization tests. *J. Vestib. Res. Equilib. Orientat.* 1, 73–85.
- Pfefferbaum, A., Mathalon, D.H., Sullivan, E.V., Rawles, J.M., Zipursky, R.B., Lim, K.O., 1994. A quantitative magnetic resonance imaging study of changes in brain morphology from infancy to late adulthood. *Arch. Neurol.* 51, 874–887.
- Pickett, K., Konczak, J., 2009. Measuring kinaesthetic sensitivity in typically developing children. *Dev. Med. Child Neurol.* 51, 711–716. doi:10.1111/j.1469-8749.2008.03229.x
- Pisella, L., André, V., Gavault, E., Le Flem, A., Luc-Pupat, E., Glissoux, C., Barrière, A., Vindras, P., Rossetti, Y., Gonzalez-Monge, S., 2013. A test revealing the slow acquisition and the dorsal stream substrate of visuo-spatial perception. *Neuropsychologia* 51, 106–113. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.11.015
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., Rossetti, Y., 2009. Optic ataxia and the function of the dorsal stream: contributions to perception and action. *Neuropsychologia* 47, 3033–3044. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.06.020
- Power, J.D., Cohen, A.L., Nelson, S.M., Wig, G.S., Barnes, K.A., Church, J.A., Vogel, A.C., Laumann, T.O., Miezin, F.M., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2011. Functional Network Organization of the Human Brain. *Neuron* 72, 665–678. doi:10.1016/j.neuron.2011.09.006
- Power, J.D., Petersen, S.E., 2013. Control-related systems in the human brain. *Curr. Opin. Neurobiol., Macrocircuits* 23, 223–228. doi:10.1016/j.conb.2012.12.009
- Prinz, W., 1997. Perception and Action Planning. *Eur. J. Cogn. Psychol.* 9, 129–154. doi:10.1080/713752551
- Proske, U., 2005. What is the role of muscle receptors in proprioception? *Muscle Nerve* 31, 780–787. doi:10.1002/mus.20330
- Proske, U., Gandevia, S.C., 2012. The Proprioceptive Senses: Their Roles in Signaling Body Shape, Body Position and Movement, and Muscle Force. *Physiol. Rev.* 92, 1651–1697. doi:10.1152/physrev.00048.2011
- Rader, N., Bausano, M., Richards, J.E., 1980. On the nature of the visual-cliff-avoidance response in human infants. *Child Dev.* 51, 61–68.
- Reed, C.L., Farah, M.J., 1995. The psychological reality of the body schema: a test with normal participants. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 21, 334–343.

- Reid, V.M., Hoehl, S., Striano, T., 2006. The perception of biological motion by infants: An event-related potential study. *Neurosci. Lett.* 395, 211–214. doi:10.1016/j.neulet.2005.10.080
- Reiss, A.L., Abrams, M.T., Singer, H.S., Ross, J.L., Denckla, M.B., 1996. Brain development, gender and IQ in children. A volumetric imaging study. *Brain J. Neurol.* 119 (Pt 5), 1763–1774.
- Ribot-Ciscar, E., Rossi-Durand, C., Roll, J.P., 1998. Muscle spindle activity following muscle tendon vibration in man. *Neurosci. Lett.* 258, 147–150.
- Rieser, J.J., Garing, A.E., Young, M.F., 1994. Imagery, action, and young children's spatial orientation: it's not being there that counts, it's what one has in mind. *Child Dev.* 65, 1262–1278.
- Rinaldi, N.M., Polastri, P.F., Barela, J.A., 2009. Age-related changes in postural control sensory reweighting. *Neurosci. Lett.* 467, 225–229. doi:10.1016/j.neulet.2009.10.042
- Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The Mirror-Neuron System. *Annu. Rev. Neurosci.* 27, 169–192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L., 1996. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn. Brain Res., Mental representations of motor acts* 3, 131–141. doi:10.1016/0926-6410(95)00038-0
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V., 2001. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 661–670. doi:10.1038/35090060
- Rizzolatti, G., Luppino, G., 2001. The cortical motor system. *Neuron* 31, 889–901.
- Rochat, P., 1998. Self-perception and action in infancy. *Exp. Brain Res.* 123, 102–109.
- Rochat, P., Morgan, R., 1995. Spatial determinants in the perception of self-produced leg movements in 3- to 5-month-old infants. *Dev. Psychol.* 31, 626–636. doi:10.1037/0012-1649.31.4.626
- Roll, J.P., Vedel, J.P., 1982. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.* 47, 177–190.
- Ronchi, R., Vallar, G., 2010. Après lésion droite: somatoparaphrénie. *Rev. Neuropsychol. Neurosci. Cogn. Clin.* 2, 225–230.
- Ross, P.D., de Gelder, B., Crabbe, F., Grosbras, M.-H., 2014. Body-selective areas in the visual cortex are less active in children than in adults. *Front. Hum. Neurosci.* 8. doi:10.3389/fnhum.2014.00941
- Rubia, K., Overmeyer, S., Taylor, E., Brammer, M., Williams, S.C., Simmons, A., Andrew, C., Bullmore, E.T., 2000. Functional frontalisation with age: mapping neurodevelopmental trajectories with fMRI. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 24, 13–19.
- Ruby, P., Decety, J., 2001. Effect of subjective perspective taking during simulation of action: a PET investigation of agency. *Nat. Neurosci.* 4, 546–550. doi:10.1038/87510
- Sainburg, R.L., Ghilardi, M.F., Poizner, H., Ghez, C., 1995. Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *J. Neurophysiol.* 73, 820–835.
- Sanes, J.N., Donoghue, J.P., 2000. Plasticity and primary motor cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 23, 393–415. doi:10.1146/annurev.neuro.23.1.393

- Sarlegna, F.R., Gauthier, G.M., Bourdin, C., Vercher, J.-L., Blouin, J., 2006. Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. *Brain Res. Bull.* 69, 404–415. doi:10.1016/j.brainresbull.2006.02.005
- Schaefer, M., Heinze, H.-J., Rotte, M., 2008. Observing the touched body magnified alters somatosensory homunculus. *Neuroreport* 19, 901–905. doi:10.1097/WNR.0b013e328301a629
- Schlaggar, B.L., Brown, T.T., Lugar, H.M., Visscher, K.M., Miezin, F.M., Petersen, S.E., 2002. Functional neuroanatomical differences between adults and school-age children in the processing of single words. *Science* 296, 1476–1479. doi:10.1126/science.1069464
- Schmithorst, V.J., Wilke, M., Dardzinski, B.J., Holland, S.K., 2002. Correlation of White Matter Diffusivity and Anisotropy with Age during Childhood and Adolescence: A Cross-sectional Diffusion-Tensor MR Imaging Study. *Radiology* 222, 212–218. doi:10.1148/radiol.2221010626
- Schmuckler, M.A., Fairhall, J.L., 2001. Visual-proprioceptive intermodal perception using point light displays. *Child Dev.* 72, 949–962.
- Schmuckler, M.A., Jewell, D.T., 2007. Infants' visual-proprioceptive intermodal perception with imperfect contingency information. *Dev. Psychobiol.* 49, 387–398. doi:10.1002/dev.20214
- Schutz, M., Kubovy, M., 2009. Causality and cross-modal integration. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 35, 1791–1810. doi:10.1037/a0016455
- Shaw, P., Kabani, N.J., Lerch, J.P., Eckstrand, K., Lenroot, R., Gogtay, N., Greenstein, D., Clasen, L., Evans, A., Rapoport, J.L., Giedd, J.N., Wise, S.P., 2008. Neurodevelopmental trajectories of the human cerebral cortex. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 3586–3594. doi:10.1523/JNEUROSCI.5309-07.2008
- Shenton, J.T., Schwoebel, J., Coslett, H.B., 2004. Mental motor imagery and the body schema: evidence for proprioceptive dominance. *Neurosci. Lett.* 370, 19–24. doi:10.1016/j.neulet.2004.07.053
- Shore, D.I., Spry, E., Spence, C., 2002. Confusing the mind by crossing the hands. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 14, 153–163.
- Simion, F., Regolin, L., Bulf, H., 2008. A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 809–813. doi:10.1073/pnas.0707021105
- Simmonds, D.J., Hallquist, M.N., Asato, M., Luna, B., 2014. Developmental stages and sex differences of white matter and behavioral development through adolescence: a longitudinal diffusion tensor imaging (DTI) study. *NeuroImage* 92, 356–368. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.12.044
- Sirigu, A., Daprati, E., Ciancia, S., Giraux, P., Nighoghossian, N., Posada, A., Haggard, P., 2004. Altered awareness of voluntary action after damage to the parietal cortex. *Nat. Neurosci.* 7, 80–84. doi:10.1038/nn1160
- Sirigu, A., Duhamel, J.R., Cohen, L., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y., 1996. The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science* 273, 1564–1568.
- Sirigu, A., Grafman, J., Bressler, K., Sunderland, T., 1991. Multiple representations contribute to body knowledge processing. Evidence from a case of autotopagnosia. *Brain J. Neurol.* 114 (Pt 1B), 629–642.
- Skoura, X., Papaxanthis, C., Vinter, A., Pozzo, T., 2005. Mentally represented motor actions in normal aging. I. Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. *Behav. Brain Res.* 165, 229–239. doi:10.1016/j.bbr.2005.07.023

- Skoura, X., Vinter, A., Ph.D, C.P., 2009. Mentally Simulated Motor Actions in Children. *Dev. Neuropsychol.* 34, 356–367. doi:10.1080/87565640902801874
- Smith, M.A., Shadmehr, R., 2005. Intact Ability to Learn Internal Models of Arm Dynamics in Huntington's Disease But Not Cerebellar Degeneration. *J. Neurophysiol.* 93, 2809–2821. doi:10.1152/jn.00943.2004
- Smith, S.M., Fox, P.T., Miller, K.L., Glahn, D.C., Fox, P.M., Mackay, C.E., Filippini, N., Watkins, K.E., Toro, R., Laird, A.R., Beckmann, C.F., 2009. Correspondence of the brain's functional architecture during activation and rest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 13040–13045. doi:10.1073/pnas.0905267106
- Smits-Engelsman, B.C.M., Wilson, P.H., 2013. Age-related changes in motor imagery from early childhood to adulthood: probing the internal representation of speed-accuracy trade-offs. *Hum. Mov. Sci.* 32, 1151–1162. doi:10.1016/j.humov.2012.06.006
- Southgate, V., Johnson, M.H., Osborne, T., Csibra, G., 2009. Predictive motor activation during action observation in human infants. *Biol. Lett.* rsbl20090474. doi:10.1098/rsbl.2009.0474
- Sowell, E.R., Jernigan, T.L., 1998. Further MRI evidence of late brain maturation: Limbic volume increases and changing asymmetries during childhood and adolescence. *Dev. Neuropsychol.* 14, 599–617. doi:10.1080/87565649809540731
- Sowell, E.R., Peterson, B.S., Thompson, P.M., Welcome, S.E., Henkenius, A.L., Toga, A.W., 2003. Mapping cortical change across the human life span. *Nat. Neurosci.* 6, 309–315. doi:10.1038/nn1008
- Sowell, E.R., Thompson, P.M., Holmes, C.J., Jernigan, T.L., Toga, A.W., 1999. In vivo evidence for post-adolescent brain maturation in frontal and striatal regions. *Nat. Neurosci.* 2, 859–861. doi:10.1038/13154
- Sowell, E.R., Thompson, P.M., Tessner, K.D., Toga, A.W., 2001. Mapping continued brain growth and gray matter density reduction in dorsal frontal cortex: Inverse relationships during postadolescent brain maturation. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 21, 8819–8829.
- Sowell, E.R., Trauner, D.A., Gamst, A., Jernigan, T.L., 2002. Development of cortical and subcortical brain structures in childhood and adolescence: a structural MRI study. *Dev. Med. Child Neurol.* 44, 4–16.
- Sporns, O., 2013. Structure and function of complex brain networks. *Dialogues Clin. Neurosci.* 15, 247–262.
- Stevens, M.C., 2009. The developmental cognitive neuroscience of functional connectivity. *Brain Cogn.* 70, 1–12. doi:10.1016/j.bandc.2008.12.009
- Strick, P.L., Dum, R.P., Fiez, J.A., 2009. Cerebellum and Nonmotor Function. *Annu. Rev. Neurosci.* 32, 413–434. doi:10.1146/annurev.neuro.31.060407.125606
- Supekar, K., Musen, M., Menon, V., 2009. Development of Large-Scale Functional Brain Networks in Children. *PLOS Biol.* 7, e1000157. doi:10.1371/journal.pbio.1000157
- Supekar, K., Uddin, L.Q., Prater, K., Amin, H., Greicius, M.D., Menon, V., 2010. Development of functional and structural connectivity within the default mode network in young children. *NeuroImage* 52, 290–301. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.04.009

- Tamm, L., Menon, V., Reiss, A.L., 2002. Maturation of brain function associated with response inhibition. *J. Am. Acad. Child Adolesc. Psychiatry* 41, 1231–1238. doi:10.1097/00004583-200210000-00013
- Tammes, C.K., Østby, Y., Fjell, A.M., Westlye, L.T., Due-Tønnessen, P., Walhovd, K.B., 2010. Brain Maturation in Adolescence and Young Adulthood: Regional Age-Related Changes in Cortical Thickness and White Matter Volume and Microstructure. *Cereb. Cortex* 20, 534–548. doi:10.1093/cercor/bhp118
- Taoka, M., Toda, T., Iwamura, Y., 1998. Representation of the midline trunk, bilateral arms, and shoulders in the monkey postcentral somatosensory cortex. *Exp. Brain Res.* 123, 315–322. doi:10.1007/s002210050574
- Tau, G.Z., Peterson, B.S., 2009. Normal Development of Brain Circuits. *Neuropsychopharmacology* 35, 147–168. doi:10.1038/npp.2009.115
- Taylor, J.C., Wiggett, A.J., Downing, P.E., 2007. Functional MRI analysis of body and body part representations in the extrastriate and fusiform body areas. *J. Neurophysiol.* 98, 1626–1633. doi:10.1152/jn.00012.2007
- Thelen, E., 1995. Motor development. A new synthesis. *Am. Psychol.* 50, 79–95.
- Thompson, P.M., Giedd, J.N., Woods, R.P., MacDonald, D., Evans, A.C., Toga, A.W., 2000. Growth patterns in the developing brain detected by using continuum mechanical tensor maps. *Nature* 404, 190–193. doi:10.1038/35004593
- Thompson, P.M., Sowell, E.R., Gogtay, N., Giedd, J.N., Vidal, C.N., Hayashi, K.M., Leow, A., Nicolson, R., Rapoport, J.L., Toga, A.W., 2005. Structural MRI and Brain Development, in: *Neurobiology, B.-I.R. of (Ed.), Neuroimaging, Part B.* Academic Press, pp. 285–323. doi:10.1016/S0074-7742(05)67009-2
- Thornton, I.M., Knoblich, G., 2006. Action Perception: seeing the world through a moving body. *Curr. Biol. CB* 16, R27-29. doi:10.1016/j.cub.2005.12.006
- Todd, J.J., Marois, R., 2004. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature* 428, 751–754. doi:10.1038/nature02466
- Toga, A.W., Thompson, P.M., Sowell, E.R., 2006. Mapping Brain Maturation. *FOCUS* 4, 378–390. doi:10.1176/foc.4.3.378
- Troje, N.F., Westhoff, C., 2006. The Inversion Effect in Biological Motion Perception: Evidence for a “Life Detector”? *Curr. Biol.* 16, 821–824. doi:10.1016/j.cub.2006.03.022
- Tsakiris, M., Hesse, M.D., Boy, C., Haggard, P., Fink, G.R., 2007. Neural signatures of body ownership: a sensory network for bodily self-consciousness. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 17, 2235–2244. doi:10.1093/cercor/bhl131
- Uhlhaas, P.J., Roux, F., Rodriguez, E., Rotarska-Jagiela, A., Singer, W., 2010. Neural synchrony and the development of cortical networks. *Trends Cogn. Sci.* 14, 72–80. doi:10.1016/j.tics.2009.12.002
- Uhlhaas, P.J., Roux, F., Singer, W., Haenschel, C., Sireteanu, R., Rodriguez, E., 2009. The development of neural synchrony reflects late maturation and restructuring of functional networks in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9866–9871. doi:10.1073/pnas.0900390106

- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2001. I Know What You Are Doing: A Neurophysiological Study. *Neuron* 31, 155–165. doi:10.1016/S0896-6273(01)00337-3
- Urgesi, C., Calvo-Merino, B., Haggard, P., Aglioti, S.M., 2007. Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 27, 8023–8030. doi:10.1523/JNEUROSCI.0789-07.2007
- Vallar, G., Ronchi, R., 2009. Somatoparaphrenia: a body delusion. A review of the neuropsychological literature. *Exp. Brain Res.* 192, 533–551. doi:10.1007/s00221-008-1562-y
- van Beers, R.J., Wolpert, D.M., Haggard, P., 2002. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr. Biol. CB* 12, 834–837.
- van den Heuvel, M., Mandl, R., Luigjes, J., Hulshoff Pol, H., 2008. Microstructural organization of the cingulum tract and the level of default mode functional connectivity. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 10844–10851. doi:10.1523/JNEUROSCI.2964-08.2008
- van den Heuvel, M.P., Hulshoff Pol, H.E., 2010. Exploring the brain network: A review on resting-state fMRI functional connectivity. *Eur. Neuropsychopharmacol.* 20, 519–534. doi:10.1016/j.euroneuro.2010.03.008
- van den Heuvel, M.P., Mandl, R.C.W., Kahn, R.S., Hulshoff Pol, H.E., 2009. Functionally linked resting-state networks reflect the underlying structural connectivity architecture of the human brain. *Hum. Brain Mapp.* 30, 3127–3141. doi:10.1002/hbm.20737
- van Elk, M., van Schie, H.T., Hunnius, S., Vesper, C., Bekkering, H., 2008. You'll never crawl alone: Neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy. *NeuroImage* 43, 808–814. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.07.057
- Vaugoyeau, M., Viel, S., Amblard, B., Azulay, J.P., Assaiante, C., 2008. Proprioceptive contribution of postural control as assessed from very slow oscillations of the support in healthy humans. *Gait Posture* 27, 294–302. doi:10.1016/j.gaitpost.2007.04.003
- Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2009. Adolescence: a transient period of proprioceptive neglect in sensory integration of postural control. *Motor Control* 13, 25–42.
- Visser, J., Geuze, R.H., 2000. Kinaesthetic acuity in adolescent boys: a longitudinal study. *Dev. Med. Child Neurol.* 42, 93–96. doi:10.1111/j.1469-8749.2000.tb00052.x
- Vogel, A.C., Power, J.D., Petersen, S.E., Schlaggar, B.L., 2010. Development of the brain's functional network architecture. *Neuropsychol. Rev.* 20, 362–375. doi:10.1007/s11065-010-9145-7
- Walton, M., Spence, C., 2004. Cross-modal congruency and visual capture in a visual elevation-discrimination task. *Exp. Brain Res.* 154, 113–120. doi:10.1007/s00221-003-1706-z
- Wang, L., Li, Y., Metzack, P., He, Y., Woodward, T.S., 2010. Age-related changes in topological patterns of large-scale brain functional networks during memory encoding and recognition. *NeuroImage* 50, 862–872. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.01.044
- Wegner, K., Forss, N., Salenius, S., 2000. Characteristics of the human contra- versus ipsilateral SII cortex. *Clin. Neurophysiol.* 111, 894–900. doi:10.1016/S1388-2457(99)00319-3
- Wendelken, C., O'Hare, E.D., Whitaker, K.J., Ferrer, E., Bunge, S.A., 2011. Increased Functional Selectivity over Development in Rostrolateral Prefrontal Cortex. *J. Neurosci.* 31, 17260–17268. doi:10.1523/JNEUROSCI.1193-10.2011

- Westlye, L.T., Walhovd, K.B., Dale, A.M., Bjørnerud, A., Due-Tønnessen, P., Engvig, A., Grydeland, H., Tamnes, C.K., Østby, Y., Fjell, A.M., 2010. Life-Span Changes of the Human Brain White Matter: Diffusion Tensor Imaging (DTI) and Volumetry. *Cereb. Cortex* 20, 2055–2068. doi:10.1093/cercor/bhp280
- Wilson, M., Knoblich, G., 2005. The Case for Motor Involvement in Perceiving Conspecifics. *Psychol. Bull.* 131, 460–473. doi:10.1037/0033-2909.131.3.460
- Witt, J.K., 2011. Action's Effect on Perception. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 20, 201–206. doi:10.1177/0963721411408770
- Wolpert, D.M., Doya, K., Kawato, M., 2003. A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 358, 593–602. doi:10.1098/rstb.2002.1238
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., 2000. Computational principles of movement neuroscience. *Nat. Neurosci.* 3 Suppl, 1212–1217. doi:10.1038/81497
- Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., Jordan, M.I., 1995. An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269, 1880–1882.
- Wolpert, Daniel M., Goodbody, S.J., Husain, M., 1998. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nat. Neurosci.* 1, 529–533. doi:10.1038/2245
- Wolpert, D. M., Miall, R.C., Kawato, M., 1998. Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn. Sci.* 2, 338–347.
- Woolsey, C.N., Fairman, D., 1946. Contralateral, ipsilateral, and bilateral representation of cutaneous receptors in somatic areas I and II of the cerebral cortex of pig, sheep, and other mammals. *Surgery* 19, 684–702. doi:10.5555/uri:pii:003960604690061X
- Yamamoto, S., Kitazawa, S., 2001. Reversal of subjective temporal order due to arm crossing. *Nat. Neurosci.* 4, 759–765. doi:10.1038/89559
- Zhang, J., Evans, A., Hermoye, L., Lee, S.-K., Wakana, S., Zhang, W., Donohue, P., Miller, M.I., Huang, H., Wang, X., van Zijl, P.C.M., Mori, S., 2007. Evidence of slow maturation of the superior longitudinal fasciculus in early childhood by diffusion tensor imaging. *NeuroImage* 38, 239–247. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.07.033
- Zielinski, B.A., Gennatas, E.D., Zhou, J., Seeley, W.W., 2010. Network-level structural covariance in the developing brain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 18191–18196. doi:10.1073/pnas.1003109107
- Zmyj, N., Buttelman, D., Carpenter, M., Daum, M.M., 2010. The reliability of a model influences 14-month-olds' imitation. *J. Exp. Child Psychol.* 106, 208–220. doi:10.1016/j.jecp.2010.03.002

En résumé, nos études rapportent que la construction du schéma corporel de l'enfance à l'âge adulte se traduit au niveau cérébral par un développement structurel et fonctionnel, au niveau des régions sensorimotrices et pariétales postérieures. De plus, la lente maturation fonctionnelles des réseaux sous-tendant le schéma corporel, principalement frontopariétal, se traduit par une lente maturation de la perception de son propre corps basé sur l'intégration des informations proprioceptives.

La perception de son propre corps dans l'espace joue un rôle majeur dans les interactions que nous avons avec l'environnement. En effet, très précocement l'enfant établit des liens étroits entre ce qui est perçu dans l'environnement et les actions qu'il réalise grâce à un couplage perception-action (Meltzoff & Moore, 1977 ; Lee & Aronson 1974). Le couplage perception-action est à la base du développement sensorimoteur mais aussi de l'imitation qui permet d'acquérir de nouvelles habiletés motrices (Gallese, 2003). La théorie du couplage perception-action serait sous-tendue par des mécanismes neuronaux communs traduisant ce lien fonctionnel entre les représentations sensorielles sollicitées lors de la perception d'une action et les représentations motrices utilisées lors de l'action (Decety & Grezes, 1999 ; Rizzolatti & Craighero, 2004). Cette théorie est aussi étayée par l'influence qu'ont la perception et l'action l'une par rapport à l'autre. Plusieurs études ont révélé que le couplage perception-action pouvait être modulé par l'expérience motrice et par la congruence des modalités sensorielles entre ce qui était perçu et réalisé, pouvant alors induire une facilitation (Casile & Giese 2006 ; Craighero et al., 2002 ; Reed & Farah, 1995) ou une détérioration de ce lien fonctionnel (Jacobs & Shiffrar, 2005). La maturation de ce couplage dépendrait du développement sensorimoteur qui modulerait la perception d'autrui et donc du niveau de maturation des représentations du corps et de l'action qui sous-tendent le couplage entre perception et action.

C. Etude 3 : Comment la congruence entre une action observée et exécutée influence le couplage perception-action au cours de l'enfance et de l'adolescence

Au cours de cette troisième étude, nous avons utilisé un protocole de discrimination d'items posturaux en adoptant un paradigme utilisant l'imitation de posture corporelle dans le but d'influencer la perception du corps d'autrui. Nous avons supposé que le développement tardif des représentations du corps, observé chez les enfants et les adolescents, serait soutenu par une lente maturation du lien fonctionnel unissant perception et action. Une groupe de 30 enfants âgés de 7 à 11 ans, un groupe de 33 adolescents âgés de 12 à 17 ans, et un groupe de 28 adultes âgé de 23 à 40 ans ont réalisé une tâche de discrimination visuelle de photos d'individus adoptant des postures diverses. Lors de l'observation de la posture de référence les participants exécutaient des mouvements (i) incongruents (*i.e.* mouvements aléatoires des bras et des jambes) ou (ii) congruents (*i.e.* imitation de la posture observée) avec la posture observée. Ils devaient par la suite, rapporter lors de la visualisation de la seconde posture (photo cible) si les deux postures présentées de façon séquentielle, étaient identiques ou différentes. Les temps de réaction ainsi que l'exactitude des réponses ont été enregistré. Cette dernière étude nous a permis d'observer comment l'intégration d'informations sensorielles compatibles avec une posture humaine influence la perception de la posture d'autrui au cours du développement. La modulation du couplage perception-action au cours du développement permettrait de mettre à jour la lente maturation dans la construction ou dans l'accès aux représentations multimodales du corps lors de l'action.

How the congruence between observed and executed action influences the perception-action coupling during childhood and adolescence?

Aurelie Fontan^{1,2}, Fabien Cignetti^{1,2}, Marianne Vaugoyeau^{1,2}, Christine Assaiante^{1,2}

¹ Aix Marseille Univ, CNRS, LNC, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Marseille, France

² Aix Marseille Univ, CNRS, Fédération 3C, Marseille, France

1. Introduction

Humans have developed remarkable proficiency and expertise in perceiving and extracting various information from non-verbal stimuli as when observing and analysing other people's body posture and action, skills that are essential in social interaction (Feldman et al., 1991). This ability has been reported to rely on a functional coupling between action perception and action execution (Wilson and Knoblich, 2005). This perception-action coupling has been shown at behavioural level, revealing a reciprocal interaction between observed and executed action. In fact, perceiving an identical or a similar action to the one executed induced faster motor responses (Brass et al., 2001) which could reflect a facilitation effect in the action planning (Craighero et al., 2002). Moreover, Reed and Farah (1995) have shown that perceiving body postural changes may be facilitated when moving the same body parts, suggesting that congruent information about the observed and the executed action may rely on a common mechanism to process one's own and other peoples' physical actions. Conversely, it has been reported that executing an incongruent action would affect the perception-action coupling (Brass et al., 2001; Jacobs and Shiffrar, 2005), at both the perceptive level (Jacobs and Shiffrar, 2005), and the executive level (Brass et al., 2001). In the same vein, it has been demonstrated that motor experience influences the strength of perception-action coupling. Indeed, learning a new action improves the abilities to visually discriminate it, indicating that the more familiar an action is, the better its visual discrimination is (Casile and Giese, 2006; Knoblich and Flach, 2001).

A cortical network engaging premotor, parietal, and frontal areas, observed in monkeys and in humans provides the cerebral basis subtending the perception-action coupling. This mirror neuron system (MNS) presents a common activation during the observation, the execution, and

the imagination of one action (Buccino et al., 2001; Decety and Grèzes, 1999, 2006; Rizzolatti and Craighero, 2004). In addition, the influence of motor expertise on action perception has been confirmed at cerebral level using functional magnetic resonance imaging (fMRI). For example, Calvo-Merino et al. (2006) using a visual discriminative task on expert ballet dancers, have reported that their observing of moves contained in their own motor repertoire compared to moves frequently seen by them but never performed, enhanced the activation of sensorimotor regions (e.g. premotor, parietal, and cerebellar). The sensorimotor areas, and more specifically the primary motor area (M1), play a key role in building an internal representation containing the observed action features (e.g. the effector and the type of action), which could be used in action recognition (Naish et al., 2016).

According to Rizzolatti and Craighero (2004), the functional mechanism involved in the MNS suggests that each time a subject observes an action done by another individual, neurons coding for this action are activated in the observer's own motor system (*i.e.* premotor cortex). This mechanism called the motor resonance would translate the visual experience into an internal 'personal knowledge' about the performed action. Moreover, this process has been characterized as a form of action simulation, where the observer simulates the perceived motor act in order to understand it (Decety and Grèzes, 2006; Gallese and Goldman, 1998). It has been claimed that the motor system of the action observer would 'resonate' with its own perceptual system, involving therefore the same brain areas (Buccino et al., 2004; Rizzolatti et al., 2001; Rizzolatti and Craighero, 2004). More precisely, it has been proposed that when an action is perceived and a matching motor representation is available, the motor system is activated in a similar way as if the observers performs the action (Jacob, 2009; Saxe, 2005). This suggests that our own motor system plays a crucial role in the recognition of an action performed by others. Taken together, it appears that the ability to visually discriminate or recognize movement implies the observer's body representation which would encode internal (*i.e.* proprioception, vestibular, tactile) and external (*i.e.* vision) bodily sensorimotor information (Naish et al., 2016; Reed and Farah, 1995; Tessari and Rumiati, 2002). Therefore, the relation between self and other body events could be supported by a visual-kinaesthetic multisensory integration (Thomas et al., 2006).

The perception-action coupling emerges early during development. Many studies have reported a sensibility in observing biological movement from birth (*e.g.* Bertenthal, 1996; Fox and McDaniel, 1982; Meltzoff and Moore, 1997; Simion et al., 2008). In addition, new-borns present an ability to reproduce facial gestures (Meltzoff and Moore, 1977) even only few minutes after their presentation, suggesting that they are able to store those actions. It has been

proposed that a primitive body representation supporting a visual mechanism able to extract movement features and transform them into motor command, would be already functional at birth (Meltzoff and Moore, 1977, 1994). Using electroencephalography (EEG), the sensitivity of human motion has been characterized since infancy by an increased activation in occipito-temporal (Hirai and Hiraki, 2005) and parietal regions (Reid et al., 2006), as it had been observed in adults (Grossman et al., 2000). More specifically, a common activation of sensorimotor areas, reflected by the desynchronization of the mu rhythm – defined as a marker for MNS activation in adults (Hobson and Bishop, 2017 for a recent review) –, has been recorded during the observation and the execution of action, in children (4 to 11 years old; Lepage and Théoret, 2006) but also in infants less than 1 year old (Southgate et al., 2009; Virji-Babul et al., 2012), indicating an early functioning MNS during ontogenesis.

Up till now, the maturation of the MNS, subtending the perception-action coupling has been difficult to establish (see Marshall and Meltzoff, 2011). Nevertheless, regarding neural correlates activation from infancy (7-9 months old) until childhood (4-11 years old) examined by various studies (*e.g.* Lepage and Théoret, 2006; Marshall et al., 2011; Southgate et al., 2009), there appears an increased activation of the MNS during observation and execution of action (see Marshall and Meltzoff, 2011). The magnitude increase of MNS activation seemed to indicate a functional maturation of sensorimotor areas involved in perception-action coupling (Marshall et al., 2011b; Southgate et al., 2009). In this vein, Nyström (2008) has reported a lower MNS activation in 6 months old infants compared to adults, who presented a high mu rhythm desynchronisation during the observation of a grasping movement which could indicate a maturational process of the MNS.

Regardless of the MNS maturation, van Elk et al. (2008) have revealed in 7 to 16 months old infants, an increased activation of the MNS during crawling action observation compared to walking action. In addition, these authors also revealed that the crawling experience was strongly related to the size of the MNS activation. These results suggest a close relationship between MNS activation level and one's own motor repertoire, and more importantly, that the motor experience modulates the size of the MNS activation regardless of age (van Elk et al., 2008). Accordingly, it has been proposed that the MNS would be built by a process of associative learning between an observed and an executed action in the course of individuals' development (Cook et al., 2014; Heyes, 2010). Subsequently, de Klerk et al. (2015) evaluating the MNS activity in pre-walking infants (7-9 months old) have revealed that the amount of MNS activity would be predicted by the strength of the visuo-motor contingency experienced during a real-time associative perception-action training. Hence, it appears early in ontogenesis,

that the ability to store sensorimotor information about movement is crucial to action execution, and would modulate the perception of a similar action, and therefore enhances the functional perception-action coupling.

As reported above, many studies suggested that the functional perception-action coupling would rely on one's own body representation based on multisensory integration mainly between visual and kinaesthetic information, but few have examined the relationship between the perception-action coupling and the maturation of body representation. The aim of the present study was precisely to investigate this relationship and to understand how the congruence between observed and executed action influences the perception-action coupling during childhood and adolescence. To answer this question, we proposed a developmental study to evaluate the ability to memorize a given body configuration using the perception-action coupling, to discriminate other people's body changes with a sequential same-different visual task. In the first experiment, the main purpose was to compare the perceptual development of body configuration versus object shape. In the second experiment, subjects had to execute a dual-task when the sequential same-different visual task was coupled to the execution of congruent or incongruent movement during the observation of a reference posture. We speculated that integrate congruent sensorimotor information about the self (*i.e.* proprioception and vestibular) and others (*i.e.* visual) would reinforce the perception-action coupling leading to form and store a more reliable body representation, and consequently enhance the ability to discriminate changes in other people's body position. Conversely, we expected that performing incongruent action would affect perceptual estimation. Lastly, we hypothesised that the strength of perception-action coupling would be modulated by age. Because the proposed discriminative task relies on the association between one's own and other's body postural information, we expected to find less accuracy and delayed responses in children and adolescents, whose body schema is still on development, compared to adults.

2. General Methods

2.1 Participants

Ninety one healthy right-handed individuals including twenty eight adults (mean age \pm SD: 29.5 ± 6.5 ; 12 females), thirty three adolescents aged from 12 to 17 years (mean age \pm SD: 14.7 ± 1.5 ; 16 females), and thirty children aged from 7 to 11 years (mean age \pm SD: 9.2 ± 1.5 ; 16 females) took part in two experiments. Sex distribution did not differ between the three age groups (χ^2 (2, n=91) =0.6; p=0.7). Adult participants, parents of minors, adolescents, and

children gave written informed consent. The study was approved by the research ethics committee CPP Sud-Méditerranée 1.

2.2 Visual Stimuli

Two types of visual stimuli, representing either human body posture or LEGO® blocks shapes, were designed. Two human models (one female and one male) posing with their arms and/or legs in meaningless various positions were photographed. Model's faces were blurred to avoid any attentional bias toward human faces (Ro et al., 2007). LEGO® shapes were made using blocks of two different colours, light colour on the upper part of the configuration and dark colour on the lower part. The visual complexity of upper and lower parts was the most equated as possible. The LEGO® shapes were asymmetric with a non-anthropomorphic configuration.

The body postures and LEGO shapes selected were designed to be visually distinguishable from each other and to discourage verbal labelling. All pictures were turned into black and white images. In each trial, two posture/shape pictures were presented sequentially. The first posture/shape was directly presented in a full front view and the second posture/shape was presented from a 45° angle to the right. The first and the second pictures were either identical or different in terms of arms/upper or legs/lower position (Fig1).

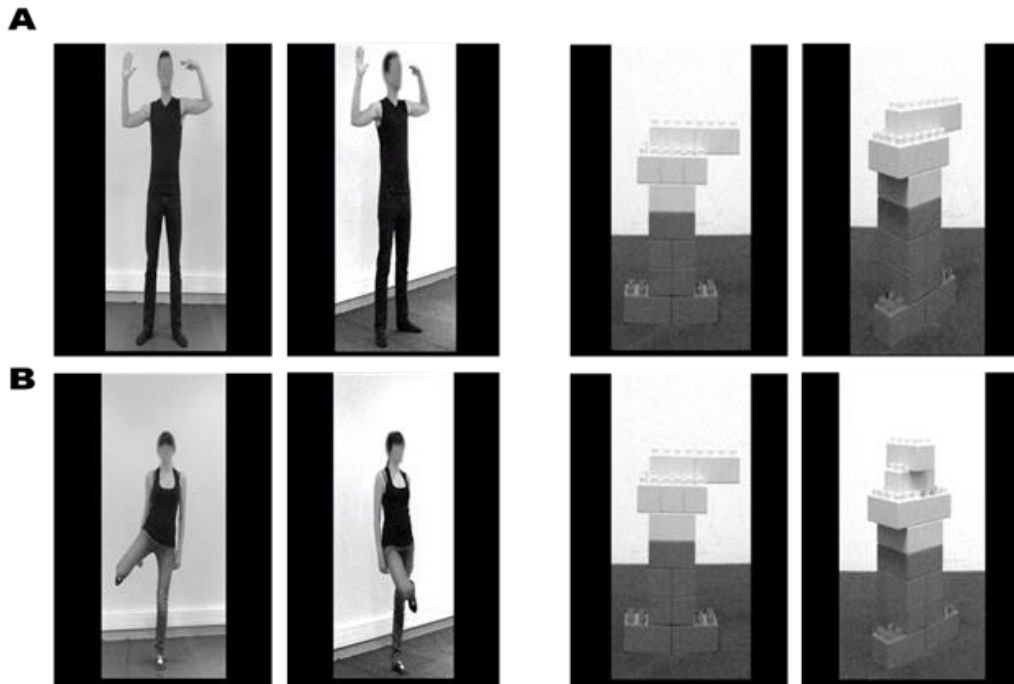


Figure 1: Example of the stimuli presenting **A.** Same-matching posture (left) or shape (right) and **B.** Different-matching posture (left) or shape (right). The first item directly presented in a full front view is the reference item and on its left is presented the item-to-discriminate.

3. Experiment 1

The purpose of this first experiment was first to evaluate whether mechanisms responsible for mental rotation of three dimensional Human bodies were present in children as young as 7 years, and second, if these mechanisms were different from those supporting mental rotation of three dimensional objects. For these purposes, all participants executed a sequential same-different matching task with LEGO® shapes and human body postures items.

3.1 Paradigm and Data analysis

Participants sat in front of a monitor where instructions and stimuli were presented. Each participant performed 8 blocks of 6 trials, 4 for Body Perception condition (BP) and 4 for LEGO® Perception condition (LP). These 8 blocks were randomly presented across subjects. During each trial, a first picture representing either body posture or LEGO® shape was presented 5 sec followed by a 2 sec black screen, and secondly the body posture or the LEGO shape to discriminate was presented. The participants had to determine as soon as possible if the body posture or the LEGO® shape in the second picture, was different or not from the

previous one. Response accuracy and reaction times (RT) were recorded. For each subject and in all conditions the percent of correct answers (CA) and the mean RT of the CA were calculated

3.2 Statistical Analysis

The dependent variables (*i.e.* percent of CA and RT) displayed acceptable normal distribution as assessed using the d'Agostino and Pearson normality test. Accordingly, group data were reported as mean \pm standard error values and were analyzed using parametric statistics. Between-groups and between-conditions differences were assessed using a two-way analyses of variance (ANOVAs), with the factors group and condition, for percent of CA and RT. Post hoc multiple comparisons were conducted using the Newman-Keuls test. Statistical significance was set at $p < 0.05$.

3.3 Results

3.3.1 Body processing selectivity

Figure 2 presents means and standard errors of RT and percent of CA in the three groups of age expressed as a function of the conditions (BP and LP).

The statistical analysis revealed a significant task effect ($F_{(1, 88)}=30.8, p < 0.0001$; $F_{(1,88)} = 416.5, p < 0.0001$, respectively for RT and percent of CA), indicating faster reaction time and better performance in BP condition compared to LP condition. Moreover a significant group effect ($F_{(2, 88)}=13.5, p < 0.0001$; $F_{(2,88)}=12.6, p<0.0001$, respectively for the RT and the percent of CA) emerged, revealing that RT is longer in the children group compared to the adolescents and to the adults groups. In addition, adults presented a higher percent of CA compared to children and adolescents. A significant groups x conditions interaction emerged only for the percent CA ($F_{(2,88)} =0.6, p = 0.6$; $F_{(2, 88)} =4.25, p=0.02$, respectively for the RT and the percent of CA). This interaction revealed that (i) children are less accurate in the BP and in the LP conditions ($79.8\pm 8.6\%$; $45.4\pm 9.2\%$ respectively for BP and LP) compared to adolescents ($86.4\pm 10.6\%$; $43.2\pm 8.6\%$ respectively for BP and LP) and to adults ($87.9\pm 7.6\%$; 56.8% respectively for BP and LP), and that (ii) adolescents were less accurate in the LP condition compared to adults.

These results revealed that according to the percent of correct answers, three dimensional perception mechanisms involved in mental rotation of body, required to compare the two body postures, were present and efficient as soon as 7 years old. Moreover, the better

performances of all groups in the BP condition underlines a facilitation to discriminate body postures compared to LEGO® shapes. Finally, the discrimination performances (i.e. lower RT and higher percent of CA) increased with age, independently to the nature of the visual stimulus (body versus LEGO®).

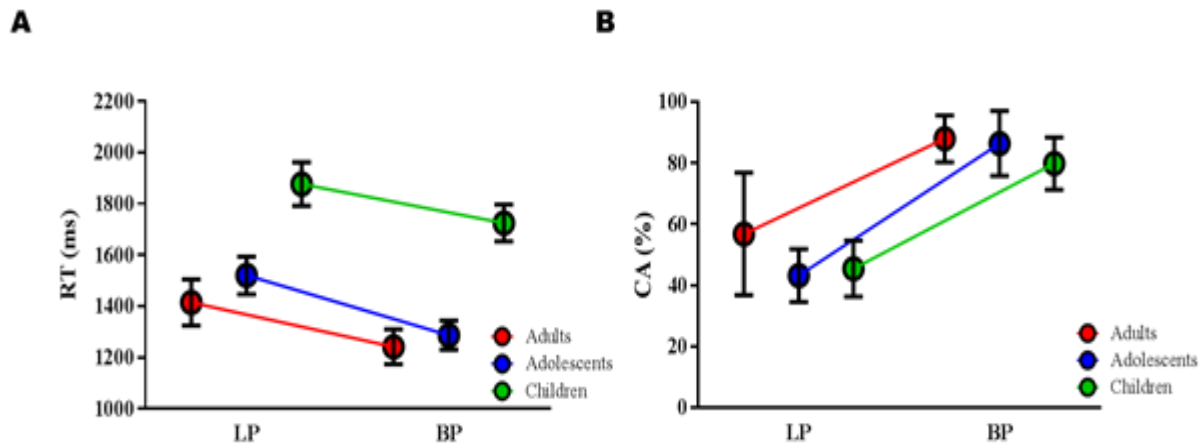


Figure 2: Performance in the discriminative task comparing either Body postures or LEGO shapes, for **A.** the reaction time and **B.** the percent of correct answers in the adults (red), the adolescents (blue) and the children (green) groups. Data are mean±SEM.

4. Experiment 2

The purpose of the second experiment was to evaluate whether the abilities of the human body perception could be modulated by a congruent or incongruent perception-action coupling. In other words, because the body schema is supramodal, we speculated that encoding body position on the basis of congruent information of others (visual) and proprioceptive information would facilitate body discrimination task. Conversely, we expected that incongruent action with respect to visual body stimuli would impact the perception-action functional link and impaired body discrimination task.

Participants, body posture stimuli, and sequential same-different visual matching task were the same as in *experiment 1*. In addition, participants were engaged to execute congruent or incongruent movement during the presentation of the reference posture. The body perception condition (*i.e.* BP) in *experiment 1* served here as control condition. Specific analyses on the reaction time were also conducted in addition to the usual analyses of the mean values.

4.1 Paradigm

During the presentation of the reference picture, sensory encoding would occur creating an internal representation of what is observed, stored in a short-term working memory (Todd & Marois, 2004). We supposed that manipulating the sensory encoding – i.e. congruent or incongruent information providing from self-movement – by increasing the sensory information would form (i) a multimodal representation when congruent information are encoding, (ii) a ‘noised’ representation when incongruent sensorimotor inputs are encoding. The manipulation of the encoding process should modulate the decision making, involving a comparator process (see Gold and Shadlen, 2007) between the first stored representation compared to the second posture to discriminate, that could impact reaction time and/or response accuracy of the participants (see Fig 3).

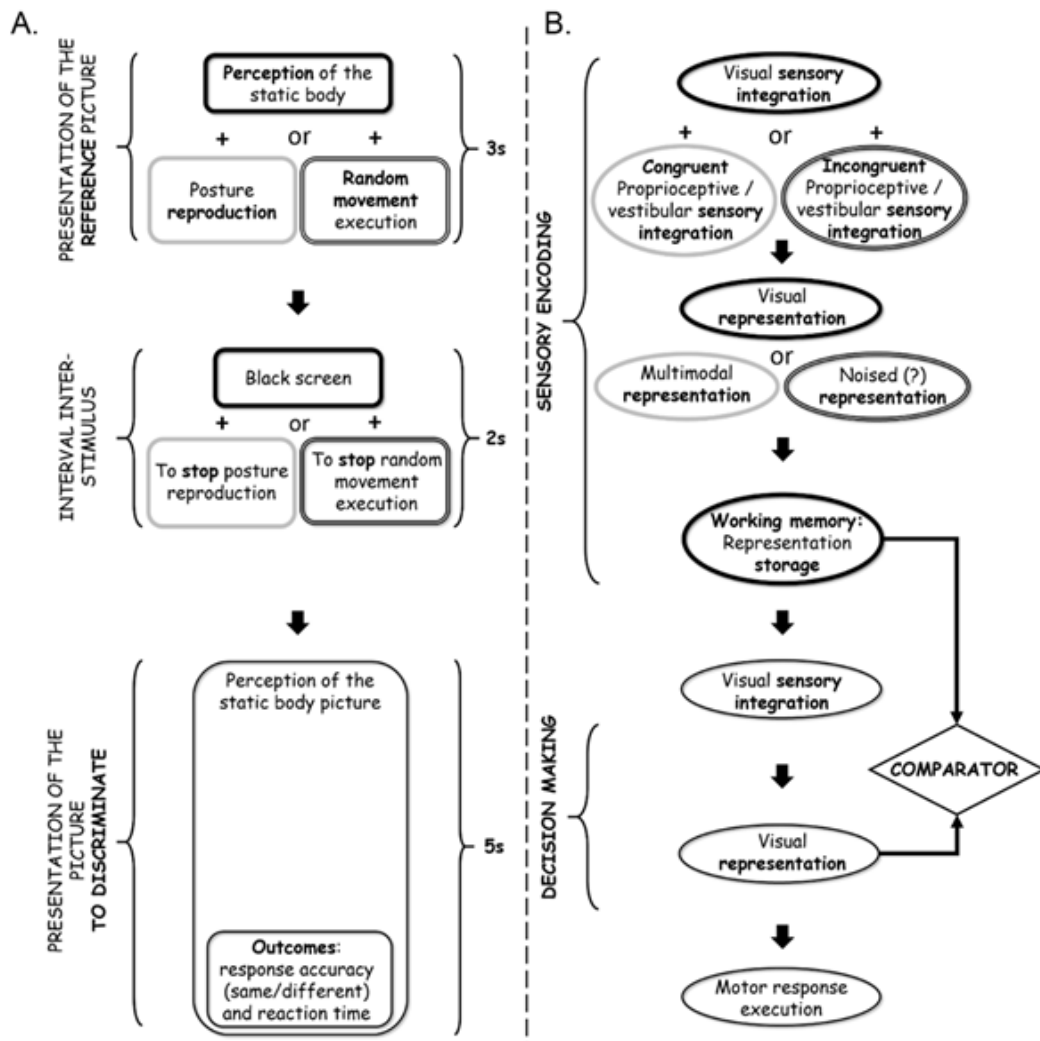


Figure 3: Paradigm used in the dual- same-different task. A. Experiment time course presenting elements composing the dual-task B. Cognitive processes associated to the different steps with respect to the experimental conditions.

4.2 Procedure

All participants stood in front of the monitor and were engaged in a dual-task paradigm. They had to perform the same-different visual matching task described in experiment 1, and to execute, during the perception phase, a secondary concurrent task consisting in (i) performing unrestricted and non-repetitive arms and legs movements (*i.e.* incongruent action; Incong) or in (ii) adopting the same posture as the one observed (*i.e.* congruent action; Cong). Participants were instructed to start moving or to start posing when the first picture appeared on the monitor and to regain a predefined initial position at the “STOP” signal. All participants as young as 6 years old understood correctly the instructions and had enough time to regain the initial position. During each trial, the first picture was presented 5 sec after the presentation of instructions (‘move your body’, ‘adopt the same posture’), followed by a 2 sec black screen, then the picture to discriminate was presented. The 24 trials in both conditions were divided in the same way as in the first experiment (4 blocks of 6 trials) and blocks were randomly presented during the task. Response accuracy and RT were recorded. For each subject and in all conditions the percent of correct answers (CA) and the mean RT of the CA were calculated.

4.3 Data analyses

In addition to the usual analyses of the mean values for RT and percent of CA, distribution analyses on RT of CA in the BP, the Incong, and the Cong conditions were also conducted using the “Vincent averaging” or “vincentization” technique. This method allows to estimate the distribution of the observations acquired for one condition (Burle et al., 2014; Ratcliff, 1979; Vincent 1912). For each participant, the reaction time distribution were binned in classes of equal size (*e.g.* same number of trials), and the mean of each bin was computed. Because of the small number of trials, only five bins containing 20% of the trials were used in the Vincent averaging, and the mean of each class was computed. From the individual vincentized distributions, the delta plots were estimated. This was done by plotting the difference between the values of the same bins of two experimental conditions against the average of the same two values. The data presented in the figures are the mean values of each bin averaged across subjects. According to previous study, the statistical analyses have been performed on the delta values and not on the slope (Burle et al., 2002).

4.4 Results

4.4.1 Congruent action modulates the perception in children and adolescents

Comparing the three conditions a task effect for both indices (*i.e.* RT and percent of CA) emerged ($F_{(2,176)}=32.96$; $p < 0.0001$, $F_{(2,176)}=9.02$, $p = 0.0002$, respectively for RT and percent of CA). Post hoc analyses revealed a longer RT in the Cong compared to the BP and to the Incong. In addition, a lower rate of CA in the Incong compared to the BP and to the Cong conditions was also reported (Fig. 4). Moreover, a group effect ($F_{(2,88)}=21.7$; $p < 0.0001$; $F_{(2,88)}=20.7$; $p < 0.0001$, respectively for RT and percent of CA) was reported. Children presented longer RT and lower rate of correct answers compared to adolescents and to adults. In addition, adolescents tended ($p=0.07$) to present a lower percent of CA compared to adults. No group x condition interaction was revealed both for RT and percent of CA ($F_{(2,176)}= 1.80$; $p= 0.13$; $F_{(2,176)}= 1.38$; $p= 0.24$, for RT and percent of CA respectively) .

To summarize, in children and adolescents, congruent action appeared to increase the RT but did not impact the percent of CA whereas incongruent action seemed to decrease the percent of CA rather than the RT. A low modulation was reported in adults either on RT or on percent of CA.

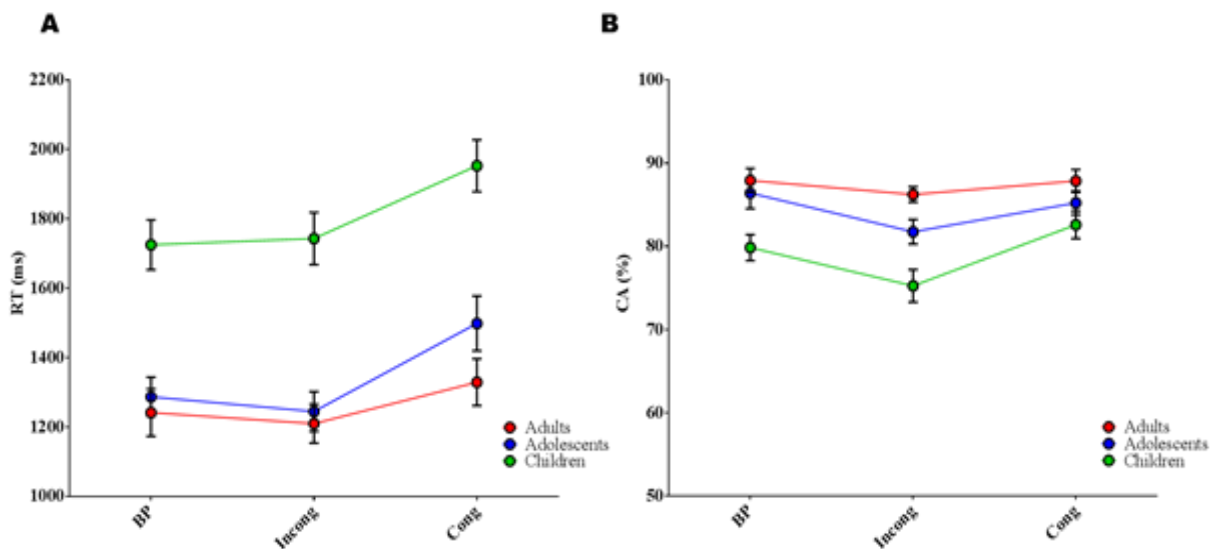


Figure 4: Performance in the dual-task comparing **A.** the reaction time and **B.** the percent of correct answers in BP, Cong and Incong conditions, for the adults (red), the adolescents (blue) and the children (green) groups. Data are mean \pm SEM.

4.4.2 *The additional contribution of the 'Vincentization'*

The distribution analyses on correct trials revealed a similar pattern of distribution for each condition in each group (Fig. 5). The distribution analyses of the BP and the Incong conditions seemed overlapped for each group. Using one sample t-test, the five bins of the delta plot for each group were compared to zero. The statistical analysis revealed that none of the five bins are different from zero ($t_{(28)}=0.08, -0.4, -0.8, -1.1, -1.4$; $p>0.05$ / $t_{(28)}= 0.02, -0.4, -2.06, -1.56, -0.49$; $p>0.05$ / $t_{(28)}= 1.07, 0.6, -0.03, 0.5, 0.5$; $p>0.05$ for the five consecutive bins respectively for the adults, the adolescents, and the children groups) confirming the overlap of both distributions in each group. This analysis confirmed that the additional random movement to encode body posture did not affect reaction time regardless of age, compared to the reaction time recorded in the BP condition. Moreover, the distribution analyses of the Cong condition presented a shift to the right compared to the other conditions – reflecting the longer RT exposed by the means values comparison. The statistical analysis of the delta plot Cong – BP revealed a marginal group effect ($F_{(2,88)}=2.85$; $p=0.06$). This suggests that the difference between BP and Cong tends to be higher in children and adolescents compared to the adults regardless of the bins' values. Furthermore, the visual inspection of the adults' delta plot presented a slope near to zero suggesting that the shift between BP and Cong was constant as the RT increased compared to children's and adolescents' delta plot which increased with time.

These latter results suggested that executing a congruent action during the encoding of the reference posture would impact the immediate body posture comparison differently depending of the age. In each group an additional time was needed to perform the Cong condition suggesting additive processes to discriminate the human posture when the model's body posture had been adopted previously. By contrast, executing random movement during the encoding phase compared to the BP condition did not impact the time to perform the discriminative task, whatever the age.

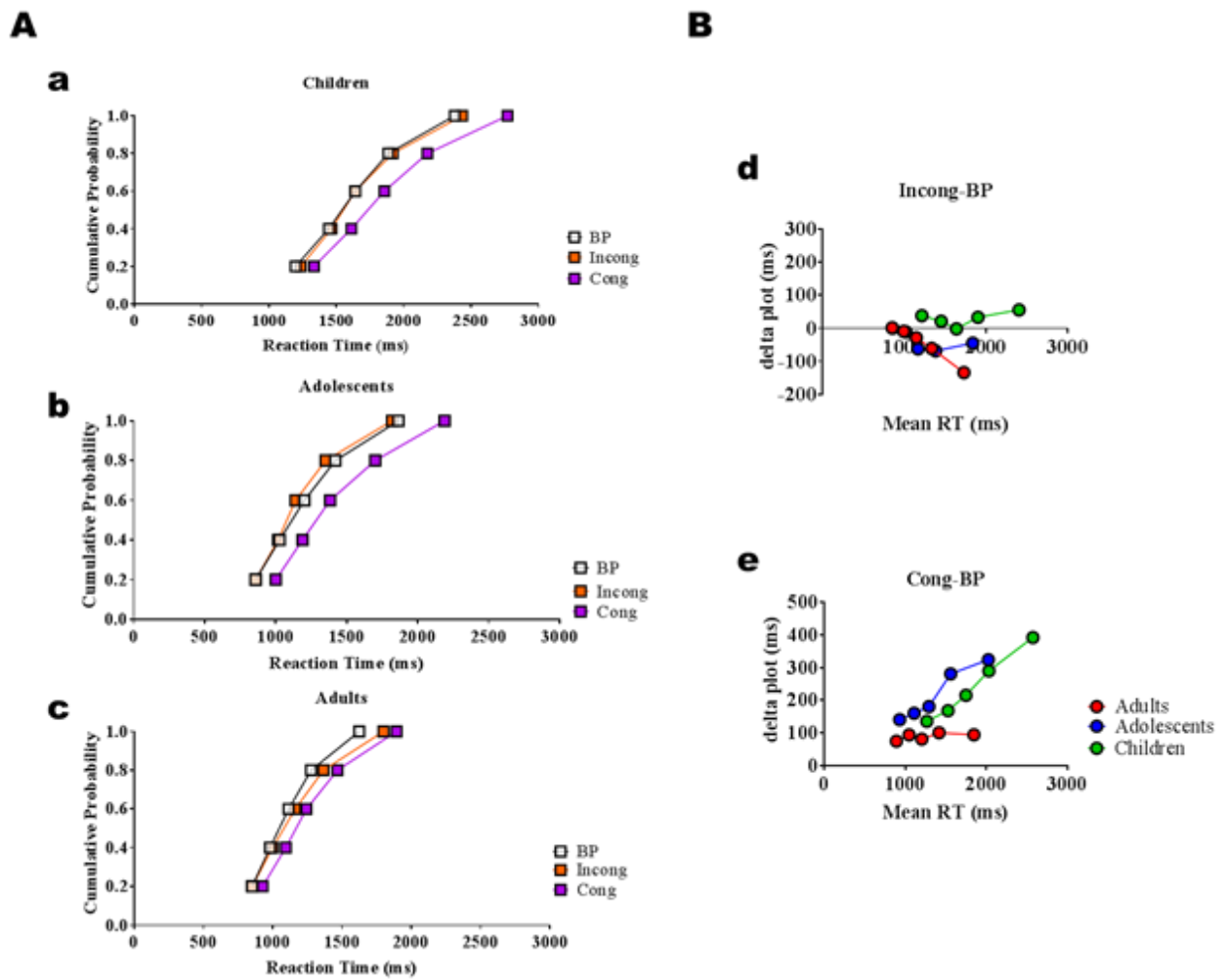


Figure 5: Representation of the distribution analyses ('Vincentization'). **A.** The distribution analyses on correct trials revealing a similar pattern of distribution for each condition in a. Children, b. Adolescents, and c. Adults. **B.** Delta-plot for d. Incongruent – BP conditions and e. Congruent – BP condition for the Adults (red), Adolescents (blue) and children (green) groups.

5. Discussion

The present study investigated the functional perception-action coupling as an essential link to build the body schema. Because motor experiences influence the strength of perception-action coupling, we explored the duality between vision and proprioception information about the self and others in body perception using a sequential same-different visual task from 7 years old to young adults. Overall, the results revealed a facilitation effect to perceive other's body postural changes compared to objects shapes modifications as early as 7 years old. Nevertheless, this ability needs a long time to mature as reflected by the lower performances in children compared to older groups. In addition, executing a congruent perception-action coupling during the perception of reference body picture increases the RT of children and adolescents without impacting the percent of CA, while executing an incongruent perception-action coupling directly impact the response accuracy. Lastly, in adults the modulation expected by congruent or incongruent perception-action coupling is less visible compared to the younger groups, suggesting a maturational effect on the strength of perception-action coupling subtending the internal representation of body for action during childhood and adolescence.

5.1 Visuo-spatial changes : specific body process with respect to object

The first result emerging from this study is the higher ability in perceiving bodies' postural changes compared to objects' configuration changes in the three groups. This suggests that a specific neural pathway to process bodies is already present in children as early as 7 years old. This finding is supported by the existence of a cortical network involving specific functional brain areas activated by human body stimuli, labelled the fronto-temporal-parietal “*mirror*” network (Urgesi et al., 2007). This cortical network includes an occipito-temporal pathway (i.e. visual ventral stream) which involves the extrastriate body area (EBA) and the fusiform body area (FBA), and an occipito-parietal pathway (i.e. visual dorsal stream) including posterior parietal areas (e.g. inferior parietal lobule) and frontal areas (Downing et al., 2001; Grosbras et al., 2012; Peelen and Downing, 2005; 2007; Taylor et al., 2007). Previous fMRI studies have reported the activation of both EBA and FBA for static body stimuli as early as 7 years old (Peelen et al., 2009; Pelphrey et al., 2009). Lastly, it has been reported that the activation of the EBA is strongly modulated by the planning and the execution of action even in the absence of direct vision of the moving body parts (Astafiev et al., 2004). Therefore, these specific cortical areas may support a shared mechanism involved in the perception of one's own and other's body as early as 7 years old supporting body representation building.

Despite the abilities of the younger groups to perceive configuration changes of bodies and objects, it is interesting to underline the developmental effect on both RT and percent of CA, for both stimuli. The increased RT reported in children may be related to a global immature processing speed regardless of the task. Indeed, processing speed is commonly interpreted as reflecting the efficiency with which information is processed. Reaction time has been found to decrease exponentially through childhood to adolescence across cognitive domains (Hale, 1990; Kail, 1993; Luna et al., 2004), as in our study. Moreover, the global lower percentage of CA in children and adolescents does not mainly reflect difficulties in three-dimensional rotation task, because previous developmental studies reported that this ability may be accurately used as early as the age of 5 (Frick et al., 2014).

The observed lower performances of children to perceive body postural changes compared to other groups could indicate an immature body processing. A lower activation of the EBA and the FBA has been observed comparing children from 6-11 years old to young adults revealing the slow maturation of body processing (Ross et al., 2014). Taken together, the ability to perceive other's postural changes may rely upon a specific functional cortical pathway, still immature during childhood.

5.2 How action influence perception: *interference or facilitation?*

In the second experiment we proposed to analyse how others' body perception is influenced by our actions. The first results revealed that an incongruent perception-action coupling decreased response accuracy in the three groups compared to the BP condition, with a more pronounced effect in children and adolescents. This result suggests an interference effect caused by the concurrent motor task performed during the perceptual encoding processes. This interference effect has been previously demonstrated and was interpreted as a decrease of subjects' sensitivity to visual stimuli due to the action execution (Jacobs and Shiffrar, 2005; Schütz-Bosbach and Prinz, 2007 for review). More precisely, studies investigating cognitive performances have revealed that the performance of the primary task (*e.g.* cognitive task such as working memory), could be modulated by a secondary task (*e.g.* motor task; see Pashler, 1994). The decrease of performance in a dual-task could be linked to the necessity to share attentional resources among tasks (see Pashler, 1994). In addition, developmental studies using dual-task, have reported that interference effect decreased from childhood to adults (Miller et al., 1991; Olivier et al., 2007; Palluel et al., 2010). These enhanced performances with age may

be due to greater cognitive resources or a more efficient allocation of these resources (Manis et al., 1980; Olivier et al., 2010; Palluel et al., 2010).

Therefore, one cannot rule out that the reduced performance observed in our study reflects a cognitive capacity limitation due to the dual-task requirement between performing unrestricted movement and visually memorizing other's posture which would share the body representation. More precisely, the divergence between information coming from self and others in our incongruent dual-task, would decrease the reliability to store body representation and succeed the task. The same kind of interference effect, evaluating the influence of perception on action – and not the influence of action on perception – has already been demonstrated in a task where subjects made arm movements at the same time they observed another human making the same or different arm movements (Kilner et al., 2003). The results demonstrated that observing other human executing incongruent movements induces a significant interference effect on the executed movements. The authors conclude that the simultaneous activation of the overlapping neural networks that process movement observation and execution infers a measurable cost to motor control (Kilner et al., 2003). This explanation may also account for the lower performances in the Incong condition observed in our study.

Another outcome of the experiment 2 was the RT increase in all groups during the Cong condition, whereas the percentage of CA is not impacted by the congruent action compared to the BP condition. Probably, the absence of performances improvement would reflect a ceiling effect in this task. Nevertheless, the comparison between Cong and Incong conditions revealed better performances in Cong conditions. This last result leads us to think that a congruent motor task would facilitate the perceptual encoding during this congruent dual task. This facilitating effect of action on perception has been demonstrated in several studies. Indeed, Miall et al. (2006) have shown that producing hand movements facilitates concurrent visual discrimination of hand. In addition, Reed and Farah (1995) using a similar paradigm to ours, showed that congruent self-generated movement of the observers improves the discrimination of body postures. They conclude that a multimodal body representation containing the spatial relations among parts of the body was accessed by both viewing another's body and moving one's own. In the same vein, the increased RT, observed in the Cong condition, is consistent with the involvement of additional cognitive processes which may not be used in the Incong condition. This could reflect the co-integration of visual and proprioceptive information, arising from perception and action, into a common body representation (*e.g.* Prinz, 1997, 2002). Participants may take more time to access to their stored internal multimodal representation to perform the discriminative task in the Cong condition.

Using the rubber hand illusion paradigm (Botvinick and Cohen, 1998), children from 4 to 10 years old reported the feeling that the rubber hand becomes a part of their own body (Botvinick and Cohen, 1998; Cowie et al., 2013, 2016; Tsakiris and Haggard, 2005). This latter result brings evidence that visual-kinaesthetic integration is effective during childhood. Moreover, it has been suggested that this multisensory integration mechanism to build a coherent representation of our own body, might be used for representing others people's bodies (Thomas et al., 2006). Therefore, children and adolescents as adults would integrate the congruent visuo-kinaesthetic information relying on the perception-action coupling to form a coherent body representation which should be used in the discriminative task to succeed the task despite the dual-task requirements discussed above.

Lastly, the “Vincentization analysis” revealed that an additional constant time is needed in adults to perceive postural changes compared to the younger groups in the Cong condition compared to the BP condition. This variable additional time in the younger groups may reflect a less effective process in the access to body representation. It has been reported that the access to internal representation engaged the frontoparietal network (Amemiya & Naito, 2016; Cignetti et al., 2014) which presents a slow maturation until adulthood (Jolles et al., 2011; Kelly et al., 2009). In addition, Urgesi et al. (2007) have revealed that in contrast to the local processing of the body (*i.e.* body parts), processing human bodies’ configurations (*i.e.* whole body unit) depends on an active contribution of the fronto-parietal “*mirror*” networks. Taken together, our results suggest a protracted maturation from childhood to adolescence of the fronto-parietal “*mirror*” network as revealed with the variable time they take to perform the Cong condition. Therefore, this slow maturation may be linked to the slow maturation of the body schema (Assaiante et al., 2014b).

Conclusion

Although a facilitation effect to extract visual information about others' body posture compared to objects is present as early as 7 years old, our results revealed that this mechanism would undergo a refinement until adulthood as it is revealed by the enhanced performances with age. In addition, analysing perception-action coupling we revealed an interference effect to perceive others' posture when incongruent actions are performed demonstrated by the decrease of performances accuracy. This could rely on the cognitive resources which are shared between executing incongruent action and the others' posture encoding in the incongruent dual task. However, executing a congruent action during the encoding increased the reaction time without impacting the performance accuracy. This last result may be explained by the use of an internal multimodal body representation to succeed the task. In addition, children and adolescents are more impacted by the congruent perception-action demonstrated by the longer and variable time children and adolescents take to perform the discriminative task. This suggests a slow maturation to access to multimodal body representations. Therefore, the assessment of the perception-action coupling may predict the degree of the body schema maturity. This expresses that the congruent perception-action coupling appears essential to build coherent and reliable body representation through childhood and adolescence.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest in relation to the present manuscript.

Acknowledgements

The authors are grateful to the children, the adolescents, and the adults for their precious collaboration. The authors are also grateful to Doris Mathisen who revised the English.

References

Amemiya, K., Naito, E., 2016. Importance of human right inferior frontoparietal network connected by inferior branch of superior longitudinal fasciculus tract in corporeal awareness of kinesthetic illusory movement. *Cortex J. Devoted Study Nerv. Syst. Behav.* 78, 15–30.

doi:10.1016/j.cortex.2016.01.017

Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., Vaugoyeau, M., 2014. Body schema building during childhood and adolescence: A neurosensory approach. *Neurophysiol. Clin. Neurophysiol.*,

Astafiev, S.V., Stanley, C.M., Shulman, G.L., Corbetta, M., 2004. Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nat. Neurosci.* 7, 542–548. doi:10.1038/nm1241

Botvinick, M., Cohen, J., 1998. Rubber hands “feel” touch that eyes see. *Nature* 391, 756–756. doi:10.1038/35784

Brass, M., Bekkering, H., Prinz, W., 2001. Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychol. (Amst.)*, Looking for stages 106, 3–22. doi:10.1016/S0001-6918(00)00024-X

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.-J., 2001. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci.* 13, 400–404. doi:10.1111/j.1460-9568.2001.01385.x

Buccino, G., Binkofski, F., Riggio, L., 2004. The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang., Language and MotorIntegration* 89, 370–376. doi:10.1016/S0093-934X(03)00356-0

Burle, B., Possamaï, C.-A., Vidal, F., Bonnet, M., Hasbroucq, T., 2002. Executive control in the Simon effect: an electromyographic and distributional analysis. *Psychol. Res.* 66, 324–336. doi:10.1007/s00426-002-0105-6

Burle, B., Spieser, L., Servant, M., Hasbroucq, T., 2014. Distributional reaction time properties in the Eriksen task: marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychon. Bull. Rev.* 21, 1003–1010. doi:10.3758/s13423-013-0561-6

Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P., 2006. Seeing or Doing? Influence of Visual and Motor Familiarity in Action Observation. *Curr. Biol.* 16, 1905–1910. doi:10.1016/j.cub.2006.07.065

Casile, A., Giese, M.A., 2006. Nonvisual Motor Training Influences Biological Motion Perception. *Curr. Biol.* 16, 69–74. doi:10.1016/j.cub.2005.10.071

Cignetti, F., Vaugoyeau, M., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Assaiante, C., 2014. Boosted activation of right inferior frontoparietal network: A basis for illusory movement awareness. *Hum. Brain Mapp.* 35, 5166–5178. doi:10.1002/hbm.22541

Cook, R., Bird, G., Catmur, C., Press, C., Heyes, C., 2014. Mirror neurons: from origin to function. *Behav. Brain Sci.* 37, 177–192. doi:10.1017/S0140525X13000903

Cowie, D., Makin, T.R., Bremner, A.J., 2013. Children's Responses to the Rubber-Hand Illusion Reveal Dissociable Pathways in Body Representation. *Psychol. Sci.* 24, 762–769. doi:10.1177/0956797612462902

Cowie, D., Sterling, S., Bremner, A.J., 2016. The development of multisensory body representation and awareness continues to 10 years of age: Evidence from the rubber hand illusion. *J. Exp. Child Psychol.* 142, 230–238. doi:10.1016/j.jecp.2015.10.003

Craighero, L., Bello, A., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 2002. Hand action preparation influences the responses to hand pictures. *Neuropsychologia* 40, 492–502. doi:10.1016/S0028-3932(01)00134-8

de Klerk, C.C.J.M., Johnson, M.H., Heyes, C.M., Southgate, V., 2015. Baby steps: investigating the development of perceptual–motor couplings in infancy. *Dev. Sci.* 18, 270–280. doi:10.1111/desc.12226

Decety, J., Grèzes, J., 1999. Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends Cogn. Sci.* 3, 172–178. doi:10.1016/S1364-6613(99)01312-1

Decety, J., Grèzes, J., 2006. The power of simulation: Imagining one's own and other's behavior. *Brain Res., Multiple Perspectives on the Psychological and Neural Bases of Understanding Other People's Behavior* 1079, 4–14. doi:10.1016/j.brainres.2005.12.115

Downing, P.E., Jiang, Y., Shuman, M., Kanwisher, N., 2001. A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science* 293, 2470–2473. doi:10.1126/science.1063414

Feldman, Robert Stephen, Philippot, P., Custrini, R.J., 1991. Social competence and nonverbal behavior, in: Feldman, R. S., Rim, B. (Eds.), *Fundamentals of Nonverbal Behavior, Studies in Emotion & Social Interaction*. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, France, pp. 329–350.

Fox, R., McDaniel, C., 1982. The perception of biological motion by human infants. *Science* 218, 486–487. doi:10.1126/science.7123249

Frick, A., Möhring, W., Newcombe, N.S., 2014. Development of mental transformation abilities. *Trends Cogn. Sci.* 18, 536–542. doi:10.1016/j.tics.2014.05.011

Gallese, V., Goldman, A., 1998. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends Cogn. Sci.* 2, 493–501.

Gold, J.I., Shadlen, M.N., 2007. The neural basis of decision making. *Annu. Rev. Neurosci.* 30, 535–574. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038

Grosbras, M.-H., Beaton, S., Eickhoff, S.B., 2012. Brain regions involved in human movement perception: a quantitative voxel-based meta-analysis. *Hum. Brain Mapp.* 33, 431–454. doi:10.1002/hbm.21222

Grossman, E., Donnelly, M., Price, R., Pickens, D., Morgan, V., Neighbor, G., Blake, R., 2000. Brain Areas Involved in Perception of Biological Motion. *J. Cogn. Neurosci.* 12, 711–720. doi:10.1162/089892900562417

Hale, S., 1990. A global developmental trend in cognitive processing speed. *Child Dev.* 61, 653–663.

Heyes, C., 2010. Where do mirror neurons come from? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 575–583. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.11.007

Hirai, M., Hiraki, K., 2005. An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cogn. Brain Res.* 22, 301–304. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.08.008

Hobson, H.M., Bishop, D.V.M., 2017. The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future. *R. Soc. Open Sci.* 4. doi:10.1098/rsos.160662

Jacob, P., 2009. A philosopher's reflections on the discovery of mirror neurons. *Top. Cogn. Sci.* 1, 570–595. doi:10.1111/j.1756-8765.2009.01040.x

Jacobs, A., Shiffrar, M., 2005. Walking perception by walking observers. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31, 157–169. doi:10.1037/0096-1523.31.1.157

Jolles, D.D., Buchem, V., A, M., Crone, E.A., Rombouts, S.A.R.B., 2011. A Comprehensive Study of Whole-Brain Functional Connectivity in Children and Young Adults. *Cereb. Cortex* 21, 385–391. doi:10.1093/cercor/bhq104

Kail, R., 1993. Processing Time Decreases Globally at an Exponential Rate during Childhood and Adolescence. *J. Exp. Child Psychol.* 56, 254–265. doi:10.1006/jecp.1993.1034

- Kelly, A.M.C., Di Martino, A., Uddin, L.Q., Shehzad, Z., Gee, D.G., Reiss, P.T., Margulies, D.S., Castellanos, F.X., Milham, M.P., 2009. Development of Anterior Cingulate Functional Connectivity from Late Childhood to Early Adulthood. *Cereb. Cortex* 19, 640–657. doi:10.1093/cercor/bhn117
- Kilner, J.M., Paulignan, Y., Blakemore, S.J., 2003. An Interference Effect of Observed Biological Movement on Action. *Curr. Biol.* 13, 522–525. doi:10.1016/S0960-9822(03)00165-9
- Knoblich, G., Flach, R., 2001. Predicting the Effects of Actions: Interactions of Perception and Action. *Psychol. Sci.* 12, 467–472. doi:10.1111/1467-9280.00387
- Lepage, J.-F., Théoret, H., 2006. EEG evidence for the presence of an action observation–execution matching system in children. *Eur. J. Neurosci.* 23, 2505–2510. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.04769.x
- Luna, B., Garver, K.E., Urban, T.A., Lazar, N.A., Sweeney, J.A., 2004. Maturation of Cognitive Processes From Late Childhood to Adulthood. *Child Dev.* 75, 1357–1372. doi:10.1111/j.1467-8624.2004.00745.x
- Manis, F.R., Keating, D.P., Morrison, F.J., 1980. Developmental differences in the allocation of processing capacity. *J. Exp. Child Psychol.* 29, 156–169. doi:10.1016/0022-0965(80)90098-3
- Marshall, P.J., Meltzoff, A.N., 2011. Neural mirroring systems: Exploring the EEG mu rhythm in human infancy. *Dev. Cogn. Neurosci.* 1, 110–123. doi:10.1016/j.dcn.2010.09.001
- Marshall, P.J., Young, T., Meltzoff, A.N., 2011. Neural correlates of action observation and execution in 14-month-old infants: an event-related EEG desynchronization study. *Dev. Sci.* 14, 474–480. doi:10.1111/j.1467-7687.2010.00991.x
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198, 75–78. doi:10.1126/science.198.4312.75
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1994. Imitation, Memory, and the Representation of Persons. *Infant Behav. Dev.* 17, 83–99. doi:10.1016/0163-6383(94)90024-8
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1997. Explaining Facial Imitation: A Theoretical Model. *Early Dev. Parent.* 6, 179–192.

- Miall, R.C., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S., Miall, J.D., 2006. Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia* 44, 966–976. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.09.006
- Miller, P.H., Seier, W.L., Probert, J.S., Aloise, P.A., 1991. Age differences in the capacity demands of a strategy among spontaneously strategic children. *J. Exp. Child Psychol.* 52, 149–165. doi:10.1016/0022-0965(91)90057-Y
- Naish, K.R., Barnes, B., Obhi, S.S., 2016. Stimulation over primary motor cortex during action observation impairs effector recognition. *Cognition* 149, 84–94. doi:10.1016/j.cognition.2016.01.008
- Nyström, P., 2008. The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Soc. Neurosci.* 3, 334–347. doi:10.1080/17470910701563665
- Olivier, I., Cuisinier, R., Vaugoyeau, M., Nougier, V., Assaiante, C., 2010. Age-related differences in cognitive and postural dual-task performance. *Gait Posture* 32, 494–499. doi:10.1016/j.gaitpost.2010.07.008
- Palluel, E., Nougier, V., Olivier, I., 2010. Postural control and attentional demand during adolescence. *Brain Res.* 1358, 151–159. doi:10.1016/j.brainres.2010.08.051
- Pashler, H., 1994. Dual-task interference in simple tasks: Data and theory. *Psychol. Bull.* 116, 220–244. doi:10.1037/0033-2909.116.2.220
- Peelen, M.V., Downing, P.E., 2005. Within-subject reproducibility of category-specific visual activation with functional MRI. *Hum. Brain Mapp.* 25, 402–408. doi:10.1002/hbm.20116
- Peelen, M.V., Glaser, B., Vuilleumier, P., Eliez, S., 2009. Differential development of selectivity for faces and bodies in the fusiform gyrus. *Dev. Sci.* 12, F16-25. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00916.x
- Pelphrey, K.A., Lopez, J., Morris, J.P., 2009. Developmental continuity and change in responses to social and nonsocial categories in human extrastriate visual cortex. *Front. Hum. Neurosci.* 3. doi:10.3389/neuro.09.025.2009
- Prinz W. Experimental approaches to imitation. In: Meltzoff A. N., Prinz W., editors. *The imitative mind: Development, evolution and brain bases*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2002. pp. 143–162.

- Prinz, W., 1997. Perception and Action Planning. *Eur. J. Cogn. Psychol.* 9, 129–154.
doi:10.1080/713752551
- Ratcliff, R., 1979. Group reaction time distributions and an analysis of distribution statistics. *Psychol. Bull.* 86, 446–461. doi:10.1037/0033-2909.86.3.446
- Reed, C.L., Farah, M.J., 1995. The psychological reality of the body schema: a test with normal participants. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 21, 334–343.
- Reid, V.M., Hoehl, S., Striano, T., 2006. The perception of biological motion by infants: An event-related potential study. *Neurosci. Lett.* 395, 211–214. doi:10.1016/j.neulet.2005.10.080
- Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The Mirror-Neuron System. *Annu. Rev. Neurosci.* 27, 169–192.
doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V., 2001. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 661–670. doi:10.1038/35090060
- Ro, T., Friggel, A., Lavie, N., 2007. Attentional biases for faces and body parts. *Vis. Cogn.* 15, 322–348. doi:10.1080/13506280600590434
- Ross, P.D., de Gelder, B., Crabbe, F., Grosbras, M.-H., 2014. Body-selective areas in the visual cortex are less active in children than in adults. *Front. Hum. Neurosci.* 8. doi:10.3389/fnhum.2014.00941
- Saxe, R., 2005. Tuning forks in the mind: Reply to Goldman and Sebanz. *Trends Cogn. Sci.* 9, 321.
doi:10.1016/j.tics.2005.05.011
- Simion, F., Regolin, L., Bulf, H., 2008. A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 809–813. doi:10.1073/pnas.0707021105
- Southgate, V., Johnson, M.H., Osborne, T., Csibra, G., 2009. Predictive motor activation during action observation in human infants. *Biol. Lett.* rsbl20090474. doi:10.1098/rsbl.2009.0474
- Taylor, J.C., Wiggett, A.J., Downing, P.E., 2007. Functional MRI analysis of body and body part representations in the extrastriate and fusiform body areas. *J. Neurophysiol.* 98, 1626–1633.
doi:10.1152/jn.00012.2007

- Tessari, A., Rumiati, R.I., 2002. Motor distal component and pragmatic representation of objects. *Cogn. Brain Res.* 14, 218–227. doi:10.1016/S0926-6410(02)00133-7
- Thomas, R., Press, C., Haggard, P., 2006. Shared representations in body perception. *Acta Psychol. (Amst.)* 121, 317–330. doi:10.1016/j.actpsy.2005.08.002
- Todd, J.J., Marois, R., 2004. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature* 428, 751–754. doi:10.1038/nature02466
- Tsakiris, M., Haggard, P., 2005. The Rubber Hand Illusion Revisited: Visuotactile Integration and Self-Attribution. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31, 80–91. doi:10.1037/0096-1523.31.1.80
- Urgesi, C., Calvo-Merino, B., Haggard, P., Aglioti, S.M., 2007. Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 27, 8023–8030. doi:10.1523/JNEUROSCI.0789-07.2007
- van Elk, M., van Schie, H.T., Hunnius, S., Vesper, C., Bekkering, H., 2008. You'll never crawl alone: Neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy. *NeuroImage* 43, 808–814. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.07.057
- Vincent, S. B. 1912. The function of the vibrissae in the behavior of the white rat. *Animal Behavior Monographs*, 1(5), 1–82.
- Virji-Babul, N., Rose, A., Moiseeva, N., Makan, N., 2012. Neural correlates of action understanding in infants: influence of motor experience. *Brain Behav.* 2, 237–242. doi:10.1002/brb3.50
- Wilson, M., Knoblich, G., 2005. The Case for Motor Involvement in Perceiving Conspecifics. *Psychol. Bull.* 131, 460–473. doi:10.1037/0033-2909.131.3.460

IV. Discussion générale

Les travaux de cette thèse ont eu pour but de comprendre la construction du schéma corporel au cours de l'enfance et l'adolescence en explorant l'intégration proprioceptive à la fois au niveau comportemental et au niveau de la maturation des bases neurales sous-jacentes. Nos travaux ont révélé que les bases neurales du schéma corporel présentent une mise en place précoce assortie d'une maturation tardive, étayée aussi bien par une moindre activation du réseau spécifique que par l'engagement de structures extérieures (*i.e.* cortex frontopolaire et cervelet) rencontrées uniquement chez l'enfant. Enfin, en dépit d'un traitement perceptif spécifique des corps opérationnel précocement au cours du développement, la construction multisensorielle d'une représentation du corps se révèle, quant à elle, particulièrement longue à se mettre en place au cours de l'enfance et de l'adolescence, reflétant ainsi toute la complexité de la maturation du schéma corporel dans un corps et un cerveau qui se transforment.

1. Bases neurales du schéma corporel et principes neurodéveloppementaux

A. *Mise en place précoce des bases neurales*

Nos études d'imagerie cérébrale sur l'intégration des informations proprioceptives ont révélé que les régions formant le réseau sensorimoteur et le réseau frontopariétal (Etude 1) ainsi que leurs interactions fonctionnelles (Etude 2) sont retrouvées à la fois chez les enfants (7-8 et 11-12 ans) et les adultes. Ces résultats révèlent que les bases neurales sous-tendant la colonne vertébrale du schéma corporel sont déjà établies dès l'âge de 7-8 ans. Ainsi, à partir de cette ossature opérationnelle, des fonctions de plus en plus complexes pourraient être implémentées au cours de l'enfance et de l'adolescence.

Ce neurodéveloppement du schéma corporel obéit aux grands principes développementaux qui gouvernent le développement fonctionnel du cerveau, récemment établis à la suite de l'explosion des études en neuroimagerie et notamment en imagerie fonctionnelle de repos chez l'enfant au développement typique et atypique (Menon, 2013 pour revue). Ainsi, l'étude du neurodéveloppement d'une fonction spécifique apporte non seulement de la connaissance sur le développement de circuits fonctionnels spécifiques, mais de façon plus générale, contribue à identifier les principes fondamentaux de l'organisation du développement cérébral. Parmi ces

grands principes, il a été montré, à partir d'études de connectivité sur cerveau entier, que les réseaux anatomiques sont déjà établis à partir de 2 ans et que les caractéristiques topologiques clés de l'architecture fonctionnelle du cerveau sont matures à partir de 8 ans (Menon, 2013 pour revue). Dès lors, l'existence d'un réseau sensorimoteur équivalent à celui de l'adulte dès l'âge de 7-8 ans, permet à la fois l'activation des différentes structures supportant l'intégration proprioceptive mais également les interactions entre le réseau sensorimoteur et le réseau frontopariétal pour assurer le développement des représentations du corps en action.

B. Influence de la maturation structurelle sur la maturation fonctionnelle

Malgré l'établissement précoce des bases neurales du schéma corporel, nos résultats révèlent également différentes formes d'immaturité, tant en terme de sous-activation des structures clés impliquées dans une tâche d'illusion de mouvement (Etude 1) – *i.e.* le cortex pariétal postérieur et le cortex somatosensoriel – qu'en terme de connectivité fonctionnelle entre les réseaux sensorimoteur et frontopariétal corrélée à un indicateur de positionnement segmentaire (Etude 2). Cette immaturité pourrait en partie être expliquée par la maturation structurelle à la fois au niveau de la perte de matière grise et de l'augmentation de matière blanche observées au cours de l'enfance et de l'adolescence (Gogtay et al., 2004 ; Shaw et al., 2008 ; Lu et al., 2009 ; Wendelken et al., 2011). Dans l'étude 1, nous avons notamment démontré que la sous-activation corticale chez l'enfant à partir de 7-8 ans, provient d'une moindre maturité de la matière grise et de la matière blanche. Cette maturation structurelle pourrait également induire un changement de patron dans les relations qu'entretiennent des régions cérébrales distantes et donc expliquer l'effet développemental révélé dans l'étude 2. En effet, en renforçant (*i.e.* myélinisation) ou diminuant certaines connexions structurelles (*i.e.* élagage synaptique), l'efficacité dans le transfert d'informations entre différentes régions ou réseaux pourrait être améliorée.

Les régions cérébrales liées fonctionnellement étant structurellement interconnectées (Greicius et al., 2009 ; van den Heuvel et al., 2009), l'organisation et l'intégrité des tractus de matière blanche ont été rapportées comme étant directement reliées au niveau de connectivité fonctionnelle entre les régions cérébrales (van den Heuvel et al., 2008). Ceci suggère que le patron immature observé entre le réseau frontopariétal et le réseau sensorimoteur pourrait être lié à une maturation tardive des tractus de matière blanche reliant ces deux réseaux. Plus précisément, la maturation des tractus de matière blanche (*e.g.* augmentation de la myélinisation

et du diamètre axonale) améliorant le degré d'organisation structurelle du réseau ainsi que la vitesse de conduction des informations à travers des régions cérébrales largement distribuées, va permettre d'augmenter la synchronie entre des événements synaptiques (Paus, 2010). Cette maturation structurelle augmente de façon significative le niveau d'activation mais également de l'efficacité – *i.e.* meilleure intégration et ségrégation – des réseaux cérébraux (Hagmann et al. 2010).

C. L'engagement du cervelet et du cortex frontopolaire au service de la maturation du schéma corporel

L'immaturation du réseau cérébral du schéma corporel se caractérise également dans nos études développementales (1 et 2) par l'engagement de structures additionnelles (*i.e.* cortex frontopolaire et cervelet) n'étant pas observé dans le réseau de l'adulte. De plus, il s'avère que le cortex frontopolaire n'est pas une structure rapportée comme faisant partie du réseau sous-tendant les représentations du corps (Etude 1). Le cervelet, quant à lui, malgré son implication dans les représentations internes chez l'adulte (*e.g.* Wolpert et al., 1998 ; Strick et al., 2009), apparaît se désengager du réseau sous-tendant les représentations du corps permettant de réaliser une tâche de repositionnement articulaire, précisément chez l'adulte (Etude 2). Ainsi, l'engagement du cervelet et du cortex frontopolaire apparaît essentiel chez l'enfant âgé de 7-8 à 12 ans pour établir et consolider les représentations internes. Ce résultat majeur s'ajoute à une littérature développementale des fonctions cognitivo-motrices dans laquelle ces deux structures font à la fois l'objet de co-activation et suivent des trajectoires développementales similaires (Diamond, 2000). Ces deux structures possèderaient au cours du développement un rôle consolidateur dans la construction des représentations internes de l'action et du schéma corporel.

D. Le désengagement des structures cérébrales : une signature développementale de la spécialisation des réseaux fonctionnels

Il a été rapporté chez l'adulte que le cortex préfrontal, par l'intermédiaire de connexions descendantes, coordonne l'activation de multiples régions de façon à mieux représenter mentalement les stimuli sensoriels (Gazzaley et al., 2007 ; Gazzaley & D'esposito, 2007). Ainsi, l'engagement du cortex frontopolaire chez les enfants impliqués dans une tâche de vibrations tendineuses (Etude 1) permettrait d'optimiser les échanges d'informations entre les différentes régions du réseau du schéma corporel, au demeurant encore immatures et ainsi d'accéder à des représentations conscientes du corps en action, révélées par des illusions de mouvement. Concernant le désengagement du cervelet dans la construction des représentations du corps, un parallèle avec les processus d'apprentissage chez l'adulte peut être fait. Le cervelet se désengageant chez l'adulte, une fois la tâche apprise (*e.g.* Flament et al., 1996 ; Imamizu et al., 2000), de façon similaire, le cervelet se désengagerait du réseau des représentations du corps lorsque celles-ci sont consolidées chez l'enfant.

En conséquence, le désengagement du cervelet et du cortex frontopolaire avec le développement signerait un processus de spécialisation du réseau du schéma corporel, devenant plus efficace pour traiter et intégrer à différents niveaux, les informations provenant du corps et ainsi construire et maintenir des représentations internes fiables. Chez l'adulte, ces structures pourraient être réengagées lors de tâches d'apprentissage (*i.e.* Karni et al., 1995 ; 1998 ; Damasio, 1996) ou dans des tâches complexes (*e.g.* adopter la perspective subjective d'un autre individu ; Decety & Sommerville 2003 ; Ruby & Decety, 2001) permettant d'ajuster plus rapidement les représentations internes.

2. Le couplage perception-action alimente la maturation du schéma corporel

La dernière expérience de cette thèse a contribué à établir que le couplage perception-action est un lien fonctionnel essentiel dans la construction et la réactualisation du schéma corporel au cours de l'enfance et de l'adolescence. De précédentes études ont révélé que l'expérience motrice renforce ce couplage chez l'adulte comme chez l'enfant notamment à partir de protocoles d'apprentissage sensorimoteur (e.g. Calvo-Merino et al., 2006 ; de Klerk et al., 2015 ; van Elk et al. 2008). Les principales questions que nous nous sommes posés était de connaître l'impact de l'action sur la perception du corps, à la fois de son propre corps mais aussi du corps d'autrui et d'évaluer le gain de l'intégration visuo-proprioceptive sur le versant perceptif chez l'enfant et l'adolescent.

A. *Mise à jour du schéma corporel : de la dominance des informations visuelles vers une intégration visuo-proprioceptive*

Il est apparu dans cette dernière étude, qu'un couplage perception-action congruent entraînait une augmentation du temps de réaction chez les enfants et les adolescents mais également chez les adultes, sans toutefois améliorer les performances. Cependant, ce couplage perception-action congruent semble avoir une plus forte influence chez les enfants et les adolescents, comme le révèlent les temps de réaction plus longs et plus variables en comparaison des adultes. Ces allongements des durées de traitement peuvent être expliqués par l'utilisation d'une représentation multimodale du corps afin de réaliser la tâche de discrimination. L'intégration multisensorielle encore en cours de maturation au cours de l'enfance et de l'adolescence (Assaiante et al., 2014 ; Cignetti et al., 2014) pourrait expliquer l'absence de gain de performance à utiliser une représentation multimodale du corps, en comparaison d'une représentation du corps principalement visuelle. En effet, la modalité visuelle est connu pour être préférentiellement utilisée chez l'enfant et l'adolescent comme un référentiel sensoriel stable, par opposition à la proprioception davantage affectée par les modifications morphologiques subies au cours l'enfance et de l'adolescence (Assaiante et al., 2014 ; Cignetti et al., 2013 ; Viel et al., 2009).

En utilisant des protocoles d'adaptation visuo-motrice (*e.g.* tracer un trait d'un point A à un point B en introduisant une rotation sur le retour visuel du mouvement), il est apparu qu'avant 8 ans les enfants ajusteraient leur représentations internes en se basant principalement sur les informations visuelles (Contreras-Vidal, 2006 ; Contreras-Vidal et al., 2005 ; Kagerer & Clark, 2014). A partir de 8 ans les enfants commenceraient à intégrer les informations proprioceptives pour construire leurs représentations internes. Ces mêmes études ont également révélé qu'à partir de 8-9 ans les enfants étaient plus affectés par les conflits visuo-moteurs et présentaient également un post-effet suite à ce conflit par rapport aux enfants plus jeunes. (Contreras-Vidal et al., 2005). De plus, Kagerer et Clark (2014) en utilisant un paradigme d'adaptation visuo-motrice similaire, ont rapporté qu'au fur et à mesure de l'exécution motrice basée uniquement sur les informations kinesthésiques, les enfants âgés de 9 à 12 ans présentent une dé-adaptation plus rapide que les enfants plus jeunes (*i.e.* 5 à 8 ans). Ceci suggère qu'à partir de 8-9 ans les informations proprioceptives commencent à être intégrées dans les représentations internes et permettent une mise à jour plus rapide.

Néanmoins, cette intégration proprioceptive pour la mise à jour des représentations n'est pas encore optimale et la repondération sensorielle en faveur des informations proprioceptives pour contrôler son corps est tardive au cours de l'ontogénèse (Gori et al., 2008 ; Nardini et al., 2008, 2010 ; Viel et al., 2009). Par conséquent, l'ajout d'informations proprioceptives dans la construction d'une représentation interne via un couplage congruent perception-action n'entraîne pas le gain escompté ni dans la rapidité ni dans la performance des enfants et des adolescents pour percevoir la posture d'un autre individu du fait d'une intégration multisensorielle et d'une repondération sensorielle présentant une maturation tardive.

B. Corrélats cérébraux du couplage perception-action et du schéma corporel

Les résultats de l'étude 3 ont également révélé une facilitation dans la perception visuo-spatiale des corps en comparaison d'objets, dès l'âge de 7 ans. Cette facilitation pour le traitement visuo-spatial des corps, qui émerge relativement tôt, s'améliore également avec l'âge. Plusieurs études de neuroimagerie ont rapporté l'existence d'un réseau cortical montrant une activation sélective lors de la présentation de stimuli représentant le corps humain ou des segments corporels. Ce réseau cortical (Figure 4) reposerait sur la contribution de la voie visuelle ventrale (occipito-temporal) comprenant l'aire extrastriée du corps ou EBA (de l'anglais *extrastriate body area*), le gyrus fusiforme du corps ou FBA (de l'anglais *fusiform body area*) et de la voie visuelle dorsale (occipito-pariétal-frontal) impliquant des régions occipitales, le cortex pariétal postérieur (e.g. le lobule pariétal inférieur) et des régions frontales (Downing et al., 2001 ; Grosbras et al., 2012 ; Peelen et al., 2009 ; Peelen & Downing, 2007, 2005 ; Taylor et al., 2007). Le traitement visuel de la configuration des corps humain apparaît donc supporté par une contribution active d'un large réseau « *miroir* » fronto-temporo-pariétal, (Urgesi et al., 2007).

Lors de la perception de posture humaine, l'implication de ces deux systèmes (voie ventrale et dorsale) serait essentielle dans le traitement des stimuli visuels afin d'identifier les segments corporels impliqués dans la posture ainsi que leur position dans l'espace.

La présence et la fonctionnalité de ce réseau spécifique impliqué dans le traitement visuel des corps humain a également été observée chez des enfants dès 7 ans (Peelen et al., 2009 ; Pelphrey et al., 2009). Par conséquent, la facilitation de la discrimination de posture humaine observée dès l'âge de 7 ans pourrait être sous-tendue par ce réseau cortical spécifique. De plus, Urgesi et al. (2007) ont également révélé que le traitement de la configuration globale du corps dépendait de l'activation de la composante fronto-pariétale, composante également impliqué dans les représentations internes du corps (Naito et al., 2016). La voie visuelle dorsale sous-tendrait les mécanismes observés dans le couplage perception-action (Pisella et al., 2009) pourrait alors contribuer au développement fonctionnel des réseaux sous-tendant les capacités visuo-motrices et visuo-perceptives de haut niveau (Pisella et al., 2013) comme par exemple la perception de la position d'autre individu. En conséquence, ce réseau fronto-pariétal « *miroir* » pourrait supporter les mécanismes à la fois impliqués dans la perception de son propre corps mais également du corps des autres (Figure 10).

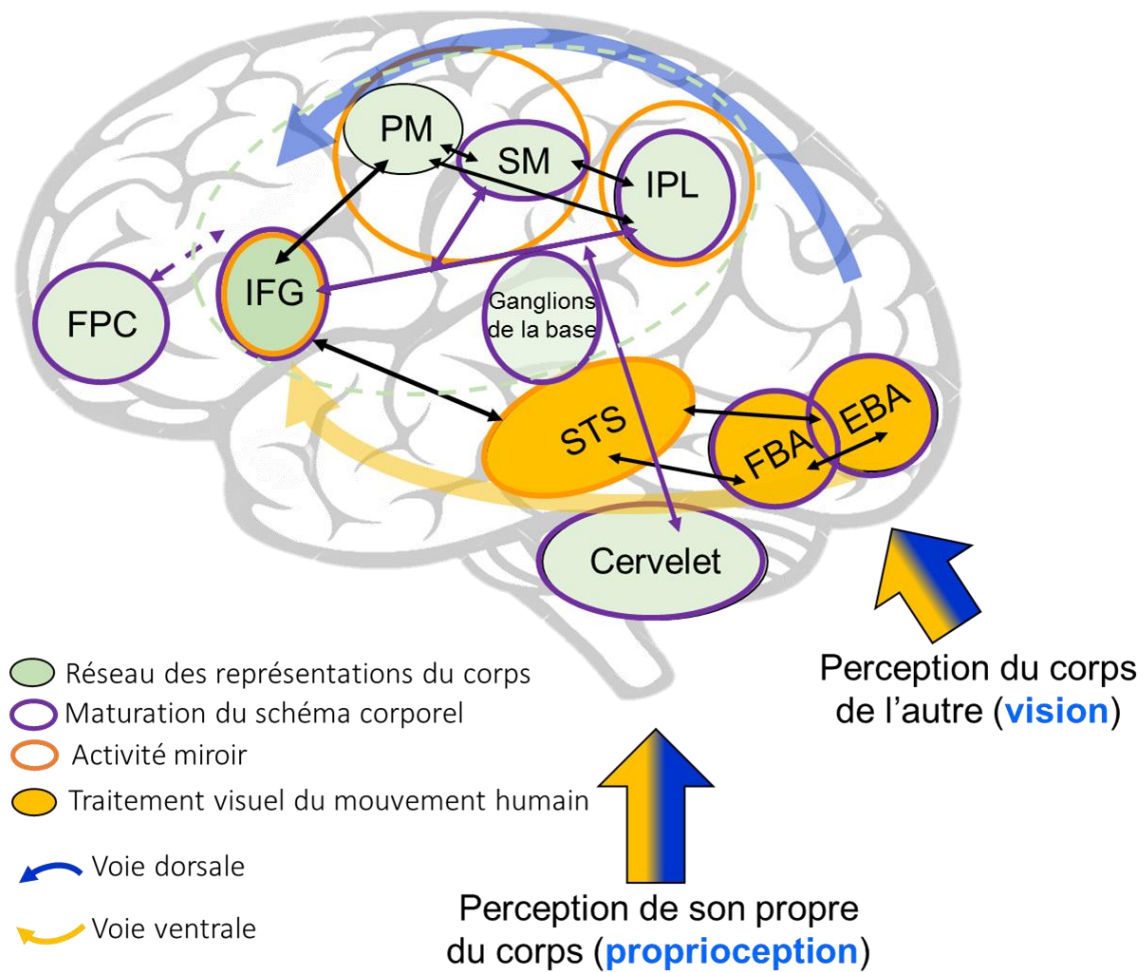


Figure 10 : Représentation des voies visuelles dorsale et ventrale, composant le réseau fronto-temporo-pariétal impliqué dans la perception et le traitement des informations du corps. La voie dorsale (flèche bleue) partage des régions communes (frontopariétal, sensorimoteur) avec les réseaux sous tendant les représentations du corps (vert) et du système de neurones miroirs (cercle orange). La voie ventrale (flèche jaune) va impliquer des structures fonctionnelles spécifiques (orange) dans le traitement des informations provenant du corps (soi et autrui). Les deux flèches bicolores représentent les inputs sensoriels qui vont être traité à la fois par la voie dorsale et ventrale. Les cercles violets représentent les structures présentant une maturation depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte.

Cependant, notre troisième étude révèle que cette facilitation pour le traitement visuo-spatial des corps s'améliore avec l'âge, ce qui est cohérent avec une maturation tardive du réseau fronto-temporo-pariétal. A ce propos, une étude comparant l'activité du réseau fronto-temporo-pariétal entre des enfants âgés de 6 à 11 ans et des jeunes adultes a révélé une diminution de l'activité de l'EBA et du FBA répondant spécifiquement aux stimuli corporels, chez les enfants, attestant ainsi une lente maturation dans le traitement des informations du corps (Ross et al., 2014), en dépit d'une émergence précoce.

Par ailleurs, il a été révélé au cours du développement que la perception des caractéristiques visuo-spatiales élémentaires engageant la voie visuelle dorsale présentait un long développement pouvant se prolonger dans l'adolescence (Pisella et al., 2013). En effet, Pisella et al. (2013) en utilisant des tests spécifiques des traitements visuels de haut niveau reposant sur la voie visuelle dorsale, ont observé que les enfants entre 8 et 12 ans possédaient des aptitudes équivalentes aux adultes pour percevoir certaines caractéristiques visuo-spatiales (*e.g.* comparaison de longueur ou de taille). A l'inverse sur d'autres caractéristiques (*e.g.* jugement d'angle et estimation de la médiane) ces mêmes enfants présentent un plus faible niveau de performance par rapport aux adultes. Ces auteurs suggèrent alors, une maturation de la voie visuelle dorsale qui se prolonge au cours de l'adolescence, en accord avec les études développementales de Klaver et al. (2011) qui rapportent une augmentation avec l'âge de l'activité du cortex pariétal postérieur associée à une perception visuelle de haut niveau.

Par conséquent, le couplage perception-action favorisant l'intégration des informations visuelles et proprioceptives est sous-tendu par un réseau cérébral qui présente de larges points communs avec le réseau sous-tendant le schéma corporel, attestant ainsi sa contribution à la maturation des représentations internes du corps. Ce couplage perception-action au cours du développement influencerait le développement de la perception et du traitement de la position des segments corporels à la fois de son propre corps mais également du corps d'autres individus. Ainsi, évaluer le couplage perception-action permettrait d'évaluer le degré de maturité du schéma corporel au cours du développement typique ou atypique.

3. Conclusion et Perspectives

La place centrale occupée par les représentations internes du corps en action a largement impacté les recherches en neurosciences ces dernières années, notamment dans le but d'explorer toute l'étendue de leur soubassement cérébral chez l'adulte et au cours du vieillissement. Il ressort de cette thèse que les représentations du corps semblent être majoritairement supportées par des régions cérébrales fonctionnellement connectées pouvant ainsi favoriser un échange d'informations, appartenant à la fois au réseau sensorimoteur et au réseau frontopariétal. Poursuivre l'exploration des bases neurales du schéma corporel au cours des périodes charnières constituées par l'enfance tardive et le début de l'adolescence, est un enjeu capital pour comprendre les processus neurodéveloppementaux aussi bien typiques qu'atypiques. Cette maturation tardive semble être liée à une longue construction des réseaux cérébraux à la fois au niveau structurel et fonctionnel. En dépit des études neurodéveloppementales de plus en plus nombreuses chez l'enfant et l'adolescent au développement typique et atypique, l'élaboration d'un réseau à large échelle au cours du développement supportant la mise en place du schéma corporel reste encore à clarifier. Quelques pistes sont proposées pour conclure cet ouvrage afin d'approfondir les connaissances dans le domaine encore novateur de la construction du schéma corporel dans un corps et un cerveau en pleine mutation.

A. Le réseau de l'intégration proprioceptive : de l'enfance à l'adolescence

Nous avons vu au cours de cette thèse que la proprioception est une information sensorielle de première importance pour la construction mais également pour la réactualisation des représentations internes du corps (Paillard, 1982 ; Proske & Gandevia, 2012). Il est donc possible que le développement du schéma corporel soit grandement contraint par le développement de la capacité à intégrer des informations proprioceptives. La période de l'adolescence, avec ses modifications hormonales et morphologiques massives, reste à explorer et à comparer directement à mes études effectuées chez l'enfant. Dans une étude récente, dont je suis co-auteur, Cignetti et al. (2017) ont révélé une réorganisation fonctionnelle du réseau d'intégration proprioceptive, sur la base d'un élagage fonctionnel, débutant au cours de l'adolescence et qui se poursuivrait au-delà de cette période. Ces différences développementales ciblent une étape de transition clé entre la pré-adolescence (11-13 ans) et l'adolescence (14-16 ans) pouvant signer l'amélioration de l'intégration des informations proprioceptives. Une comparaison directe reste à faire avec les enfants (Fontan et al., 2017) sur la base d'une analyse

en connectivité fonctionnelle. En associant une analyse univariée classique avec une analyse de corrélation des séries beta extrait l'activité BOLD évoqué par les stimulations tendineuses, nous pourrions analyser les connexions fonctionnelles entre des régions cibles, comme par exemple le putamen et le gyrus supramarginal et toutes les autres structures du cerveau (*i.e.* connectivité fonctionnelle inter-régionales) lors de l'intégration des informations proprioceptives.

La restructuration du réseau d'intégration proprioceptive pourrait débuter avant la période de la pré-adolescence. Révéler les caractéristiques cérébrales du réseau d'intégration proprioceptive entre l'enfance et la pré-adolescence pourrait alors fournir des indices pertinents quant à la présence éventuelle d'une transition dans le mode du fonctionnement cérébral (engagement ou désengagement de certaines structures) ainsi que sa trajectoire développementale.

B. Maturation structurelle et évaluation proprioceptive : approche corrélationnelle

Une grande question développementale reste la relation entre les modifications cérébrales structurelles et l'amélioration des capacités cognitives au cours du développement. Les études de neuroimagerie structurelle ont révélé que le cerveau humain présentait des modifications importantes mais également hétérogènes concernant la maturation de la matière grise (Giedd & Rapoport, 2010 ; Gogtay et al., 2004 ; Thompson et al., 2005) et de la matière blanche (Asato et al., 2010 ; Lebel et al., 2008 ; 2012 ; Lebel & Beaulieu, 2011 ; Simmonds et al., 2014) depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte. La question d'un lien privilégié entre la maturation structurelle des tractus de matière blanche, les performances comportementales et l'intégration des informations sensorielles reste encore un véritable enjeu dans les recherches en neurosciences développementales. Les études sur le développement du schéma corporel n'échappent pas à la règle. Au-delà des corrélations entre les modifications structurelles locales ou régionales et les scores comportementaux observés à travers différentes études développementales (*e.g.* Muetzel et al., 2008 ; Nagy et al., 2004), des corrélations entre la connectivité structurelle et les performances comportementales peuvent également être réalisées. Ainsi, il serait tout à fait pertinent de construire des cartes de connectivités structurelles à partir des données d'imagerie par tenseur de diffusion (DTI) et de les relier à des scores comportementaux évaluant la qualité de l'intégration proprioceptive (*e.g.* acuité proprioceptive, contrôle postural), afin d'inférer l'influence de la maturation structurelle sur l'intégration des informations sensorielles engagées dans le contrôle moteur au cours du développement.

C. Maturation des tractus de matières blanches et connectivité fonctionnelle : influence réciproque

Il a été suggéré que la connectivité fonctionnelle entre des régions cérébrales anatomiquement distantes serait accentuée par la myélinisation des fibres de matière blanche reliant ces régions (Bunge & Wright, 2007 ; Fair et al., 2007 ; Luna et al., 2004). Ceci suggère que la force de la connectivité fonctionnelle intra- et inter-réseaux reposerait sur la maturation des tractus de matière blanche et suivrait alors la même trajectoire développementale (voir Menon et al. 2013). Cependant, comment la maturation de la connectivité de la matière blanche influence le développement des réseaux fonctionnels et à l'inverse comment les changements des réseaux fonctionnels impactent la connectivité structurelle au cours du développement restent des questions encore ouvertes. Ainsi, une caractérisation plus approfondie du développement des réseaux cérébraux requiert l'intégration de plusieurs mesures à la fois structurelles et fonctionnelles (Hagmann et al., 2010 ; Supekar et al., 2010 ; Uhlhaas et al., 2010 ; 2009) mais également comportementales afin de fournir une vue d'ensemble sur la mise en place des fonctions cognitives telle que la construction du schéma corporel depuis l'enfance jusqu'à l'âge adulte.

D. Bases neurales du contrôle postural : similitudes avec le réseau du schéma corporel ?

A toutes les périodes de la vie, la proprioception contribue au contrôle postural, qui constitue un préalable à l'expression d'une motricité harmonieuse et efficace (Assaiante et al., 2014), particulièrement au cours de l'enfance et de l'adolescence pour l'acquisition de nouvelles habiletés motrices de plus en plus complexes (Bair et al., 2007 ; Foudriat et al., 1993 ; Rinaldi et al., 2009). Des études examinant le contrôle de la posture ont pu mettre en évidence des modifications dans l'utilisation des informations proprioceptives avec l'âge (Viel et al., 2009 ; Mallau et al., 2010 ; Assaiante et al., 2014). En comparaison avec de jeunes adultes, il a été ainsi rapporté que les enfants et les adolescents n'utilisent pas les informations proprioceptives de manière optimale pour contrôler leur posture érigée. De plus, en manipulant les informations proprioceptives grâce au protocole des vibrations tendineuses, il a été rapporté une plus grande perturbation des adolescents comparés aux jeunes adultes à la fois sur le plan postural et perceptif (Cignetti et al., 2013). Ainsi, l'imprécision dans le contrôle postural (Vaugoyeau et al. 2008 ; Mallau et al., 2010 ; Assaiante et al., 2014) et dans l'estimation de la position du corps basée sur les informations proprioceptives (Goble et al., 2005 ; Goble, 2010 ; Holst-Wolf et al.,

2016), suggèrent une maturation tardive de l'intégration proprioceptive au niveau central pendant l'enfance et l'adolescence au service d'un contrôle postural de l'ensemble du corps. Par ailleurs, Goble et al. (2011) ont mis en évidence une corrélation négative entre l'activité de certaines régions appartenant aux réseaux sensorimoteur (*e.g.* AMS) et frontopariétal (*e.g.* cortex pariétal inférieur, gyrus frontal inférieur) et le contrôle postural, en comparant de jeunes adultes et des personnes âgées. Ainsi, plus ces régions sont activées, moins le déplacement des centres de pression dans l'axe antéro-postérieur est élevé, traduisant ainsi une meilleure stabilité posturale. Or ces différentes régions activées en lien avec un contrôle postural efficace de l'ensemble du corps, sont aussi rapportées comme faisant partie du réseau sous-tendant le schéma corporel.

Il serait donc intéressant d'évaluer au cours du développement l'existence d'un lien corrélationnel entre des données évaluant le contrôle postural et la connectivité fonctionnelle des réseaux sensorimoteur et frontopariétal afin d'explorer les modifications qui interviennent avec l'âge et les recoupements possibles avec la maturation des bases neurales du schéma corporel. En effet, en examinant le réseau fonctionnel d'intégration proprioceptive à la fois au service de la perception et du contrôle du corps, les différences et les similitudes des bases neurales impliquées dans ces deux fonctions pourront être révélées et ainsi renseigner, de manière indirecte, sur l'étendue et la complexité du réseau cérébral sous-tendant la mise en place du schéma corporel.

E. Représentations du corps et de l'action : bases neurales communes ?

Dans une étude développementale récente, dont je suis co-auteur, (Cignetti et al. soumis, Cereb Cortex) évaluant l'anticipation motrice, à l'aide d'une approche corrélationnelle cerveau-comportement, un réseau de connectivité fonctionnelle possédant de fortes similitudes avec le réseau sous-tendant l'acuité proprioceptive a été mis à jour. Les deux réseaux observés indépendamment impliquent une interaction fonctionnelle entre le réseau sensorimoteur et frontopariétal, de même que leurs interactions avec les régions cérébelleuses chez le même groupe d'enfants de 8 à 12 ans. Il est donc légitime de faire l'hypothèse qu'un réseau cérébral commun sous-tendrait les différentes fonctions supportées par les représentations du corps et de l'action. Etudier les similitudes et les différences entre les réseaux sous-tendant les représentations d'une action spécifique (*e.g.* délestage bimanuel) et les représentations d'un segment corporel (*e.g.* l'estimation des positions de l'avant-bras) au cours du développement

pourrait renseigner sur le caractère spécifique ou global des représentations internes et révéler une possible ségrégation des connexions fonctionnelles entre les réseaux supportant les représentations internes du corps et de l'action.

F. Approche corrélationnelle cerveau-comportement au service des pathologies développementales

La connectivité fonctionnelle est une dimension qui s'est récemment imposée comme incontournable dans l'étude du développement et qui semble pertinente pour l'étude des troubles du développement. Evaluer comment s'articulent les changements cérébraux fonctionnels avec l'amélioration des performances dans des tâches faisant appel aux représentations internes du corps et/ou de l'action permettrait de cibler les altérations fonctionnelles potentielles chez des enfants présentant des troubles des apprentissages. Par exemple, explorer le développement des fonctions supportées par les représentations internes de l'action et/ou du corps (*e.g.* l'anticipation motrice, l'apprentissage sensorimoteur, l'acuité proprioceptive) via une approche corrélationnelle cerveau-comportement chez des enfants présentant un trouble de l'acquisition de la coordination (*i.e.* dyspraxie) et des enfants au développement typique pourrait permettre d'évaluer dans quelle mesure les interactions fonctionnelles des différents réseaux cérébraux seront comparables entre ces deux types de population. Dans tous les cas, l'approche corrélationnelle pourrait contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents et à l'obtention de marqueurs cérébraux et comportementaux de difficultés d'apprentissages à des périodes clés de l'ontogénèse situées entre l'enfance tardive et le début de l'adolescence. À terme, cette approche permettrait, grâce à une validation de l'approche corrélationnelle cerveau-comportement et/ou évaluation neuropsychologique, de cibler plus spécifiquement la prise en charge de ces enfants et ainsi de se soustraire aux enregistrements de données IRMf difficiles à acquérir chez certaines populations fragiles telles que les enfants au développement typique ou atypique.

1. Protracted development of the proprioceptive brain network during and beyond adolescence



Cerebral Cortex, February 2017;27: 1285–1296

doi:10.1093/cercor/bhv323

Advance Access Publication Date: 4 January 2016

Original Article

ORIGINAL ARTICLE

Protracted Development of the Proprioceptive Brain Network During and Beyond Adolescence

Fabien Cignetti^{1,2}, Aurelie Fontan^{1,2}, Jasmine Menant⁴, Bruno Nazarian³, Jean-Luc Anton³, Marianne Vaugoyeau^{1,2} and Christine Assaiante^{1,2}

¹LNC UMR 7291, ²FR 3512, ³INT UMR 7289, Centre IRM Fonctionnelle Cérébrale, Aix-Marseille Université, CNRS, Marseille, France and ⁴Neuroscience Research Australia and University of New South Wales, Sydney, New South Wales, Australia

Address correspondence to Fabien Cignetti. Email: fabien.cignetti@univ-amu.fr

Abstract

Proprioceptive processing is important for appropriate motor control, providing error-feedback and internal representation of movement for adjusting the motor command. Although proprioceptive functioning improves during childhood and adolescence, we still have few clues about how the proprioceptive brain network develops. Here, we investigated developmental changes in the functional organization of this network in early adolescents ($n = 18$, 12 ± 1 years), late adolescents ($n = 18$, 15 ± 1), and young adults ($n = 18$, 32 ± 4), by examining task-evoked univariate activity and patterns of functional connectivity (FC) associated with seeds placed in cortical (supramarginal gyrus) and subcortical (dorsal rostral putamen) regions. We found that although the network is already well established in early adolescence both in terms of topology and functioning principles (e.g., long-distance communication and economy in wiring cost), it is still undergoing refinement during adolescence, including a shift from diffuse to focal FC and a decreased FC strength. This developmental effect was particularly pronounced for fronto-striatal connections. Furthermore, changes in FC features continued beyond adolescence, although to a much lower extent. Altogether, these findings point to a protracted developmental time course for the proprioceptive network, which breaks with the relatively early functional maturation often associated with sensorimotor networks.

Key words: development, fMRI, functional connectivity, proprioception, seed-based correlation mapping

2. Developmental changes in brain connectivity related to improvement of anticipatory motor control

OXFORD
UNIVERSITY PRESS

Cerebral Cortex

Developmental changes in brain connectivity related to improvement of anticipatory motor control

Title: Developmental changes in brain connectivity related to improvement of anticipatory motor control

Authors: Fabien Cignetti^{1,2}, Marianne Vaugoyeau^{1,2}, Aurelie Fontan^{1,2}, Leslie M. Decker³, Nadine Girard^{4,5}, Yves Chaix⁶, Patrice Péran⁶, Marie-Hélène Grosbras^{1,2}, Christine Assaiante^{1,2}

¹Aix Marseille Univ, CNRS, LNC, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Marseille, France

²Aix Marseille Univ, CNRS, Fédération 3C, Marseille, France

³COMETE, Université Caen Normandie, INSERM, Caen, France

⁴Service de Neuroradiologie, APHM Timone, Marseille, France

⁵Aix Marseille Univ, CNRS, CRMBM, Marseille, France

⁶Toulouse NeuroImaging Center, Université de Toulouse, Inserm, Toulouse, France

Abstract:

Optimal control based on internal models is the dominant theory for understanding motor behavior in humans. A basic premise of optimal control is the ability of the brain to anticipate – or equivalently generate predictions about – the behavior of the motor system and its sensory consequences. How the brain produces anticipatory motor control may depend on brain areas working together as large-scale networks and not as independent processors. We examined this hypothesis by relating the strength of functional connections within and between resting-state networks to a proxy of anticipatory control as assessed during the task of bimanual unloading in both adults and children (8-12 years old). Inter-individual variations in the strength of the functional connectivity between regions of the fronto-parietal, cingulo-opercular and somatosensory-motor networks were related to individual values of the proxy variable, the higher the connectivity the better the anticipatory control in both groups. A similar relationship was also found between the strength of the cerebello-cerebral connections and the proxy variable in children only. Thus, anticipatory motor control is rooted in interactions between large-scale cognitive and somatosensory-motor networks early in life, and disengagement of cerebellar circuitries may be a critical driver for its development.

Keywords:

Brain network, motor anticipation, development, resting state, connectivity

3. Anticipatory motor control in developmental dyslexia and developmental coordination disorder: does comorbidity matter?



Anticipatory motor control in developmental dyslexia and developmental coordination disorder: does comorbidity matter?

Fabien Cignetti^{1*}, Marianne Vaugoyeau¹, Aurélie Fontan¹, Marianne Jover², Marie-Odile Livet³, Catherine Hugonenq⁴, Frederique Audic⁴, Brigitte Chabrol⁴, Christine Assaiante¹

Keywords

Learning Disorders, developmental dyslexia, developmental coordination disorder, predictive control, Comorbidity

Abstract

Word count: 158

Predictive control using internal models is a critical feature in motor control to produce efficient actions. The hypothesis of an internal modelling deficit has been increasingly reported in the literature on learning disorders. In the present study, we examined its validity in children (8-12 years) with developmental dyslexia and/or with developmental coordination disorder compared to typically developed children. A bimanual unloading paradigm was used to assess anticipatory postural adjustments, evaluated both at the kinematics and electromyographic levels. Our results did not reveal any difference between TD children, DD children and DCD children, whereas the DD-DCD group presented a delayed adjustment of the postural muscles. This result suggests that the internal modelling deficit does not apply uniformly to all DCD children but only to comorbid subtypes, here the DD-DCD subtype. Future research will have to answer whether or not this outcome is also valid when focus is on the update and the acquisition through motor learning of internal models.

Valorisation de la thèse

Production scientifique

Articles scientifiques

Cignetti F, Vaugoyeau M, **Fontan A**, Jover M, Livet MO, Hugonencq C, Audic F, Chabrol B, Assaiante C. Deficit of internal modelling in children with learning disorders: A comparative study on developmental dyslexia and developmental coordination disorder. *Frontiers*, in submission.

Cignetti F, Vaugoyeau M, **Fontan A**, Decker L.M, Girard N, Chaix Y, Peran P, Grosbras MH, Assaiante C. Developmental changes in brain connectivity related to improvement of anticipatory motor control. *Cereb Cortex*, in submission.

Fontan A, Cignetti F, Nazarian B, Anton JL, Vaugoyeau M, Assaiante C. (2017) How does the body representation system develop in the human brain ? *Dev Cogn Neurosci*.

Cignetti F, **Fontan A**, Menant J, Nazarian B, Anton JL, Vaugoyeau M, Assaiante C. (2016). Protracted development of the proprioceptive brain network during and beyond adolescence. *Cereb Cortex*.

Actes de congrès

Fontan A, Cignetti F, Vaugoyeau M, Assaiante C. Exploration des bases neurales des représentations du corps en action : étude développementale. SOFPEL Conference. *Neurophysiol Clin* 2016;46(4-5). (Communication orale)

Lauréate de la bourse sur projet : “*Exploration des bases neurales des représentations du corps en action : étude développementale de l’intégration proprioceptive*”

Fontan A, Cignetti F, Vaugoyeau M, Assaiante C. Incidence de l’exécution de mouvements sur la discrimination visuelle d’items posturaux chez l’enfant et l’adulte. SOFPEL Conference. *Neurophysiol Clin* 2015;45(4-5):400. (Communication orale)

Fontan A, Cignetti F, Vaugoyeau M, Assaiante C. Maturation du réseau d’intégration proprioceptive lors d’une vibration musculo-tendineuse en IRMf : une nouvelle façon d’étudier la construction du schéma corporel. SOFPEL Conférence. *Neurophysiol Clin* 2014;44(5). (Communication affichée)

Cignetti F, Vaugoyeau M, **Fontan A**, Nazarian B, Anton JL, Assaiante C. The restructured connectivity of the proprioceptive brain network through adolescence. OHBM annual congress, 2015, Honolulu, Hawaii, USA. (Communication affichée)

Fontan A, Cignetti F, Nazarian B, Anton JL, Vaugoyeau M, Assaiante C. Cerebral network subtending proprioceptive processing in children from 7 to 10 years. Congress of the International Society for Posture and Gait Research, 2015, Seville, Spain. (Communication affichée).

Lauréate du prix “Aftab Patla Award”, catégorie “Basic Science” : 'Cerebral network subtending proprioceptive processing in children from 7 to 10 years'

Fontan A, Cignetti F, Vaugoyeau M, Assaiante C. Impact of self-movement generation on the discrimination of human body posture: a perception-action coupling study in children from 7 to 10 years old. 11th International Conference on Developmental Coordination Disorder, 2015, Toulouse, France. (Communication orale)

Assaiante C, Cignetti F, **Fontan A**, Nazarian B, Roth M, Anton JL, Vaugoyeau M. Developmental changes in the cerebral network of proprioceptive processing from adolescence to adulthood. 44th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, 2014, Washington, USA. (Communication affichée)

Formation spécialisées

IRM fonctionnelle : Utilisation avancée de SPM et des techniques de connectivité fonctionnelle. Formation organisée par l'Institut National des Sciences et Techniques Nucléaires, Marseille, 01-04 au 06-04 2015.

IRM de diffusion : Connaître les principes théoriques de l'acquisition de l'IRM de diffusion et des différentes méthodes de traitement des données. Savoir choisir les paramètres d'acquisition, évaluer la qualité des données, et mettre en œuvre les outils informatiques les plus adaptés. Etre capable d'interpréter les résultats. Utilisation avancée de SPM et des techniques de connectivité fonctionnelle. Formation organisée par le Centre IRM-INT et la formation permanente Inserm, Marseille, 28-11 au 01-12 2016.

Bibliographie

Aboitiz, F., Montiel, J., 2003. One hundred million years of interhemispheric communication: the history of the corpus callosum. *Braz. J. Med. Biol. Res. Rev. Bras. Pesqui. Medicas E Biol.* 36, 409–420.

Aboitiz, F., Scheibel, A.B., Fisher, R.S., Zaidel, E., 1992. Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Res.* 598, 143–153.

Adleman, N.E., Menon, V., Blasey, C.M., White, C.D., Warsofsky, I.S., Glover, G.H., Reiss, A.L., 2002. A Developmental fMRI Study of the Stroop Color-Word Task. *NeuroImage* 16, 61–75. doi:10.1006/nimg.2001.1046

Adolph, K.E., Eppler, M.A., Gibson, E.J., 1993. Crawling versus Walking Infants' Perception of Affordances for Locomotion over Sloping Surfaces. *Child Dev.* 64, 1158–1174. doi:10.1111/j.1467-8624.1993.tb04193.x

Albert, F., Bergenheim, M., Ribot-Ciscar, E., Roll, J.-P., 2006. The Ia afferent feedback of a given movement evokes the illusion of the same movement when returned to the subject via muscle tendon vibration. *Exp. Brain Res.* 172, 163–174. doi:10.1007/s00221-005-0325-2

Albert, N.B., Robertson, E.M., Miall, R.C., 2009. The Resting Human Brain and Motor Learning. *Curr. Biol.* 19, 1023–1027. doi:10.1016/j.cub.2009.04.028

Alexander, G.E., Crutcher, M.D., 1990. Functional architecture of basal ganglia circuits: neural substrates of parallel processing. *Trends Neurosci.* 13, 266–271.

Aman, J.E., Elangovan, N., Yeh, I.-L., Konczak, J., 2014. The effectiveness of proprioceptive training for improving motor function: a systematic review. *Front. Hum. Neurosci.* 8, 1075. doi:10.3389/fnhum.2014.01075

Amemiya K, Naito E. 2016. Importance of human right inferior frontoparietal network connected by inferior branch of superior longitudinal fasciculus tract in corporeal awareness of kinesthetic illusory movement. *Cortex*. 78:15-30. DOI: 10.1016/j.cortex.2016.01.017.

Andersson JL, Hutton C, Ashburner, J, Turner R, and Friston KJ. 2001. Modeling geometric deformations in EPI time series. *NeuroImage*. 13, 903–919. DOI: 10.1006/nimg.2001.0746.

Annett, J., 1995. Motor imagery: perception or action? *Neuropsychologia* 33, 1395–1417.

Asato MR, Terwilliger R, Woo J, Luna B. 2010. White matter development in adolescence: a DTI study. *Cereb Cortex*. 20(9):2122-31. DOI: 10.1093/cercor/bhp282.

Ashburner J, Friston KJ. 2000. Voxel-Based Morphometry - The Methods. *NeuroImage*. 11, 805–821. DOI: 10.1006/nimg.2000.0582.

Assaf, Y., Pasternak, O., 2008. Diffusion tensor imaging (DTI)-based white matter mapping in brain research: a review. *J. Mol. Neurosci*. MN 34, 51–61. doi:10.1007/s12031-007-0029-0

Assaiante, C., Amblard, B., 1992. Peripheral vision and age-related differences in dynamic balance. *Hum. Mov. Sci*. 11, 533–548. doi:10.1016/0167-9457(92)90014-3

Assaiante, C., Amblard, B., 1995. An ontogenetic model for the sensorimotor organization of balance control in humans. *Hum. Mov. Sci*. 14, 13–43. doi:10.1016/0167-9457(94)00048-J

Assaiante, C., Barlaam, F., Cignetti, F., Vaugoyeau, M., 2014. Body schema building during childhood and adolescence: a neurosensory approach. *Neurophysiol. Clin. Clin. Neurophysiol*. 44, 3–12. doi:10.1016/j.neucli.2013.10.125

Assaiante, C., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M., 2011. Updating process of internal model of action as assessed from motor and postural strategies in young adults. *Hum. Mov. Sci*. 30, 227–237. doi:10.1016/j.humov.2010.05.007

Assaiante, C., Thomachot, B., Aurenty, R., Amblard, B., 1998. Organization of lateral balance control in toddlers during the first year of independent walking. *J. Mot. Behav.* 30, 114–129. doi:10.1080/00222899809601329

Assländer, L., Peterka, R.J., 2014. Sensory reweighting dynamics in human postural control. *J. Neurophysiol.* 111, 1852–1864. doi:10.1152/jn.00669.2013

Astafiev, S.V., Stanley, C.M., Shulman, G.L., Corbetta, M., 2004. Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nat. Neurosci.* 7, 542–548. doi:10.1038/nn1241

Bahrack, L.E., Watson, J.S., 1985. Detection of intermodal proprioceptive–visual contingency as a potential basis of self-perception in infancy. *Dev. Psychol.* 21, 963–973. doi:10.1037/0012-1649.21.6.963

Bair, W.-N., Kiemel, T., Jeka, J.J., Clark, J.E., 2007. Development of multisensory reweighting for posture control in children. *Exp. Brain Res.* 183, 435–446. doi:10.1007/s00221-007-1057-2

Ball, T., Schreiber, A., Feige, B., Wagner, M., Lücking, C.H., Kristeva-Feige, R., 1999. The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *NeuroImage* 10, 682–694. doi:10.1006/nimg.1999.0507

Barba, C., Frot, M., Mauguière, F., 2002. Early secondary somatosensory area (SII) SEPs. Data from intracerebral recordings in humans. *Clin. Neurophysiol.* 113, 1778–1786. doi:10.1016/S1388-2457(02)00261-4

Bard, C., Paillard, J., Lajoie, Y., Fleury, M., Teasdale, N., Forget, R., Lamarre, Y., 1992. Role of afferent information in the timing of motor commands: A comparative study with a deafferented patient. *Neuropsychologia* 30, 201–206. doi:10.1016/0028-3932(92)90028-K

Barnea-Goraly, N., Menon, V., Eckert, M., Tamm, L., Bammer, R., Karchemskiy, A., Dant, C.C., Reiss, A.L., 2005. White matter development during childhood and adolescence: a

cross-sectional diffusion tensor imaging study. *Cereb. Cortex* N. Y. N 1991 15, 1848–1854.
doi:10.1093/cercor/bhi062

Behzadi, Y., Restom, K., Liau, J., Liu, T.T., 2007. A component based noise correction method (CompCor) for BOLD and perfusion based fMRI. *NeuroImage* 37, 90–101.
doi:10.1016/j.neuroimage.2007.04.042

Bendlin, B.B., Fitzgerald, M.E., Ries, M.L., Xu, G., Kastman, E.K., Thiel, B.W., Rowley, H.A., Lazar, M., Alexander, A.L., Johnson, S.C., 2010. White matter in aging and cognition: a cross-sectional study of microstructure in adults aged eighteen to eighty-three. *Dev. Neuropsychol.* 35, 257–277. doi:10.1080/87565641003696775

Benes, F.M., Turtle, M., Khan, Y., Farol, P., 1994. Myelination of a key relay zone in the hippocampal formation occurs in the human brain during childhood, adolescence, and adulthood. *Arch. Gen. Psychiatry* 51, 477–484.

Berlucchi G, Aglioti S. 1997. The body in the brain: neural bases of corporeal awareness. *Trends Neurosci.* 20(12):560-4. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236\(97\)01136-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236(97)01136-3).

Berlucchi, G., Aglioti, S.M., 2010. The body in the brain revisited. *Exp. Brain Res.* 200, 25–35. doi:10.1007/s00221-009-1970-7

Bertenthal BI, Campos JJ, Kermoian R. An epigenetic perspective on the development of self-produced locomotion and its consequences. *Current Directions in Psychological Science.* 1994;3:140–145

Bertenthal, B.I., 1996. Origins and early development of perception, action, and representation. *Annu. Rev. Psychol.* 47, 431–459. doi:10.1146/annurev.psych.47.1.431

Bhanpuri, N.H., Okamura, A.M., Bastian, A.J., 2013. Predictive Modeling by the Cerebellum Improves Proprioception. *J. Neurosci.* 33, 14301–14306. doi:10.1523/JNEUROSCI.0784-13.2013

Bieńkiewicz, M.M.N., Brandi, M.-L., Goldenberg, G., Hughes, C.M.L., Hermsdörfer, J., 2014. The tool in the brain: apraxia in ADL. Behavioral and neurological correlates of apraxia in daily living. *Front. Psychol.* 5, 353. doi:10.3389/fpsyg.2014.00353

Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD. 1998. Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nat Neurosci.* 1(7):635-40. DOI:10.1038/2870.

Blakemore, S.-J., Burnett, S., Dahl, R.E., 2010. The role of puberty in the developing adolescent brain. *Hum. Brain Mapp.* 31, 926–933. doi:10.1002/hbm.21052

Blakemore, S.-J., Choudhury, S., 2006. Development of the adolescent brain: implications for executive function and social cognition. *J. Child Psychol. Psychiatry* 47, 296–312. doi:10.1111/j.1469-7610.2006.01611.x

Blakemore, S.J., Decety, J., 2001. From the perception of action to the understanding of intention. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 561–567. doi:10.1038/35086023

Blakemore, S.-J., Frith, C., 2003. Self-awareness and action. *Curr. Opin. Neurobiol.* 13, 219–224. doi:10.1016/S0959-4388(03)00043-6

Blakemore, S.J., Frith, C.D., Wolpert, D.M., 2001. The cerebellum is involved in predicting the sensory consequences of action. *Neuroreport* 12, 1879–1884.

Blakemore, S.-J., Sirigu, A., 2003. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp. Brain Res.* 153, 239–245. doi:10.1007/s00221-003-1597-z

Blouin, J., Bard, C., Teasdale, N., Paillard, J., Fleury, M., Forget, R., Lamarre, Y., 1993. Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp. Brain Res.* 93, 324–331.

Booth, J.R., Burman, D.D., Meyer, J.R., Trommer, B.L., Davenport, N.D., Parrish, T.B., Gitelman, D.R., Mesulam, M.M., 2004. Brain-behavior correlation in children depends on the neurocognitive network. *Hum. Brain Mapp.* 23, 99–108. doi:10.1002/hbm.20051

Botvinick, M., Cohen, J., 1998. Rubber hands “feel” touch that eyes see. *Nature* 391, 756–756. doi:10.1038/35784

Brass, M., Bekkering, H., Prinz, W., 2001. Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychol. (Amst.)*, Looking for stages 106, 3–22. doi:10.1016/S0001-6918(00)00024-X

Brass, M., Zysset, S., von Cramon, D.Y., 2001a. The inhibition of imitative response tendencies. *NeuroImage* 14, 1416–1423. doi:10.1006/nimg.2001.0944

Brass, Marcel, Bekkering, H., Prinz, W., 2001b. Movement observation affects movement execution in a simple response task. *Acta Psychol. (Amst.)*, Looking for stages 106, 3–22. doi:10.1016/S0001-6918(00)00024-X

Bressler, S.L., Menon, V., 2010. Large-scale brain networks in cognition: emerging methods and principles. *Trends Cogn. Sci.* 14, 277–290. doi:10.1016/j.tics.2010.04.004

Brochier, T., Boudreau, M.J., Paré, M., Smith, A.M., 1999. The effects of muscimol inactivation of small regions of motor and somatosensory cortex on independent finger movements and force control in the precision grip. *Exp. Brain Res.* 128, 31–40.

Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.-J., 2001a. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci.* 13, 400–404. doi:10.1111/j.1460-9568.2001.01385.x

Buccino, G., Binkofski, F., Riggio, L., 2004c. The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang., Language and MotorIntegration* 89, 370–376. doi:10.1016/S0093-934X(03)00356-0

Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A., Rizzolatti, G., 2004b. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an FMRI study. *J. Cogn. Neurosci.* 16, 114–126. doi:10.1162/089892904322755601

- Buckner, R.L., 2013. The Cerebellum and Cognitive Function: 25 Years of Insight from Anatomy and Neuroimaging. *Neuron* 80, 807–815. doi:10.1016/j.neuron.2013.10.044
- Buneo, C.A., Andersen, R.A., 2006. The posterior parietal cortex: Sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia, Visuomotor Functions of the Posterior Parietal Cortex* 44, 2594–2606. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.011
- Bunge, S.A., Wright, S.B., 2007. Neurodevelopmental changes in working memory and cognitive control. *Curr. Opin. Neurobiol., Cognitive neuroscience* 17, 243–250. doi:10.1016/j.conb.2007.02.005
- Burle, B., Possamai, C.-A., Vidal, F., Bonnet, M., Hasbroucq, T., 2002. Executive control in the Simon effect: an electromyographic and distributional analysis. *Psychol. Res.* 66, 324–336. doi:10.1007/s00426-002-0105-6
- Burle, B., Spieser, L., Servant, M., Hasbroucq, T., 2014. Distributional reaction time properties in the Eriksen task: marked differences or hidden similarities with the Simon task? *Psychon. Bull. Rev.* 21, 1003–1010. doi:10.3758/s13423-013-0561-6
- Buxbaum, L.J., Coslett, H.B., 2001. Specialised structural descriptions for human body parts: Evidence from autotopagnosia. *Cogn. Neuropsychol.* 18, 289–306. doi:10.1080/02643290126172
- Caeyenberghs, K., Wilson, P.H., van Roon, D., Swinnen, S.P., Smits-Engelsman, B.C.M., 2009. Increasing convergence between imagined and executed movement across development: evidence for the emergence of movement representations. *Dev. Sci.* 12, 474–483. doi:10.1111/j.1467-7687.2008.00803.x
- Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Thier, P., Casile, A., 2009. Mirror Neurons Differentially Encode the Peripersonal and Extrapersonal Space of Monkeys. *Science* 324, 403–406. doi:10.1126/science.1166818

Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P., 2006. Seeing or Doing? Influence of Visual and Motor Familiarity in Action Observation. *Curr. Biol.* 16, 1905–1910. doi:10.1016/j.cub.2006.07.065

Campos, J.J., Bertenthal, B.I., Kermoian, R., 1992. Early Experience and Emotional Development: The Emergence of Wariness of Heights. *Psychol. Sci.* 3, 61–64. doi:10.1111/j.1467-9280.1992.tb00259.x

Cardinali, L., Jacobs, S., Brozzoli, C., Frassinetti, F., Roy, A.C., Farnè, A., 2012. Grab an object with a tool and change your body: tool-use-dependent changes of body representation for action. *Exp. Brain Res.* 218, 259–271. doi:10.1007/s00221-012-3028-5

Carruthers, G., 2008. Types of body representation and the sense of embodiment. *Conscious. Cogn.* 17, 1302–1316. doi:10.1016/j.concog.2008.02.001

Casey BJ, Tottenham N, Liston C, Durston S. 2005. Imaging the developing brain: what have we learned about cognitive development? *Trends Cogn Sci.* 9(3):104-10. DOI:10.1016/j.tics.2005.01.011.

Casey, B.J., Cohen, J.D., Jezzard, P., Turner, R., Noll, D.C., Trainor, R.J., Giedd, J., Kaysen, D., Hertz-Pannier, L., Rapoport, J.L., 1995. Activation of prefrontal cortex in children during a nonspatial working memory task with functional MRI. *NeuroImage* 2, 221–229. doi:10.1006/nimg.1995.1029

Casey, B.J., Jones, R.M., Hare, T.A., 2008. The Adolescent Brain. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1124, 111–126. doi:10.1196/annals.1440.010

Casile, A., Giese, M.A., 2006. Nonvisual Motor Training Influences Biological Motion Perception. *Curr. Biol.* 16, 69–74. doi:10.1016/j.cub.2005.10.071

Catmur, C., 2013. Sensorimotor learning and the ontogeny of the mirror neuron system. *Neurosci. Lett.* 540, 21–27. doi:10.1016/j.neulet.2012.10.001

Catmur, C., Walsh, V., Heyes, C., 2007. Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Curr. Biol.* CB 17, 1527–1531. doi:10.1016/j.cub.2007.08.006

Caviness, V.S., Kennedy, D.N., Richelme, C., Rademacher, J., Filipek, P.A., 1996. The human brain age 7-11 years: a volumetric analysis based on magnetic resonance images. *Cereb. Cortex* N. Y. N 1991 6, 726–736.

Chai, X.J., Castañón, A.N., Öngür, D., Whitfield-Gabrieli, S., 2012. Anticorrelations in resting state networks without global signal regression. *NeuroImage* 59, 1420–1428. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.08.048

Changeux JP, Danchin A. 1976. Selective stabilisation of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks. *Nature*. 264:705-712.

Choudhury, S., Charman, T., Bird, V., Blakemore, S.-J., 2007a. Adolescent development of motor imagery in a visually guided pointing task. *Conscious. Cogn.* 16, 886–896. doi:10.1016/j.concog.2006.11.001

Choudhury, S., Charman, T., Bird, V., Blakemore, S.-J., 2007b. Development of action representation during adolescence. *Neuropsychologia* 45, 255–262. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.07.010

Cignetti F, Salvia E, Anton JL, Grosbras MH, Assaiante C. 2016. Pros and cons of using the informed basis set to account for hemodynamic response variability with developmental data. *Frontiers in Neuroscience*. 10:322. DOI:10.3389/fnins.2016.00322.

Cignetti F, Vaugoyeau M, Fontan A, Decker LM, Girard N, Chaix Y, Péran P, Assaiante C, Roth M, Anton JL, Assaiante C. Emergence of anticipatory motor control from interactions between large-scale brain networks during development. *Cereb Cortex* (submitted).

Cignetti F, Vaugoyeau M, Nazarian B, Roth M, Anton JL, Assaiante C. 2014. Boosted activation of right inferior frontoparietal network: a basis for illusory movement awareness. *Hum Brain Mapp.* 35(10):5166-78. DOI: 10.1002/hbm.22541.

Cignetti, F., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2013b. Updating process of internal models of action as assessed from motor and postural strategies in children. *Neuroscience* 233, 127–138. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.12.040

Cignetti, F., Fontan, A., Menant, J., Nazarian, B., Anton, J.-L., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2017. Protracted Development of the Proprioceptive Brain Network During and Beyond Adolescence. *Cereb. Cortex* 27, 1285–1296. doi:10.1093/cercor/bhv323

Cignetti, Fabien, Caudron, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2013a. Body Schema Disturbance in Adolescence: From Proprioceptive Integration to the Perception of Human Movement. *J. Mot. Learn. Dev.* 1, 49–58. doi:10.1123/jmld.1.3.49

Cole, M.W., Bassett, D.S., Power, J.D., Braver, T.S., Petersen, S.E., 2014. Intrinsic and Task-Evoked Network Architectures of the Human Brain. *Neuron* 83, 238–251. doi:10.1016/j.neuron.2014.05.014

Collins, D.F., Prochazka, A., 1996. Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *J. Physiol.* 496 (Pt 3), 857–871.

Contreras-Vidal, J.L., 2006. Development of forward models for hand localization and movement control in 6- to 10-year-old children. *Hum. Mov. Sci., Advances in Graphonomics: Studies on Fine Motor Control, Its Development and Disorders* 25, 634–645. doi:10.1016/j.humov.2006.07.006

Contreras-Vidal, J.L., Bo, J., Boudreau, J.P., Clark, J.E., 2005. Development of visuomotor representations for hand movement in young children. *Exp. Brain Res.* 162, 155–164. doi:10.1007/s00221-004-2123-7

Cook, R., Bird, G., Catmur, C., Press, C., Heyes, C., 2014. Mirror neurons: from origin to function. *Behav. Brain Sci.* 37, 177–192. doi:10.1017/S0140525X13000903

Cooper, L.A., Shepard, R.N., 1975. Mental transformations in the identification of left and right hands. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 104, 48–56.

Cowie, D., Makin, T.R., Bremner, A.J., 2013. Children's Responses to the Rubber-Hand Illusion Reveal Dissociable Pathways in Body Representation. *Psychol. Sci.* 24, 762–769. doi:10.1177/0956797612462902

Cowie, D., Sterling, S., Bremner, A.J., 2016. The development of multisensory body representation and awareness continues to 10 years of age: Evidence from the rubber hand illusion. *J. Exp. Child Psychol.* 142, 230–238. doi:10.1016/j.jecp.2015.10.003

Craighero, L., Bello, A., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 2002. Hand action preparation influences the responses to hand pictures. *Neuropsychologia* 40, 492–502. doi:10.1016/S0028-3932(01)00134-8

Damasio, A.R., 1996. The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 351, 1413–1420. doi:10.1098/rstb.1996.0125

Daprati E, Sirigu A, Nico D. 2010. Body and movement: consciousness in the parietal lobes. *Neuropsychologia*. 48(3):756-62. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.008.

Darling, W.G., 1991. Perception of forearm angles in 3-dimensional space. *Exp. Brain Res.* 87, 445–456. doi:10.1007/BF00231862

de Klerk, C.C.J.M., Johnson, M.H., Heyes, C.M., Southgate, V., 2015. Baby steps: investigating the development of perceptual–motor couplings in infancy. *Dev. Sci.* 18, 270–280. doi:10.1111/desc.12226

De Renzi, E., Faglioni, P., & Scott, G. (1970). Hemispheric contribution to the exploration of space through the visual and tactile modality

de Schotten, M.T., Dell'Acqua, F., Forkel, S.J., Simmons, A., Vergani, F., Murphy, D.G.M., Catani, M., 2011. A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat. Neurosci.* 14, 1245–1246. doi:10.1038/nn.2905

Decety, J., Grèzes, J., 1999. Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends Cogn. Sci.* 3, 172–178. doi:10.1016/S1364-6613(99)01312-1

Decety, J., Grèzes, J., 2006. The power of simulation: Imagining one's own and other's behavior. *Brain Res., Multiple Perspectives on the Psychological and Neural Bases of Understanding Other People's Behavior* 1079, 4–14. doi:10.1016/j.brainres.2005.12.115

Decety, J., Grèzes, J., Costes, N., Perani, D., Jeannerod, M., Procyk, E., Grassi, F., Fazio, F., 1997. Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain J. Neurol.* 120 (Pt 10), 1763–1777.

Decety, J., Ingvar, D.H., 1990. Brain structures participating in mental simulation of motor behavior: A neuropsychological interpretation. *Acta Psychol. (Amst.)* 73, 13–34. doi:10.1016/0001-6918(90)90056-L

Decety, J., Jeannerod, M., Prablanc, C., 1989. The timing of mentally represented actions. *Behav. Brain Res.* 34, 35–42.

Decety, J., Michel, F., 1989. Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain Cogn.* 11, 87–97.

Decety, J., Sommerville, J.A., 2003. Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view. *Trends Cogn. Sci.* 7, 527–533.

Deiber, M.-P., Honda, M., Ibañez, V., Sadato, N., Hallett, M., 1999. Mesial Motor Areas in Self-Initiated Versus Externally Triggered Movements Examined With fMRI: Effect of Movement Type and Rate. *J. Neurophysiol.* 81, 3065–3077.

Dekaban, A.S., 1978. Changes in brain weights during the span of human life: relation of brain weights to body heights and body weights. *Ann. Neurol.* 4, 345–356. doi:10.1002/ana.410040410

Del Gratta, C., Della Penna, S., Ferretti, A., Franciotti, R., Pizzella, V., Tartaro, A., Torquati, K., Bonomo, L., Romani, G.L., Rossini, P.M., 2002. Topographic Organization of the Human Primary and Secondary Somatosensory Cortices: Comparison of fMRI and MEG Findings. *NeuroImage* 17, 1373–1383. doi:10.1006/nimg.2002.1253

DeLong, M.R., 1990. Primate models of movement disorders of basal ganglia origin. *Trends Neurosci.* 13, 281–285.

Desikan RS, Ségonne F, Fischl B, Quinn BT, Dickerson BC, Blacker D, Buckner RL, Dale AM, Maguire RP, Hyman BT, Albert MS, Killiany RJ. 2006. An automated labelling system for subdividing the human cerebral cortex on MRI scans into gyral based regions of interest. *NeuroImage.* 1;31(3):968-80. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2006.01.021.

Desmurget M, Reilly KT, Richard N, Szathmari A, Mottolese C, Sirigu A. 2009. Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science.* 8;324(5928):811-3. DOI: 10.1126/science.1169896.

Desmurget M, Sirigu A. 2009. A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends Cogn Sci.* 13(10):411-9. DOI: 10.1016/j.tics.2009.08.001.

Desmurget, M., Grafton, S., 2000. Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn. Sci.* 4, 423–431. doi:10.1016/S1364-6613(00)01537-0

di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G., 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp. Brain Res.* 91, 176–180.

Di Russo F, Committeri G, Pitzalis S, Spitoni G, Piccardi L, Galati G, Catagni M, Nico D, Guariglia C, Pizzamiglio L. 2006. Cortical plasticity following surgical extension of lower limbs. *Neuroimage.* 30(1):172-83. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2005.09.051.

Diamond, A., 2000. Close interrelation of motor development and cognitive development and of the cerebellum and prefrontal cortex. *Child Dev.* 71, 44–56.

Dijkerman, H.C., de Haan, E.H.F., 2007. Somatosensory processes subserving perception and action. *Behav. Brain Sci.* 30, 189-201; discussion 201-239. doi:10.1017/S0140525X07001392

Doria, V., Beckmann, C.F., Arichi, T., Merchant, N., Groppo, M., Turkheimer, F.E., Counsell, S.J., Murgasova, M., Aljabar, P., Nunes, R.G., Larkman, D.J., Rees, G., Edwards, A.D., 2010. Emergence of resting state networks in the preterm human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 20015–20020. doi:10.1073/pnas.1007921107

Dosenbach, N.U.F., Fair, D.A., Cohen, A.L., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2008. A dual-networks architecture of top-down control. *Trends Cogn. Sci.* 12, 99–105. doi:10.1016/j.tics.2008.01.001

Dosenbach, N.U.F., Fair, D.A., Miezin, F.M., Cohen, A.L., Wenger, K.K., Dosenbach, R.A.T., Fox, M.D., Snyder, A.Z., Vincent, J.L., Raichle, M.E., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2007. Distinct brain networks for adaptive and stable task control in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 11073–11078. doi:10.1073/pnas.0704320104

Dosenbach, N.U.F., Nardos, B., Cohen, A.L., Fair, D.A., Power, J.D., Church, J.A., Nelson, S.M., Wig, G.S., Vogel, A.C., Lessov-Schlaggar, C.N., Barnes, K.A., Dubis, J.W., Feczko, E., Coalson, R.S., Pruett, J.R., Barch, D.M., Petersen, S.E., Schlaggar, B.L., 2010. Prediction of individual brain maturity using fMRI. *Science* 329, 1358–1361. doi:10.1126/science.1194144

Dosenbach, N.U.F., Visscher, K.M., Palmer, E.D., Miezin, F.M., Wenger, K.K., Kang, H.C., Burgund, E.D., Grimes, A.L., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2006. A Core System for the Implementation of Task Sets. *Neuron* 50, 799–812. doi:10.1016/j.neuron.2006.04.031

Downing, P.E., Jiang, Y., Shuman, M., Kanwisher, N., 2001. A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science* 293, 2470–2473. doi:10.1126/science.1063414

Droit-Volet, S., Provasi, J., Delgado, M., Clément, A., 2005. Le développement des capacités de jugement des durées chez l'enfant. *Psychol. Fr.* 50, 145–166. doi:10.1016/j.psfr.2004.10.007

Durston S, Davidson MC, Tottenham N, Galvan A, Spicer J, Fossella JA, Casey BJ. 2006. A shift from diffuse to focal cortical activity with development. *Dev Sci.* 9(1):1-8. DOI: 10.1111/j.1467-7687.2005.00454.x.

Durston, S., Casey, B.J., 2006. What have we learned about cognitive development from neuroimaging? *Neuropsychologia* 44, 2149–2157.
doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.10.010

Ehrsson HH, Geyer S, Naito E. 2003. Imagery of voluntary movement of fingers, toes, and tongue activates corresponding Body-part-specific motor representations. *J. Neurophysiol* 90:3304-3316, 10.1152/jn.01113.2002

Ehrsson HH, Kito T, Sadato N, Passingham RE, Naito E. 2005a. Neural substrate of body size: illusory feeling of shrinking of the waist. *PLoS Biol.* 3(12):e412. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030412.

Ehrsson, H.H., Holmes, N.P., Passingham, R.E., 2005b. Touching a rubber hand: feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 25, 10564–10573. doi:10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005

Ehrsson, H.H., Spence, C., Passingham, R.E., 2004. That’s My Hand! Activity in Premotor Cortex Reflects Feeling of Ownership of a Limb. *Science* 305, 875–877.
doi:10.1126/science.1097011

Elangovan, N., Herrmann, A., Konczak, J., 2014. Assessing Proprioceptive Function: Evaluating Joint Position Matching Methods Against Psychophysical Thresholds. *Phys. Ther.* 94, 553–561.

Eluvathingal, T.J., Hasan, K.M., Kramer, L., Fletcher, J.M., Ewing-Cobbs, L., 2007. Quantitative Diffusion Tensor Tractography of Association and Projection Fibers in Normally Developing Children and Adolescents. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 17, 2760–2768.
doi:10.1093/cercor/bhm003

Ernst, M.O., Banks, M.S., 2002. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415, 429–433. doi:10.1038/415429a

Ernst, M.O., Bühlhoff, H.H., 2004. Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn. Sci.* 8, 162–169. doi:10.1016/j.tics.2004.02.002

Eyre, J.A., Miller, S., Ramesh, V., 1991. Constancy of central conduction delays during development in man: investigation of motor and somatosensory pathways. *J. Physiol.* 434, 441–452. doi:10.1113/jphysiol.1991.sp018479

Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G., 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J. Neurophysiol.* 73, 2608–2611.

Fair DA, Dosenbach NU, Church JA, Cohen AL, Brahmbhatt S, Miezin FM, Barch DM, Raichle ME, Petersen SE, Schlaggar BL. 2007. Development of distinct control networks through segregation and integration. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 14;104(33):13507-12. DOI: 10.1073/pnas.0705843104.

Fair DA, Nigg JT, Iyer S, Bathula D, Mills KL, Dosenbach NU, Schlaggar BL, Mennes M, Gutman D, Bangaru S, Buitelaar JK, Dickstein DP, Di Martino A, Kennedy DN, Kelly C, Luna B, Schweitzer JB, Velanova K, Wang YF, Mostofsky S, Castellanos FX, Milham MP. 2013. Distinct neural signatures detected for ADHD subtypes after controlling for micro-movements in resting state functional connectivity MRI data. *Front. Syst. Neurosci.* 4;6:80. DOI: 10.3389/fnsys.2012.00080.

Fair, D.A., Cohen, A.L., Power, J.D., Dosenbach, N.U.F., Church, J.A., Miezin, F.M., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2009. Functional Brain Networks Develop from a “Local to Distributed” Organization. *PLOS Comput. Biol.* 5, e1000381. doi:10.1371/journal.pcbi.1000381

Falck-Ytter, T., Gredebäck, G., von Hofsten, C., 2006. Infants predict other people’s action goals. *Nat. Neurosci.* 9, 878–879. doi:10.1038/nn1729

Fan, Y., Shi, F., Smith, J.K., Lin, W., Gilmore, J.H., Shen, D., 2011. Brain Anatomical Networks in Early Human Brain Development. *NeuroImage* 54, 1862–1871.
doi:10.1016/j.neuroimage.2010.07.025

Feldman, Robert Stephen, Philippot, P., Custrini, R.J., 1991. Social competence and nonverbal behavior, in: Feldman, R. S., Rim, B. (Eds.), *Fundamentals of Nonverbal Behavior, Studies in Emotion & Social Interaction*. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, France, pp. 329–350.

Findlater, S.E., Desai, J.A., Semrau, J.A., Kenzie, J.M., Rorden, C., Herter, T.M., Scott, S.H., Dukelow, S.P., 2016. Central perception of position sense involves a distributed neural network – Evidence from lesion-behavior analyses. *Cortex* 79, 42–56.
doi:10.1016/j.cortex.2016.03.008

Flament, D., Ellermann, J.M., Kim, S.-G., Uğurbil, K., Ebner, T.J., 1996. Functional magnetic resonance imaging of cerebellar activation during the learning of a visuomotor dissociation task. *Hum. Brain Mapp.* 4, 210–226. doi:10.1002/hbm.460040302

Flanders, M., Tillery, S.I.H., Soechting, J.F., 1992. Early Stages in a Sensorimotor Transformation. *Behav. Brain Sci.* 15, 309–320.

Fontan, A., Cignetti, F., Nazarian, B., Anton, J.-L., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2017. How does the body representation system develop in the human brain? *Dev. Cogn. Neurosci.* 24, 118–128. doi:10.1016/j.dcn.2017.02.010

Formisano E, Di Salle F, Goebel R. 2005. Fundamentals of data analysis methods in functional MRI. In: Landini L, Positano V, Santarelli MF, (Eds.) *Advanced imaging processing in magnetic resonance imaging*. CRC Taylor & Francis, pp. 481-503.

Foudriat, B.A., Di Fabio, R.P., Anderson, J.H., 1993. Sensory organization of balance responses in children 3-6 years of age: a normative study with diagnostic implications. *Int. J. Pediatr. Otorhinolaryngol.* 27, 255–271.

Fox, R., McDaniel, C., 1982. The perception of biological motion by human infants. *Science* 218, 486–487. doi:10.1126/science.7123249

Freire, A., Lewis, T.L., Maurer, D., Blake, R., 2006. The development of sensitivity to biological motion in noise. *Perception* 35, 647–657. doi:10.1068/p5403

Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K.J., Williamson, P., Spencer, S.S., Spencer, D.D., 1991. Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 11, 3656–3666.

Frick, A., Möhring, W., Newcombe, N.S., 2014. Development of mental transformation abilities. *Trends Cogn. Sci.* 18, 536–542. doi:10.1016/j.tics.2014.05.011

Friston KJ, Williams S, Howard R, Frackowiak RS, Turner R. 1996. Movement-related effects in fMRI time-series. *Magn. Reson. Med.* 35(3):346-55.

Friston KJ, Holmes AP, Poline JB, Grasby PJ, Williams SC, Frackowiak RS, Turner R. 1995. Analysis of fMRI time-series revisited. *NeuroImage.* 2, 45–53. DOI: 10.1006/nimg.1995.1007.

Friston, K., 2011. What Is Optimal about Motor Control? *Neuron* 72, 488–498. doi:10.1016/j.neuron.2011.10.018

Fuentes, C.T., Bastian, A.J., 2010. Where Is Your Arm? Variations in Proprioception Across Space and Tasks. *J. Neurophysiol.* 103, 164–171. doi:10.1152/jn.00494.2009

Funk, M., Brugger, P., Wilkening, F., 2005. Motor processes in children's imagery: the case of mental rotation of hands. *Dev. Sci.* 8, 402–408. doi:10.1111/j.1467-7687.2005.00428.x

G. Butterworth. 1986. Motor development in children: Aspects of coordination and control M. Wade, H. Whiting (Eds.) Martinus Nijhoff, Dordrecht (1986)

Galea, J.M., Vazquez, A., Pasricha, N., Orban de Xivry, J.-J., Celnik, P., 2011. Dissociating the Roles of the Cerebellum and Motor Cortex during Adaptive Learning: The Motor Cortex Retains What the Cerebellum Learns. *Cereb. Cortex* 21, 1761–1770.

doi:10.1093/cercor/bhq246

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G., 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain J. Neurol.* 119 (Pt 2), 593–609.

Gallese, V., Goldman, A., 1998. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends Cogn. Sci.* 2, 493–501.

Gallese, V., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2004. A unifying view of the basis of social cognition. *Trends Cogn. Sci.* 8, 396–403. doi:10.1016/j.tics.2004.07.002

Gao W, Alcauter S, Smith JK, Gilmore JH, Lin W. 2015. Development of human brain cortical network architecture during infancy. *Brain Struct. Funct.* 220(2):1173-86. DOI: 10.1007/s00429-014-0710-3.

García, A., Calleja, J., Antolín, F.M., Berciano, J., 2000. Peripheral motor and sensory nerve conduction studies in normal infants and children. *Clin. Neurophysiol.* 111, 513–520.

doi:10.1016/S1388-2457(99)00279-5

Gazzaley A, D'Esposito M. 2007. Top-Down modulation and normal aging. *Ann N Y Acad Sci.* 1097:67-83. Review. DOI: 10.1196/annals.1379.010.

Gazzaley A, Rissman J, Cooney J, Rutman A, Seibert T, Clapp W, D'Esposito M. 2007. Functional interactions between prefrontal and visual association cortex contribute to top-down modulation of visual processing. *Cereb Cortex.* 17 Suppl 1:i125-35. DOI: 10.1093/cercor/bhm113.

Ghez, C., Sainburg, R., 1995. Proprioceptive control of interjoint coordination. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 73, 273–284.

Gibson, E. J., & Walk, R. D. (1960). The "visual cliff." *Scientific American*, 202, 67– 71.

Gibson, E.J., 1988. Exploratory Behavior in the Development of Perceiving, Acting, and the Acquiring of Knowledge. *Annu. Rev. Psychol.* 39, 1–42.

doi:10.1146/annurev.ps.39.020188.000245

Gibson, J.J. 1979. *The Ecological Approach to Perception*. London: Houghton Mifflin.

Gibson, J.J., 1977. Perceiving, acting, and knowing: Toward an ecological psychology. *The Theory of Affordances*, pp.67-82.

Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N.O., Castellanos, F.X., Liu, H., Zijdenbos, A., Paus, T., Evans, A.C., Rapoport, J.L., 1999. Brain development during childhood and adolescence: a longitudinal MRI study. *Nat. Neurosci.* 2, 861–863. doi:10.1038/13158

Giedd, J.N., Rapoport, J.L., 2010. Structural MRI of Pediatric Brain Development: What Have We Learned and Where Are We Going? *Neuron* 67, 728–734.

doi:10.1016/j.neuron.2010.08.040

Giedd, J.N., Snell, J.W., Lange, N., Rajapakse, J.C., Casey, B.J., Kozuch, P.L., Vaituzis, A.C., Vauss, Y.C., Hamburger, S.D., Kaysen, D., Rapoport, J.L., 1996a. Quantitative magnetic resonance imaging of human brain development: ages 4-18. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 6, 551–560.

Giedd, J.N., Vaituzis, A.C., Hamburger, S.D., Lange, N., Rajapakse, J.C., Kaysen, D., Vauss, Y.C., Rapoport, J.L., 1996b. Quantitative MRI of the temporal lobe, amygdala, and hippocampus in normal human development: ages 4-18 years. *J. Comp. Neurol.* 366, 223–230. doi:10.1002/(SICI)1096-9861(19960304)366:2<223::AID-CNE3>3.0.CO;2-7

Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, Geurts M, Van Hecke, Sunaert S, Wenderoth N, Swinnen SP. 2012. The Neural Basis of Central Proprioceptive Processing in Older Versus Younger Adults: An Important Sensory Role for Right Putamen. *Hum Brain Mapp.* 33:895–908.

Goble DJ, Lewis CA, Hurvitz EA, Brown SH. 2005. Development of upper limb proprioceptive accuracy in children and adolescents. *Hum Mov Sci.* 24(2):155-70. DOI: 10.1016/j.humov.2005.05.004

Goble DJ. 2010. Proprioceptive acuity assessment via joint position matching: from basic science to general practice. *Phys Ther.* 90(8):1176-84. DOI: 10.2522/ptj.20090399.

Goble, D.J., Coxon, J.P., Van Impe, A., Geurts, M., Doumas, M., Wenderoth, N., Swinnen, S.P., 2011. Brain activity during ankle proprioceptive stimulation predicts balance performance in young and older adults. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 31, 16344–16352. doi:10.1523/JNEUROSCI.4159-11.2011

Goble, D.J., Lewis, C.A., Hurvitz, E.A., Brown, S.H., 2005. Development of upper limb proprioceptive accuracy in children and adolescents. *Hum. Mov. Sci.* 24, 155–170. doi:10.1016/j.humov.2005.05.004

Godoi, D., Barela, J.A., 2008. Body sway and sensory motor coupling adaptation in children: effects of distance manipulation. *Dev. Psychobiol.* 50, 77–87. doi:10.1002/dev.20272

Gogtay, N., Giedd, J.N., Lusk, L., Hayashi, K.M., Greenstein, D., Vaituzis, A.C., Nugent, T.F., Herman, D.H., Clasen, L.S., Toga, A.W., Rapoport, J.L., Thompson, P.M., 2004. Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 8174–8179. doi:10.1073/pnas.0402680101

Gold, J.I., Shadlen, M.N., 2007. The neural basis of decision making. *Annu. Rev. Neurosci.* 30, 535–574. doi:10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038

Goldenberg, G., 2009. Apraxia and the parietal lobes. *Neuropsychologia, Perception and Action* 47, 1449–1459. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.014

Good CD, Johnsrude IS, Ashburner J, Henson RN, Friston KJ, Frackowiak RS. 2001. A voxel-based morphometric study of ageing in 465 normal adult human brains. *NeuroImage.* 14(1 Pt 1):21-36. DOI:10.1006/nimg.2001.0786.

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

Gori, M., Del Viva, M., Sandini, G., Burr, D.C., 2008. Young children do not integrate visual and haptic form information. *Curr. Biol.* CB 18, 694–698. doi:10.1016/j.cub.2008.04.036

Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G., 1996. Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp. Brain Res.* 112, 103–111.

Graziano, M.S. and Botvinick, M.M., 2002. How the brain represents the body: insights from neurophysiology and psychology. *Common mechanisms in perception and action: Attention and performance XIX*, pp.136-157.

Graziano, M.S.A., Cooke, D.F., Taylor, C.S.R., 2000. Coding the Location of the Arm by Sight. *Science* 290, 1782–1786. doi:10.1126/science.290.5497.1782

Greicius, M.D., Supekar, K., Menon, V., Dougherty, R.F., 2009. Resting-State Functional Connectivity Reflects Structural Connectivity in the Default Mode Network. *Cereb. Cortex* 19, 72–78. doi:10.1093/cercor/bhn059

Grèzes, J., Armony, J.L., Rowe, J., Passingham, R.E., 2003. Activations related to “mirror” and “canonical” neurones in the human brain: an fMRI study. *NeuroImage* 18, 928–937.

Groenewegen, H.J., 2003. The Basal Ganglia and Motor Control. *Neural Plast.* 10, 107–120. doi:10.1155/NP.2003.107

Grosbras, M.-H., Beaton, S., Eickhoff, S.B., 2012. Brain regions involved in human movement perception: a quantitative voxel-based meta-analysis. *Hum. Brain Mapp.* 33, 431–454. doi:10.1002/hbm.21222

Grossman, E., Donnelly, M., Price, R., Pickens, D., Morgan, V., Neighbor, G., Blake, R., 2000. Brain Areas Involved in Perception of Biological Motion. *J. Cogn. Neurosci.* 12, 711–720. doi:10.1162/089892900562417

Hagmann, P., Sporns, O., Madan, N., Cammoun, L., Pienaar, R., Wedeen, V.J., Meuli, R., Thiran, J.-P., Grant, P.E., 2010. White matter maturation reshapes structural connectivity in the late developing human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 19067–19072.

doi:10.1073/pnas.1009073107

Hagura N, Oouchida Y, Aramaki Y, Okada T, Matsumura M, Sadato N, Naito E. 2009. Visuokinesthetic perception of hand movement is mediated by cerebro-cerebellar interaction between the left cerebellum and right parietal cortex. *Cereb Cortex.* 19(1):176-86. DOI: 10.1093/cercor/bhn068.

Hagura, N., Takei, T., Hirose, S., Aramaki, Y., Matsumura, M., Sadato, N., Naito, E., 2007. Activity in the Posterior Parietal Cortex Mediates Visual Dominance over Kinesthesia. *J. Neurosci.* 27, 7047–7053. doi:10.1523/JNEUROSCI.0970-07.2007

Hale, S., 1990. A global developmental trend in cognitive processing speed. *Child Dev.* 61, 653–663.

Hamilton, A., Wolpert, D., Frith, U., 2004. Your own action influences how you perceive another person's action. *Curr. Biol.* CB 14, 493–498. doi:10.1016/j.cub.2004.03.007

Hamilton, de C., F, A., Grafton, S.T., 2008. Action Outcomes Are Represented in Human Inferior Frontoparietal Cortex. *Cereb. Cortex* 18, 1160–1168. doi:10.1093/cercor/bhm150

Hampson, M., Driesen, N.R., Skudlarski, P., Gore, J.C., Constable, R.T., 2006. Brain connectivity related to working memory performance. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 26, 13338–13343. doi:10.1523/JNEUROSCI.3408-06.2006

Hanna-Pladdy, B., Heilman, K.M., Foundas, A.L., 2001. Cortical and subcortical contributions to ideomotor apraxia: analysis of task demands and error types. *Brain J. Neurol.* 124, 2513–2527.

Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S., Rizzolatti, G., 1998. Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 15061–15065.

Hari, R., Karhu, J., Hämäläinen, M., Knuutila, J., Salonen, O., Sams, M., Vilkmann, V., 1993. Functional Organization of the Human First and Second Somatosensory Cortices: a Neuromagnetic Study. *Eur. J. Neurosci.* 5, 724–734. doi:10.1111/j.1460-9568.1993.tb00536.x

Head, H. and Holmes, G., 1911. Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 34(2-3), pp.102-254.

Heron-Delaney, M., Wirth, S., Pascalis, O., 2011. Infants' knowledge of their own species. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 366, 1753–1763.

Herron, J.E., Henson, R.N.A., Rugg, M.D., 2004. Probability effects on the neural correlates of retrieval success: an fMRI study. *NeuroImage* 21, 302–310. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.09.039

Herzfeld, D.J., Pastor, D., Haith, A.M., Rossetti, Y., Shadmehr, R., O'Shea, J., 2014. Contributions of the cerebellum and the motor cortex to acquisition and retention of motor memories. *NeuroImage* 98, 147–158. doi:10.1016/j.neuroimage.2014.04.076

Herzfeld, D.J., Shadmehr, R., 2014. Cerebellum estimates the sensory state of the body. *Trends Cogn. Sci.* 18, 66–67. doi:10.1016/j.tics.2013.10.015

Heyes, C., 2001. Causes and consequences of imitation. *Trends Cogn. Sci.* 5, 253–261.

Heyes, C., 2010. Where do mirror neurons come from? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 34, 575–583. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.11.007

Hilgenstock R, Weiss T, Witte OW. 2014. You'd better think twice: post-decision perceptual confidence. *Neuroimage.* Oct 1;99:323-31. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2014.05.049

Hiraba, H., Yamaguchi, Y., Satoh, H., Ishibashi, Y., Iwamura, Y., 2000. Deficits of masticatory movements caused by lesions in the orofacial somatosensory cortex of the awake cat. *Somatosens. Mot. Res.* 17, 361–372.

- Hirai, M., Hiraki, K., 2005. An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cogn. Brain Res.* 22, 301–304. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.08.008
- Hobson, H.M., Bishop, D.V.M., 2017. The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future. *R. Soc. Open Sci.* 4. doi:10.1098/rsos.160662
- Holland, S.K., Plante, E., Weber Byars, A., Strawsburg, R.H., Schmithorst, V.J., Ball, W.S., 2001. Normal fMRI brain activation patterns in children performing a verb generation task. *NeuroImage* 14, 837–843. doi:10.1006/nimg.2001.0875
- Holmes A, and Friston KJ. 1998. Generalisability, random effects and population inference. *NeuroImage.* 7, S754.
- Holst-Wolf, J.M., Yeh, I.-L., Konczak, J., 2016. Development of Proprioceptive Acuity in Typically Developing Children: Normative Data on Forearm Position Sense. *Front. Hum. Neurosci.* 10. doi:10.3389/fnhum.2016.00436
- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., Prinz, W., 2001. The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behav. Brain Sci.* 24, 849-878; discussion 878-937.
- Huttenlocher, P.R., 1979. Synaptic density in human frontal cortex - developmental changes and effects of aging. *Brain Res.* 163, 195–205.
- Huttenlocher, P.R., de Courten, C., 1987. The development of synapses in striate cortex of man. *Hum. Neurobiol.* 6, 1–9.
- Hwang, E.J., Shadmehr, R., 2005. Internal models of limb dynamics and the encoding of limb state. *J. Neural Eng.* 2, S266. doi:10.1088/1741-2560/2/3/S09
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 2005. Grasping the Intentions of Others with One's Own Mirror Neuron System. *PLOS Biol.* 3, e79. doi:10.1371/journal.pbio.0030079

Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G., 1999. Cortical Mechanisms of Human Imitation. *Science* 286, 2526–2528.

doi:10.1126/science.286.5449.2526

Iidaka, T., Matsumoto, A., Nogawa, J., Yamamoto, Y., Sadato, N., 2006. Frontoparietal Network Involved in Successful Retrieval from Episodic Memory. Spatial and Temporal Analyses Using fMRI and ERP. *Cereb. Cortex* 16, 1349–1360. doi:10.1093/cercor/bhl040

Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Pütz, B., Yoshioka, T., Kawato, M., 2000. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* 403, 192–195. doi:10.1038/35003194

Inglis, J.T., Frank, J.S., Inglis, B., 1991. The effect of muscle vibration on human position sense during movements controlled by lengthening muscle contraction. *Exp. Brain Res.* 84, 631–634. doi:10.1007/BF00230975

Innocenti GM, Price DJ. 2005. Exuberance in the development of cortical networks. *Nat Rev Neurosci.* 6:955-965. DOI: 10.1038/nrn1790.

Iwamura, Y., Iriki, A., Tanaka, M., 1994. Bilateral hand representation in the postcentral somatosensory cortex. *Nature* 369, 554–556. doi:10.1038/369554a0

Jacob, P., 2007. Neurones miroir, résonance et cognition sociale. *Psychol. Fr., Contributions de l'épistémologie, de la philosophie des sciences et de la psychologie aux sciences cognitives* 52, 299–314. doi:10.1016/j.psfr.2007.05.003

Jacob, P., 2009. A philosopher's reflections on the discovery of mirror neurons. *Top. Cogn. Sci.* 1, 570–595. doi:10.1111/j.1756-8765.2009.01040.x

Jacobs A, Pinto J, Shiffrar M. Experience, context and the visual perception of human movement, *J Exp Psychol Hum Percept Perform* , 2004, vol. 30 (pg. 1-14)

Jacobs, A., Shiffrar, M., 2005. Walking perception by walking observers. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31, 157–169. doi:10.1037/0096-1523.31.1.157

- Jeannerod, M., 1994. The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav. Brain Sci.* 17, 187–202. doi:10.1017/S0140525X00034026
- Jeannerod, M., 1995. Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia* 33, 1419–1432.
- Jeannerod, M., 2001. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage* 14, S103-109. doi:10.1006/nimg.2001.0832
- Jenkins, I.H., Jahanshahi, M., Jueptner, M., Passingham, R.E., Brooks, D.J., 2000. Self-initiated versus externally triggered movementsII. The effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. *Brain* 123, 1216–1228. doi:10.1093/brain/123.6.1216
- Jenkinson M, Bannister P, Brady JM, Smith SM. 2002. Improved optimisation for the robust and accurate linear registration and motion correction of brain images. *NeuroImage.* 17(2), 825-841.
- Jernigan, T.L., Trauner, D.A., Hesselink, J.R., Tallal, P.A., 1991. MATURATION OF HUMAN CEREBRUM OBSERVED IN VIVO DURING ADOLESCENCE. *Brain* 114, 2037–2049. doi:10.1093/brain/114.5.2037
- Johansson, G., 1973. Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept. Psychophys.* 14, 201–211. doi:10.3758/BF03212378
- Johnson, M.H., Munakata, Y., 2005. Processes of change in brain and cognitive development. *Trends Cogn. Sci., Special issue: Developmental cognitive neuroscience* 9, 152–158. doi:10.1016/j.tics.2005.01.009
- Johnson, S.H., 2000. Thinking ahead: the case for motor imagery in prospective judgements of prehension. *Cognition* 74, 33–70. doi:10.1016/S0010-0277(99)00063-3
- Jolles, D.D., Buchem, V., A, M., Crone, E.A., Rombouts, S.A.R.B., 2011. A Comprehensive Study of Whole-Brain Functional Connectivity in Children and Young Adults. *Cereb. Cortex* 21, 385–391. doi:10.1093/cercor/bhq104

- Jouen, F., Lepecq, J.-C., Gapenne, O., Bertenthal, B.I., 2000. Optic flow sensitivity in neonates. *Infant Behav. Dev.* 23, 271–284. doi:10.1016/S0163-6383(01)00044-3
- Kagerer, F.A., Clark, J.E., 2014. Development of interactions between sensorimotor representations in school-aged children. *Hum. Mov. Sci.* 34, 164–177. doi:10.1016/j.humov.2014.02.001
- Kail, R., 1993. Processing Time Decreases Globally at an Exponential Rate during Childhood and Adolescence. *J. Exp. Child Psychol.* 56, 254–265. doi:10.1006/jecp.1993.1034
- Kammers, M.P.M., de Vignemont, F., Verhagen, L., Dijkerman, H.C., 2009. The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia* 47, 204–211. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.028
- Kammers, M.P.M., van der Ham, I.J.M., Dijkerman, H.C., 2006. Dissociating body representations in healthy individuals: differential effects of a kinaesthetic illusion on perception and action. *Neuropsychologia* 44, 2430–2436. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.009
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T.M., Siegelbaum, S.A., Hudspeth, A.J. (Eds.), 2012. *The Organization of Cognition*, in: *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill Education, New York, NY.
- Karni, A., Meyer, G., Jezard, P., Adams, M.M., Turner, R., Ungerleider, L.G., 1995. Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature* 377, 155–158. doi:10.1038/377155a0
- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezard, P., Adams, M.M., Turner, R., Ungerleider, L.G., 1998. The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95, 861–868.
- Kayser, C., Shams, L., 2015. Multisensory Causal Inference in the Brain. *PLOS Biol.* 13, e1002075. doi:10.1371/journal.pbio.1002075

Kelly, A.M.C., Di Martino, A., Uddin, L.Q., Shehzad, Z., Gee, D.G., Reiss, P.T., Margulies, D.S., Castellanos, F.X., Milham, M.P., 2009. Development of Anterior Cingulate Functional Connectivity from Late Childhood to Early Adulthood. *Cereb. Cortex* 19, 640–657. doi:10.1093/cercor/bhn117

Kelly, A.M.C., Uddin, L.Q., Biswal, B.B., Castellanos, F.X., Milham, M.P., 2008. Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage* 39, 527–537. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.08.008

Keysers, C., Gazzola, V., 2006. Towards a unifying neural theory of social cognition. *Prog. Brain Res.* 156, 379–401. doi:10.1016/S0079-6123(06)56021-2

Kilner, J.M., Paulignan, Y., Blakemore, S.J., 2003. An Interference Effect of Observed Biological Movement on Action. *Curr. Biol.* 13, 522–525. doi:10.1016/S0960-9822(03)00165-9

King, A.J., 2005. Multisensory integration: strategies for synchronization. *Curr. Biol. CB* 15, R339-341. doi:10.1016/j.cub.2005.04.022

King, B.R., Pangelinan, M.M., Kagerer, F.A., Clark, J.E., 2010. Improvements in proprioceptive functioning influence multisensory-motor integration in 7- to 13-year-old children. *Neurosci. Lett.* 483, 36–40. doi:10.1016/j.neulet.2010.07.056

Kito, T., Hashimoto, T., Yoneda, T., Katamoto, S., Naito, E., 2006. Sensory processing during kinesthetic aftereffect following illusory hand movement elicited by tendon vibration. *Brain Res.* 1114, 75–84. doi:10.1016/j.brainres.2006.07.062

Klaver, P., Marcar, V., Martin, E., 2011. Neurodevelopment of the visual system in typically developing children. *Prog. Brain Res.* 189, 113–136. doi:10.1016/B978-0-444-53884-0.00021-X

Klemen, J., Chambers, C.D., 2012. Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 36, 111–133. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.04.015

Klingberg, T., Forssberg, H., Westerberg, H., 2002. Increased brain activity in frontal and parietal cortex underlies the development of visuospatial working memory capacity during childhood. *J. Cogn. Neurosci.* 14, 1–10. doi:10.1162/089892902317205276

Klingberg, T., Vaidya, C.J., Gabrieli, J.D., Moseley, M.E., Hedehus, M., 1999. Myelination and organization of the frontal white matter in children: a diffusion tensor MRI study. *Neuroreport* 10, 2817–2821.

Knoblich, G., Flach, R., 2001. Predicting the Effects of Actions: Interactions of Perception and Action. *Psychol. Sci.* 12, 467–472. doi:10.1111/1467-9280.00387

Koechlin E, Hyafil A. 2007. Anterior prefrontal function and the limits of human decision-making. *Science.* 26;318(5850):594-8. Review. DOI:10.1126/science.1142995.

Koechlin E, Danek A, Burnod Y, Grafman J. 2002. Medial prefrontal and subcortical mechanisms underlying the acquisition of motor and cognitive action sequences in humans. *Neuron.* 18;35(2):371-81.

Krakauer, J.W., Ghilardi, M.F., Ghez, C., 1999. Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nat. Neurosci.* 2, 1026–1031. doi:10.1038/14826

Lackner, J.R., 1988. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain J. Neurol.* 111 (Pt 2), 281–297.

Lau, H.C., Rogers, R.D., Haggard, P., Passingham, R.E., 2004. Attention to intention. *Science* 303, 1208–1210. doi:10.1126/science.1090973

Lebel, C., Beaulieu, C., 2011. Longitudinal development of human brain wiring continues from childhood into adulthood. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 31, 10937–10947. doi:10.1523/JNEUROSCI.5302-10.2011

Lebel, C., Gee, M., Camicioli, R., Wieler, M., Martin, W., Beaulieu, C., 2012. Diffusion tensor imaging of white matter tract evolution over the lifespan. *NeuroImage* 60, 340–352. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.11.094

Lebel, C., Walker, L., Leemans, A., Phillips, L., Beaulieu, C., 2008. Microstructural maturation of the human brain from childhood to adulthood. *NeuroImage* 40, 1044–1055. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.12.053

Lee, D.N., Aronson, E., 1974. Visual proprioceptive control of standing in human infants. *Percept. Psychophys.* 15, 529–532. doi:10.3758/BF03199297

Lehéricy, S., Ducros, M., Van De Moortele, P.-F., Francois, C., Thivard, L., Poupon, C., Swindale, N., Ugurbil, K., Kim, D.-S., 2004. Diffusion tensor fiber tracking shows distinct corticostriatal circuits in humans. *Ann. Neurol.* 55, 522–529. doi:10.1002/ana.20030

Lenroot, R.K., Giedd, J.N., 2006. Brain development in children and adolescents: Insights from anatomical magnetic resonance imaging. *Neurosci. Biobehav. Rev., Methodological and Conceptual Advances in the Study of Brain-Behavior Dynamics: A Multivariate Lifespan Perspective* 30, 718–729. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.06.001

Lepage, J.-F., Théoret, H., 2006. EEG evidence for the presence of an action observation–execution matching system in children. *Eur. J. Neurosci.* 23, 2505–2510. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.04769.x

Lin, L.D., Murray, G.M., Sessle, B.J., 1993. The effect of bilateral cold block of the primate face primary somatosensory cortex on the performance of trained tongue-protrusion task and biting tasks. *J. Neurophysiol.* 70, 985–996.

Lin, W., Zhu, Q., Gao, W., Chen, Y., Toh, C.-H., Styner, M., Gerig, G., Smith, J.K., Biswal, B., Gilmore, J.H., 2008. Functional Connectivity MR Imaging Reveals Cortical Functional Connectivity in the Developing Brain. *Am. J. Neuroradiol.* 29, 1883–1889. doi:10.3174/ajnr.A1256

Lin, Y.Y., Forss, N., 2002. Functional characterization of human second somatosensory cortex by magnetoencephalography. *Behav. Brain Res.* 135, 141–145. doi:10.1016/S0166-4328(02)00143-2

Longo MR, Haggard P. 2010. An implicit body representation underlying human position sense. *Proc Natl Acad Sci U S A*.

Lotze, M., Halsband, U., 2006. Motor imagery. *J. Physiol. Paris* 99, 386–395.

doi:10.1016/j.jphysparis.2006.03.012

Lu, L.H., Dapretto, M., O’Hare, E.D., Kan, E., McCourt, S.T., Thompson, P.M., Toga, A.W., Bookheimer, S.Y., Sowell, E.R., 2009. Relationships between brain activation and brain structure in normally developing children. *Cereb. Cortex N. Y. N 1991* 19, 2595–2604.

doi:10.1093/cercor/bhp011

Ludwig VU, Seitz J, Schönfeldt-Lecuona C, Höse A, Abler B, Hole G, Goebel R, Walter H. 2015. The neural correlates of movement intentions: A pilot study comparing hypnotic and simulated paralysis. *Conscious Cogn.* Sep;35:158-70. DOI: 10.1016/j.concog.2015.05.010.

Luna, B., Garver, K.E., Urban, T.A., Lazar, N.A., Sweeney, J.A., 2004. Maturation of Cognitive Processes From Late Childhood to Adulthood. *Child Dev.* 75, 1357–1372.

doi:10.1111/j.1467-8624.2004.00745.x

Luna, B., Padmanabhan, A., O’Hearn, K., 2010. What has fMRI told us about the development of cognitive control through adolescence? *Brain Cogn.* 72, 101–113.

doi:10.1016/j.bandc.2009.08.005

Luna, B., Sweeney, J.A., 2004. The emergence of collaborative brain function: FMRI studies of the development of response inhibition. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1021, 296–309.

doi:10.1196/annals.1308.035

Luna, B., Thulborn, K.R., Munoz, D.P., Merriam, E.P., Garver, K.E., Minshew, N.J., Keshavan, M.S., Genovese, C.R., Eddy, W.F., Sweeney, J.A., 2001. Maturation of Widely Distributed Brain Function Subserves Cognitive Development. *NeuroImage* 13, 786–793.

doi:10.1006/nimg.2000.0743

Maeda, F., Kleiner-Fisman, G., Pascual-Leone, A., 2002. Motor Facilitation While Observing Hand Actions: Specificity of the Effect and Role of Observer's Orientation. *J. Neurophysiol.* 87, 1329–1335. doi:10.1152/jn.00773.2000

Maeda, K., Kakigi, R., Hoshiyama, M. and Koyama, S., 1999. Topography of the secondary somatosensory cortex in humans: a magnetoencephalographic study. *Neuroreport*, 10(2), pp.301-306.

Makris N, Goldstein JM, Kennedy D, Hodge SM, Caviness VS, Faraone SV, Tsuang MT, Seidman LJ. 2006. Decreased volume of left and total anterior insula lobule in schizophrenia. *Schizophr. Res.* 83(2-3):155-71. DOI: 10.1016/j.schres.2005.11.020.

Maldjian, J.A., Gottschalk, A., Patel, R.S., Detre, J.A., Alsop, D.C., 1999. The Sensory Somatotopic Map of the Human Hand Demonstrated at 4 Tesla. *NeuroImage* 10, 55–62. doi:10.1006/nimg.1999.0448

Mallau, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2010. Postural Strategies and Sensory Integration: No Turning Point between Childhood and Adolescence. *PLOS ONE* 5, e13078. doi:10.1371/journal.pone.0013078

Manis, F.R., Keating, D.P., Morrison, F.J., 1980. Developmental differences in the allocation of processing capacity. *J. Exp. Child Psychol.* 29, 156–169. doi:10.1016/0022-0965(80)90098-3

Manoel, E. de J., Connolly, K.J., 1995. Variability and the development of skilled actions. *Int. J. Psychophysiol. Off. J. Int. Organ. Psychophysiol.* 19, 129–147.

Manzoni, T., Conti, F., Fabri, M., 1986. Callosal projections from area SII to SI in monkeys: anatomical organization and comparison with association projections. *J. Comp. Neurol.* 252, 245–263. doi:10.1002/cne.902520208

Maravita, A., Spence, C., Driver, J., 2003. Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr. Biol.* CB 13, R531-539.

Mars RB, Coles MG, Hulstijn W, Toni I. 2008. Delay-related cerebral activity and motor preparation. *Cortex* 44(5):507-520.

Marsden, C.D., Obeso, J.A., 1994. The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson's disease. *Brain* 117, 877–897. doi:10.1093/brain/117.4.877

Marshall, P.J., Meltzoff, A.N., 2011. Neural mirroring systems: Exploring the EEG mu rhythm in human infancy. *Dev. Cogn. Neurosci.* 1, 110–123. doi:10.1016/j.dcn.2010.09.001

Marshall, P.J., Young, T., Meltzoff, A.N., 2011. Neural correlates of action observation and execution in 14-month-old infants: an event-related EEG desynchronization study. *Dev. Sci.* 14, 474–480. doi:10.1111/j.1467-7687.2010.00991.x

Mazzola, L., Isnard, J., Mauguière, F., 2006. Somatosensory and Pain Responses to Stimulation of the Second Somatosensory Area (SII) in Humans. A Comparison with SI and Insular Responses. *Cereb. Cortex* 16, 960–968. doi:10.1093/cercor/bhj038

Meador, K.J., Loring, D.W., Feinberg, T.E., Lee, G.P., Nichols, M.E., 2000. Anosognosia and asomatognosia during intracarotid amobarbital inactivation. *Neurology* 55, 816–820.

Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1977. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science* 198, 75–78. doi:10.1126/science.198.4312.75

Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1994. Imitation, Memory, and the Representation of Persons. *Infant Behav. Dev.* 17, 83–99. doi:10.1016/0163-6383(94)90024-8

Meltzoff, A.N., Moore, M.K., 1997. Explaining Facial Imitation: A Theoretical Model. *Early Dev. Parent.* 6, 179–192.

Menon, V., 2013. Developmental pathways to functional brain networks: emerging principles. *Trends Cogn. Sci.* 17, 627–640. doi:10.1016/j.tics.2013.09.015

Miall, R.C., Christensen, L.O.D., Cain, O., Stanley, J., 2007. Disruption of State Estimation in the Human Lateral Cerebellum. *PLOS Biol.* 5, e316. doi:10.1371/journal.pbio.0050316

Miall, R.C., Wolpert, D.M., 1996. Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Netw., Four Major Hypotheses in Neuroscience* 9, 1265–1279. doi:10.1016/S0893-6080(96)00035-4

Miller EK, Cohen JD. 2001. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu Rev Neurosci.* 24:167-202. DOI: 10.1146/annurev.neuro.24.1.167.

Miller, P.H., Seier, W.L., Probert, J.S., Aloise, P.A., 1991. Age differences in the capacity demands of a strategy among spontaneously strategic children. *J. Exp. Child Psychol.* 52, 149–165. doi:10.1016/0022-0965(91)90057-Y

Milner, A.D., Goodale, M.A., 2008. Two visual systems re-viewed. *Neuropsychologia, Consciousness and Perception: Insights and Hindsight*A Festschrift in Honour of Larry Weiskrantz 46, 774–785. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.005

Mima, T., Nagamine, T., Nakamura, K., Shibasaki, H., 1998. Attention Modulates Both Primary and Second Somatosensory Cortical Activities in Humans: A Magnetoencephalographic Study. *J. Neurophysiol.* 80, 2215–2221.

Mink, J.W., 1996. The basal ganglia: focused selection and inhibition of competing motor programs. *Prog. Neurobiol.* 50, 381–425.

Molina, M., Tijus, C., Jouen, F., 2008. The emergence of motor imagery in children. *J. Exp. Child Psychol.* 99, 196–209. doi:10.1016/j.jecp.2007.10.001

Moran, D.W., Schwartz, A.B., 1999. Motor cortical representation of speed and direction during reaching. *J. Neurophysiol.* 82, 2676–2692.

Mori S, Oishi K, Jiang H, Jiang L, Li X, Akhter K, Hua K, Faria AV, Mahmood A, Woods R, Toga AW, Pike GB, Neto PR, Evans A, Zhang J, Huang H, Miller MI, van Zijl P, Mazziotta J. 2008. Stereotaxic white matter atlas based on diffusion tensor imaging in an ICBM template. 2007. *NeuroImage.* 1;40(2):570-82. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.12.035.

Morton, S.M., Bastian, A.J., 2006. Cerebellar contributions to locomotor adaptations during splitbelt treadmill walking. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 26, 9107–9116.

doi:10.1523/JNEUROSCI.2622-06.2006

Muetzel, R.L., Collins, P.F., Mueller, B.A., M Schissel, A., Lim, K.O., Luciana, M., 2008. The development of corpus callosum microstructure and associations with bimanual task performance in healthy adolescents. *NeuroImage* 39, 1918–1925.

doi:10.1016/j.neuroimage.2007.10.018

Nachev, P., Wydell, H., O’Neill, K., Husain, M., Kennard, C., 2007. The role of the pre-supplementary motor area in the control of action. *Neuroimage* 36, T155–T163.

doi:10.1016/j.neuroimage.2007.03.034

Naghavi, H.R., Nyberg, L., 2005. Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: Shared demands on integration? *Conscious. Cogn.* 14, 390–425.

doi:10.1016/j.concog.2004.10.003

Nagy, Z., Westerberg, H., Klingberg, T., 2004. Maturation of White Matter is Associated with the Development of Cognitive Functions during Childhood. *J. Cogn. Neurosci.* 16, 1227–1233.

doi:10.1162/0898929041920441

Naish, K.R., Barnes, B., Obhi, S.S., 2016. Stimulation over primary motor cortex during action observation impairs effector recognition. *Cognition* 149, 84–94.

doi:10.1016/j.cognition.2016.01.008

Naito, E., Ehrsson, H.H., 2006. Somatic Sensation of Hand-Object Interactive Movement Is Associated with Activity in the Left Inferior Parietal Cortex. *J. Neurosci.* 26, 3783–3790.

doi:10.1523/JNEUROSCI.4835-05.2006

Naito, E., Ehrsson, H.H., Geyer, S., Zilles, K., Roland, P.E., 1999. Illusory Arm Movements Activate Cortical Motor Areas: A Positron Emission Tomography Study. *J. Neurosci.* 19, 6134–6144.

Naito, E., Kochiyama, T., Kitada, R., Nakamura, S., Matsumura, M., Yonekura, Y., Sadato, N., 2002a. Internally Simulated Movement Sensations during Motor Imagery Activate Cortical Motor Areas and the Cerebellum. *J. Neurosci.* 22, 3683–3691.

Naito, E., Morita, T., Amemiya, K., 2016. Body representations in the human brain revealed by kinesthetic illusions and their essential contributions to motor control and corporeal awareness. *Neurosci. Res.*, Body representation in the brain 104, 16–30.
doi:10.1016/j.neures.2015.10.013

Naito, E., Nakashima, T., Kito, T., Aramaki, Y., Okada, T., Sadato, N., 2007. Human limb-specific and non-limb-specific brain representations during kinesthetic illusory movements of the upper and lower extremities. *Eur. J. Neurosci.* 25, 3476–3487. doi:10.1111/j.1460-9568.2007.05587.x

Naito, E., Roland, P.E., Ehrsson, H.H., 2002b. I Feel My Hand Moving: A New Role of the Primary Motor Cortex in Somatic Perception of Limb Movement. *Neuron* 36, 979–988.
doi:10.1016/S0896-6273(02)00980-7

Naito, E., Roland, P.E., Grefkes, C., Choi, H.J., Eickhoff, S., Geyer, S., Zilles, K., Ehrsson, H.H., 2005. Dominance of the right hemisphere and role of area 2 in human kinesthesia. *J. Neurophysiol.* 93, 1020–1034. doi:10.1152/jn.00637.2004

Naito, E., Scheperjans, F., Eickhoff, S.B., Amunts, K., Roland, P.E., Zilles, K., Ehrsson, H.H., 2008. Human Superior Parietal Lobule Is Involved in Somatic Perception of Bimanual Interaction With an External Object. *J. Neurophysiol.* 99, 695–703.
doi:10.1152/jn.00529.2007

Nakano, K., 2000. Neural circuits and topographic organization of the basal ganglia and related regions. *Brain Dev.* 22 Suppl 1, S5-16.

Nardini, M., Bedford, R., Mareschal, D., 2010. Fusion of visual cues is not mandatory in children. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 17041–17046. doi:10.1073/pnas.1001699107

Nardini, M., Jones, P., Bedford, R., Braddick, O., 2008. Development of cue integration in human navigation. *Curr. Biol. CB* 18, 689–693. doi:10.1016/j.cub.2008.04.021

Nashner, L.M., Black, F.O., Wall, C. (1982). Adaptation to Altered Support and Visual Conditions During Stance - Patients with Vestibular Deficits. *Journal of Neuroscience*, 2: 536-544.

Nishitani, N., Hari, R., 2000. Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 913–918. doi:10.1073/pnas.97.2.913

Nowak, D.A., Hermsdörfer, J., Marquardt, C., Fuchs, H.-H., 2002. Grip and load force coupling during discrete vertical arm movements with a grasped object in cerebellar atrophy. *Exp. Brain Res.* 145, 28–39. doi:10.1007/s00221-002-1079-8

Nyström, P., 2008. The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Soc. Neurosci.* 3, 334–347. doi:10.1080/17470910701563665

Ohnishi, T., Moriguchi, Y., Matsuda, H., Mori, T., Hirakata, M., Imabayashi, E., Hirao, K., Nemoto, K., Kaga, M., Inagaki, M., Yamada, M., Uno, A., 2004. The neural network for the mirror system and mentalizing in normally developed children: an fMRI study. *Neuroreport* 15, 1483–1487.

Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113. doi:10.1016/0028-3932(71)90067-4

Olesen, P.J., Nagy, Z., Westerberg, H., Klingberg, T., 2003. Combined analysis of DTI and fMRI data reveals a joint maturation of white and grey matter in a fronto-parietal network. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 18, 48–57.

Olivier, I., Cuisinier, R., Vaugoyeau, M., Nougier, V., Assaiante, C., 2010. Age-related differences in cognitive and postural dual-task performance. *Gait Posture* 32, 494–499. doi:10.1016/j.gaitpost.2010.07.008

Pagel, B., Heed, T., Röder, B., 2009. Change of reference frame for tactile localization during child development. *Dev. Sci.* 12, 929–937. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00845.x

Paillard, J., 1982. Le Corps et ses langages d'espace. *Le corps enpsychiatrie*, ed. E. Jeddi, pp.53-69.

Paillard, J., 1991. Motor and representational framing of space. *Brain and space*, pp.163-182.

Paillard, J., 1999. Body Schema and body image-a double dissociation. *Motor control, today and tomorrow*, pp.197-214.

Palluel, E., Nougier, V., Olivier, I., 2010. Postural control and attentional demand during adolescence. *Brain Res.* 1358, 151–159. doi:10.1016/j.brainres.2010.08.051

Parsons, L.M., 1994. Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 20, 709–730.

Pashler, H., 1994. Dual-task interference in simple tasks: Data and theory. *Psychol. Bull.* 116, 220–244. doi:10.1037/0033-2909.116.2.220

Patuzzo, S., Fiaschi, A., Manganotti, P., 2003. Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: a single- and paired-pulse transcranial magnetic stimulation study of self- and non-self-action observation. *Neuropsychologia* 41, 1272–1278.

Paus T. 2010. Growth of white matter in the adolescent brain: Myelin or axon? *Brain Cogn.* 72(1):26-35. DOI: 10.1016/j.bandc.2009.06.002.

Paus, T., 2010. Growth of white matter in the adolescent brain: myelin or axon? *Brain Cogn.* 72, 26–35. doi:10.1016/j.bandc.2009.06.002

Paus, T., Collins, D.L., Evans, A.C., Leonard, G., Pike, B., Zijdenbos, A., 2001. Maturation of white matter in the human brain: a review of magnetic resonance studies. *Brain Res. Bull.* 54, 255–266.

Paus, T., Zijdenbos, A., Worsley, K., Collins, D.L., Blumenthal, J., Giedd, J.N., Rapoport, J.L., Evans, A.C., 1999. Structural maturation of neural pathways in children and adolescents: in vivo study. *Science* 283, 1908–1911.

Pavlidis, C., Miyashita, E., Asanuma, H., 1993. Projection from the sensory to the motor cortex is important in learning motor skills in the monkey. *J. Neurophysiol.* 70, 733–741.

Pavlova M, Krägeloh-Mann I, Sokolov A, Birbaumer N, Bonnet C. Simultaneous masking of a point-light walker in children, *Fechner Day 2000*, 2000Strasbourg (France)The ISP(pg. 279-284)

Pavlova, M., Krägeloh-Mann, I., Sokolov, A., Birbaumer, N., 2001. Recognition of Point-Light Biological Motion Displays by Young Children. *Perception* 30, 925–933.
doi:10.1068/p3157

Peelen, M.V., Downing, P.E., 2005. Within-subject reproducibility of category-specific visual activation with functional MRI. *Hum. Brain Mapp.* 25, 402–408. doi:10.1002/hbm.20116

Peelen, M.V., Downing, P.E., 2007. The neural basis of visual body perception. *Nat. Rev. Neurosci.* 8, 636–648. doi:10.1038/nrn2195

Peelen, M.V., Glaser, B., Vuilleumier, P., Eliez, S., 2009. Differential development of selectivity for faces and bodies in the fusiform gyrus. *Dev. Sci.* 12, F16-25.
doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00916.x

Pellijeff, A., Bonilha, L., Morgan, P.S., McKenzie, K., Jackson, S.R., 2006. Parietal updating of limb posture: An event-related fMRI study. *Neuropsychologia, Visuomotor Functions of the Posterior Parietal Cortex* 44, 2685–2690. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.01.009

Pelphrey, K.A., Lopez, J., Morris, J.P., 2009. Developmental continuity and change in responses to social and nonsocial categories in human extrastriate visual cortex. *Front. Hum. Neurosci.* 3. doi:10.3389/neuro.09.025.2009

Penfield W., Rasmussen T. (1952). *The Cerebral Cortex of Man. A Clinical Study of Localization of Function*. New York, NY: The MacMillan Company.

Penfield, W. and Rasmussen, T., 1950. The cerebral cortex of man; a clinical study of localization of function.

Perrin, J.S., Hervé, P.-Y., Leonard, G., Perron, M., Pike, G.B., Pitiot, A., Richer, L., Veillette, S., Pausova, Z., Paus, T., 2008. Growth of white matter in the adolescent brain: role of testosterone and androgen receptor. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 9519–9524. doi:10.1523/JNEUROSCI.1212-08.2008

Perrin, J.S., Leonard, G., Perron, M., Pike, G.B., Pitiot, A., Richer, L., Veillette, S., Pausova, Z., Paus, T., 2009. Sex differences in the growth of white matter during adolescence. *NeuroImage* 45, 1055–1066. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.01.023

Peterka, R.J., Black, F.O., 1990. Age-related changes in human posture control: sensory organization tests. *J. Vestib. Res. Equilib. Orientat.* 1, 73–85.

Pfefferbaum, A., Mathalon, D.H., Sullivan, E.V., Rawles, J.M., Zipursky, R.B., Lim, K.O., 1994. A quantitative magnetic resonance imaging study of changes in brain morphology from infancy to late adulthood. *Arch. Neurol.* 51, 874–887.

Pickett, K., Konczak, J., 2009. Measuring kinaesthetic sensitivity in typically developing children. *Dev. Med. Child Neurol.* 51, 711–716. doi:10.1111/j.1469-8749.2008.03229.x

Pisella, L., André, V., Gavault, E., Le Flem, A., Luc-Pupat, E., Glissoux, C., Barrière, A., Vindras, P., Rossetti, Y., Gonzalez-Monge, S., 2013. A test revealing the slow acquisition and the dorsal stream substrate of visuo-spatial perception. *Neuropsychologia* 51, 106–113. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.11.015

Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., Rossetti, Y., 2009. Optic ataxia and the function of the dorsal stream: contributions to perception and action. *Neuropsychologia* 47, 3033–3044. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.06.020

Power, J.D., Barnes, K.A., Snyder, A.Z., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2012. Spurious but systematic correlations in functional connectivity MRI networks arise from subject motion. *NeuroImage* 59, 2142–2154. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.10.018

Power, J.D., Cohen, A.L., Nelson, S.M., Wig, G.S., Barnes, K.A., Church, J.A., Vogel, A.C., Laumann, T.O., Miezin, F.M., Schlaggar, B.L., Petersen, S.E., 2011. Functional Network Organization of the Human Brain. *Neuron* 72, 665–678. doi:10.1016/j.neuron.2011.09.006

Power, J.D., Petersen, S.E., 2013. Control-related systems in the human brain. *Curr. Opin. Neurobiol., Macrocircuits* 23, 223–228. doi:10.1016/j.conb.2012.12.009

Prinz W. Experimental approaches to imitation. In: Meltzoff A. N., Prinz W., editors. *The imitative mind: Development, evolution and brain bases*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2002. pp. 143–162.

Prinz, W., 1994. Motor images are action plans. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(2), pp.218-218.

Prinz, W., 1997. Perception and Action Planning. *Eur. J. Cogn. Psychol.* 9, 129–154. doi:10.1080/713752551

Proske, U., 2005. What is the role of muscle receptors in proprioception? *Muscle Nerve* 31, 780–787. doi:10.1002/mus.20330

Proske, U., Gandevia, S.C., 2012. The Proprioceptive Senses: Their Roles in Signaling Body Shape, Body Position and Movement, and Muscle Force. *Physiol. Rev.* 92, 1651–1697. doi:10.1152/physrev.00048.2011

Qin S, Young CB, Supekar K, Uddin LQ, Menon V. 2012. Immature integration and segregation of emotion-related brain circuitry in young children. *Proc Natl Acad Sci U S A*. May 15;109(20):7941-6. DOI: 10.1073/pnas.1120408109.

Rader, N., Bausano, M., Richards, J.E., 1980. On the nature of the visual-cliff-avoidance response in human infants. *Child Dev.* 51, 61–68.

Radovanovic S, Korotkov A, Ljubisavljevic M, Lyskov E, Thunberg J, Kataeva G, Danko S, Rakic P, Ayoub AE, Breunig JJ, Dominguez MH. 2009. Decision by division: making cortical maps. *Trends Neurosci.* 32:291-301. DOI: 10.1016/j.tins.2009.01.007.

Rakic P, Bourgeois JP, Goldman-Rakic PS. 1994. Synaptic development of the cerebral cortex: implications for learning, memory, and mental illness. *Prog Brain Res.* 102:227-243. DOI: 10.1016/S0079-6123(08)60543-9.

Raos V, Savaki HE. 2016. The Role of the Prefrontal Cortex in Action Perception. *Cereb Cortex.* Sep 6. DOI: 10.1093/cercor/bhw261.

Ratcliff, R., 1979. Group reaction time distributions and an analysis of distribution statistics. *Psychol. Bull.* 86, 446–461. doi:10.1037/0033-2909.86.3.446

Reed, C.L., Farah, M.J., 1995. The psychological reality of the body schema: a test with normal participants. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 21, 334–343.

Reid, V.M., Hoehl, S., Striano, T., 2006. The perception of biological motion by infants: An event-related potential study. *Neurosci. Lett.* 395, 211–214. doi:10.1016/j.neulet.2005.10.080

Reiss, A.L., Abrams, M.T., Singer, H.S., Ross, J.L., Denckla, M.B., 1996. Brain development, gender and IQ in children. A volumetric imaging study. *Brain J. Neurol.* 119 (Pt 5), 1763–1774.

Ribot-Ciscar, E., Rossi-Durand, C., Roll, J.P., 1998. Muscle spindle activity following muscle tendon vibration in man. *Neurosci. Lett.* 258, 147–150.

Rieser, J.J., Garing, A.E., Young, M.F., 1994. Imagery, action, and young children's spatial orientation: it's not being there that counts, it's what one has in mind. *Child Dev.* 65, 1262–1278.

Rinaldi, N.M., Polastri, P.F., Barela, J.A., 2009. Age-related changes in postural control sensory reweighting. *Neurosci. Lett.* 467, 225–229. doi:10.1016/j.neulet.2009.10.042

- Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. The Mirror-Neuron System. *Annu. Rev. Neurosci.* 27, 169–192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L., 1996. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn. Brain Res., Mental representations of motor acts* 3, 131–141. doi:10.1016/0926-6410(95)00038-0
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V., 2001. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 661–670. doi:10.1038/35090060
- Rizzolatti, G., Luppino, G., 2001. The cortical motor system. *Neuron* 31, 889–901.
- Ro, T., Friggel, A., Lavie, N., 2007. Attentional biases for faces and body parts. *Vis. Cogn.* 15, 322–348. doi:10.1080/13506280600590434
- Rochat, P., 1998. Self-perception and action in infancy. *Exp. Brain Res.* 123, 102–109.
- Rochat, P., Morgan, R., 1995. Spatial determinants in the perception of self-produced leg movements in 3- to 5-month-old infants. *Dev. Psychol.* 31, 626–636. doi:10.1037/0012-1649.31.4.626
- Roll JP, Vedel JP, Ribot E. 1989. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 76(1):213-222.
- Roll, J.P., Vedel, J.P., 1982. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.* 47, 177–190.
- Ronchi, R., Vallar, G., 2010. Après lésion droite: somatoparaphrénie. *Rev. Neuropsychol. Neurosci. Cogn. Clin.* 2, 225–230.
- Ross, P.D., de Gelder, B., Crabbe, F., Grosbras, M.-H., 2014. Body-selective areas in the visual cortex are less active in children than in adults. *Front. Hum. Neurosci.* 8. doi:10.3389/fnhum.2014.00941

Roudas M, Pakhomov S, Medvedev S, Johansson H. 2002. Comparison of brain activity during different types of proprioceptive inputs: a positron emission tomography study. *Exp Brain Res* 143(3):276-285.

Rubia, K., Overmeyer, S., Taylor, E., Brammer, M., Williams, S.C., Simmons, A., Andrew, C., Bullmore, E.T., 2000. Functional frontalisation with age: mapping neurodevelopmental trajectories with fMRI. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 24, 13–19.

Ruby, P., Decety, J., 2001. Effect of subjective perspective taking during simulation of action: a PET investigation of agency. *Nat. Neurosci.* 4, 546–550. doi:10.1038/87510

Rushworth MF, Johansen-Berg H, Gobel SM, Devlin JT. 2003. The left parietal and premotor cortices: motor attention and selection. *Neuroimage* 1:S89-100.

S. Gallagher *How the body shapes the mind* Oxford University Press, New York (2005)

Sainburg, R.L., Ghilardi, M.F., Poizner, H., Ghez, C., 1995. Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *J. Neurophysiol.* 73, 820–835.

Sami, S., Robertson, E.M., Miall, R.C., 2014. The Time Course of Task-Specific Memory Consolidation Effects in Resting State Networks. *J. Neurosci.* 34, 3982–3992.

doi:10.1523/JNEUROSCI.4341-13.2014

Sanes, J.N., Donoghue, J.P., 2000. Plasticity and primary motor cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 23, 393–415. doi:10.1146/annurev.neuro.23.1.393

Sarlegna, F.R., Gauthier, G.M., Bourdin, C., Vercher, J.-L., Blouin, J., 2006. Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject. *Brain Res. Bull.* 69, 404–415. doi:10.1016/j.brainresbull.2006.02.005

Satterthwaite, T.D., Wolf, D.H., Loughhead, J., Ruparel, K., Elliott, M.A., Hakonarson, H., Gur, R.C., Gur, R.E., 2012. Impact of in-scanner head motion on multiple measures of functional connectivity: Relevance for studies of neurodevelopment in youth. *NeuroImage* 60, 623–632. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.12.063

- Saxe, R., 2005. Tuning forks in the mind: Reply to Goldman and Sebanz. *Trends Cogn. Sci.* 9, 321. doi:10.1016/j.tics.2005.05.011
- Schaefer, M., Heinze, H.-J., Rotte, M., 2008. Observing the touched body magnified alters somatosensory homunculus. *Neuroreport* 19, 901–905. doi:10.1097/WNR.0b013e328301a629
- Schlaggar, B.L., Brown, T.T., Lugar, H.M., Visscher, K.M., Miezin, F.M., Petersen, S.E., 2002. Functional neuroanatomical differences between adults and school-age children in the processing of single words. *Science* 296, 1476–1479. doi:10.1126/science.1069464
- Schmithorst, V.J., Wilke, M., Dardzinski, B.J., Holland, S.K., 2002. Correlation of White Matter Diffusivity and Anisotropy with Age during Childhood and Adolescence: A Cross-sectional Diffusion-Tensor MR Imaging Study. *Radiology* 222, 212–218. doi:10.1148/radiol.2221010626
- Schmuckler, M.A., Fairhall, J.L., 2001. Visual-proprioceptive intermodal perception using point light displays. *Child Dev.* 72, 949–962.
- Schmuckler, M.A., Jewell, D.T., 2007. Infants' visual-proprioceptive intermodal perception with imperfect contingency information. *Dev. Psychobiol.* 49, 387–398. doi:10.1002/dev.20214
- Schutz, M., Kubovy, M., 2009. Causality and cross-modal integration. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 35, 1791–1810. doi:10.1037/a0016455
- Shadmehr, R., Holcomb, H.H., 1997. Neural Correlates of Motor Memory Consolidation. *Science* 277, 821–825. doi:10.1126/science.277.5327.821
- Shaw, P., Kabani, N.J., Lerch, J.P., Eckstrand, K., Lenroot, R., Gogtay, N., Greenstein, D., Clasen, L., Evans, A., Rapoport, J.L., Giedd, J.N., Wise, S.P., 2008. Neurodevelopmental trajectories of the human cerebral cortex. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 3586–3594. doi:10.1523/JNEUROSCI.5309-07.2008

- Shenton, J.T., Schwoebel, J., Coslett, H.B., 2004. Mental motor imagery and the body schema: evidence for proprioceptive dominance. *Neurosci. Lett.* 370, 19–24.
doi:10.1016/j.neulet.2004.07.053
- Shore, D.I., Spry, E., Spence, C., 2002. Confusing the mind by crossing the hands. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 14, 153–163.
- Simion, F., Regolin, L., Bulf, H., 2008. A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 809–813. doi:10.1073/pnas.0707021105
- Simmonds, D.J., Hallquist, M.N., Asato, M., Luna, B., 2014. Developmental stages and sex differences of white matter and behavioral development through adolescence: a longitudinal diffusion tensor imaging (DTI) study. *NeuroImage* 92, 356–368.
doi:10.1016/j.neuroimage.2013.12.044
- Sirigu, A., Daprati, E., Ciancia, S., Giraux, P., Nighoghossian, N., Posada, A., Haggard, P., 2004. Altered awareness of voluntary action after damage to the parietal cortex. *Nat. Neurosci.* 7, 80–84. doi:10.1038/nn1160
- Sirigu, A., Duhamel, J.R., Cohen, L., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y., 1996. The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science* 273, 1564–1568.
- Sirigu, A., Grafman, J., Bressler, K., Sunderland, T., 1991. Multiple representations contribute to body knowledge processing. Evidence from a case of autotopagnosia. *Brain J. Neurol.* 114 (Pt 1B), 629–642.
- Skoura, X., Papaxanthis, C., Vinter, A., Pozzo, T., 2005. Mentally represented motor actions in normal aging. I. Age effects on the temporal features of overt and covert execution of actions. *Behav. Brain Res.* 165, 229–239. doi:10.1016/j.bbr.2005.07.023
- Skoura, X., Vinter, A., Ph.D, C.P., 2009. Mentally Simulated Motor Actions in Children. *Dev. Neuropsychol.* 34, 356–367. doi:10.1080/87565640902801874

Smith SM. 2002. Fast robust automated brain extraction. *Hum Brain Mapp.* 17(3):143-155. DOI: 10.1002/hbm.10062.

Smith SM., Jenkinson M, Woolrich MW, Beckmann CF, Behrens TEJ, Johansen-Berg H, Bannister PR., De Luca M, Drobnjak I, Flitney DE, Niazy R, Saunders J, Vickers J, Zhang Y, De Stefano N, Brady JM, and Matthews PM. 2004. Advances in functional and structural MR image analysis and implementation as FSL. *NeuroImage.* 23(S1):208-19. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2004.07.051.

Smith, M.A., Shadmehr, R., 2005. Intact Ability to Learn Internal Models of Arm Dynamics in Huntington's Disease But Not Cerebellar Degeneration. *J. Neurophysiol.* 93, 2809–2821. doi:10.1152/jn.00943.2004

Smith, S.M., Fox, P.T., Miller, K.L., Glahn, D.C., Fox, P.M., Mackay, C.E., Filippini, N., Watkins, K.E., Toro, R., Laird, A.R., Beckmann, C.F., 2009. Correspondence of the brain's functional architecture during activation and rest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 13040–13045. doi:10.1073/pnas.0905267106

Smits-Engelsman, B.C.M., Wilson, P.H., 2013. Age-related changes in motor imagery from early childhood to adulthood: probing the internal representation of speed-accuracy trade-offs. *Hum. Mov. Sci.* 32, 1151–1162. doi:10.1016/j.humov.2012.06.006

Southgate, V., Johnson, M.H., Osborne, T., Csibra, G., 2009. Predictive motor activation during action observation in human infants. *Biol. Lett.* rsbl20090474. doi:10.1098/rsbl.2009.0474

Sowell ER, Thompson PM, Holmes CJ, Batth R, Jernigan TL, Toga AW. 1999a. Localizing age-related changes in brain structure between childhood and adolescence using statistical parametric mapping. *NeuroImage.* 9(6 Pt 1):587-97. DOI: 10.1006/nimg.1999.0436.

Sowell, E.R., Jernigan, T.L., 1998. Further MRI evidence of late brain maturation: Limbic volume increases and changing asymmetries during childhood and adolescence. *Dev. Neuropsychol.* 14, 599–617. doi:10.1080/87565649809540731

Sowell, E.R., Peterson, B.S., Thompson, P.M., Welcome, S.E., Henkenius, A.L., Toga, A.W., 2003. Mapping cortical change across the human life span. *Nat. Neurosci.* 6, 309–315.

doi:10.1038/nn1008

Sowell, E.R., Thompson, P.M., Holmes, C.J., Jernigan, T.L., Toga, A.W., 1999b. In vivo evidence for post-adolescent brain maturation in frontal and striatal regions. *Nat. Neurosci.* 2, 859–861. doi:10.1038/13154

Sowell, E.R., Thompson, P.M., Tessner, K.D., Toga, A.W., 2001. Mapping continued brain growth and gray matter density reduction in dorsal frontal cortex: Inverse relationships during postadolescent brain maturation. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 21, 8819–8829.

Sowell, E.R., Trauner, D.A., Gamst, A., Jernigan, T.L., 2002. Development of cortical and subcortical brain structures in childhood and adolescence: a structural MRI study. *Dev. Med. Child Neurol.* 44, 4–16.

Sporns, O., 2013. Structure and function of complex brain networks. *Dialogues Clin. Neurosci.* 15, 247–262.

Stevens, M.C., 2009. The developmental cognitive neuroscience of functional connectivity. *Brain Cogn.* 70, 1–12. doi:10.1016/j.bandc.2008.12.009

Strick, P.L., Dum, R.P., Fiez, J.A., 2009. Cerebellum and Nonmotor Function. *Annu. Rev. Neurosci.* 32, 413–434. doi:10.1146/annurev.neuro.31.060407.125606

Supekar, K., Musen, M., Menon, V., 2009. Development of Large-Scale Functional Brain Networks in Children. *PLOS Biol.* 7, e1000157. doi:10.1371/journal.pbio.1000157

Supekar, K., Uddin, L.Q., Prater, K., Amin, H., Greicius, M.D., Menon, V., 2010. Development of functional and structural connectivity within the default mode network in young children. *NeuroImage* 52, 290–301. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.04.009

- Tamm, L., Menon, V., Reiss, A.L., 2002. Maturation of brain function associated with response inhibition. *J. Am. Acad. Child Adolesc. Psychiatry* 41, 1231–1238. doi:10.1097/00004583-200210000-00013
- Tamnes, C.K., Østby, Y., Fjell, A.M., Westlye, L.T., Due-Tønnessen, P., Walhovd, K.B., 2010. Brain Maturation in Adolescence and Young Adulthood: Regional Age-Related Changes in Cortical Thickness and White Matter Volume and Microstructure. *Cereb. Cortex* 20, 534–548. doi:10.1093/cercor/bhp118
- Taoka, M., Toda, T., Iwamura, Y., 1998. Representation of the midline trunk, bilateral arms, and shoulders in the monkey postcentral somatosensory cortex. *Exp. Brain Res.* 123, 315–322. doi:10.1007/s002210050574
- Tau, G.Z., Peterson, B.S., 2009. Normal Development of Brain Circuits. *Neuropsychopharmacology* 35, 147–168. doi:10.1038/npp.2009.115
- Taylor, J.C., Wiggett, A.J., Downing, P.E., 2007. Functional MRI analysis of body and body part representations in the extrastriate and fusiform body areas. *J. Neurophysiol.* 98, 1626–1633. doi:10.1152/jn.00012.2007
- Tessari, A., Rumiati, R.I., 2002. Motor distal component and pragmatic representation of objects. *Cogn. Brain Res.* 14, 218–227. doi:10.1016/S0926-6410(02)00133-7
- Thelen, E. 1989. Self-organization in developmental processes: Can systems approaches work. In M. Gunnar & E. Thelen (Eds.), *Minnesota Symposia on Child Psychology: Vol. 22. Systems and development* (pp. 77–117). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Thelen, E., 1995. Motor development. A new synthesis. *Am. Psychol.* 50, 79–95.
- Thomas, R., Press, C., Haggard, P., 2006. Shared representations in body perception. *Acta Psychol. (Amst.)* 121, 317–330. doi:10.1016/j.actpsy.2005.08.002

Thompson, P.M., Giedd, J.N., Woods, R.P., MacDonald, D., Evans, A.C., Toga, A.W., 2000. Growth patterns in the developing brain detected by using continuum mechanical tensor maps. *Nature* 404, 190–193. doi:10.1038/35004593

Thompson, P.M., Sowell, E.R., Gogtay, N., Giedd, J.N., Vidal, C.N., Hayashi, K.M., Leow, A., Nicolson, R., Rapoport, J.L., Toga, A.W., 2005. Structural MRI and Brain Development, in: *Neurobiology, B.-I.R. of (Ed.), Neuroimaging, Part B*. Academic Press, pp. 285–323. doi:10.1016/S0074-7742(05)67009-2

Thornton, I.M., Knoblich, G., 2006. Action Perception: seeing the world through a moving body. *Curr. Biol. CB* 16, R27-29. doi:10.1016/j.cub.2005.12.006

Todd, J.J., Marois, R., 2004. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature* 428, 751–754. doi:10.1038/nature02466

Toga, A.W., Thompson, P.M., Sowell, E.R., 2006. Mapping Brain Maturation. *FOCUS* 4, 378–390. doi:10.1176/foc.4.3.378

Toni I, Schluter ND, Josephs O, Friston K, Passingham RE. 1999. Signal-, set- and movement-related activity in the human brain: an event related fMRI study. *Cereb Cortex*

Troje, N.F., Westhoff, C., 2006. The Inversion Effect in Biological Motion Perception: Evidence for a “Life Detector”? *Curr. Biol.* 16, 821–824. doi:10.1016/j.cub.2006.03.022

Tsakiris, M., Haggard, P., 2005. The Rubber Hand Illusion Revisited: Visuotactile Integration and Self-Attribution. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 31, 80–91. doi:10.1037/0096-1523.31.1.80

Tsakiris, M., Hesse, M.D., Boy, C., Haggard, P., Fink, G.R., 2007. Neural signatures of body ownership: a sensory network for bodily self-consciousness. *Cereb. Cortex N. Y. N* 1991 17, 2235–2244. doi:10.1093/cercor/bhl131

Uhlhaas, P.J., Roux, F., Rodriguez, E., Rotarska-Jagiela, A., Singer, W., 2010. Neural synchrony and the development of cortical networks. *Trends Cogn. Sci.* 14, 72–80. doi:10.1016/j.tics.2009.12.002

- Uhlhaas, P.J., Roux, F., Singer, W., Haenschel, C., Sireteanu, R., Rodriguez, E., 2009. The development of neural synchrony reflects late maturation and restructuring of functional networks in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9866–9871. doi:10.1073/pnas.0900390106
- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., Rizzolatti, G., 2001. I Know What You Are Doing: A Neurophysiological Study. *Neuron* 31, 155–165. doi:10.1016/S0896-6273(01)00337-3
- Urgesi, C., Calvo-Merino, B., Haggard, P., Aglioti, S.M., 2007. Transcranial magnetic stimulation reveals two cortical pathways for visual body processing. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 27, 8023–8030. doi:10.1523/JNEUROSCI.0789-07.2007
- Vahdat, S., Darainy, M., Milner, T.E., Ostry, D.J., 2011. Functionally Specific Changes in Resting-State Sensorimotor Networks after Motor Learning. *J. Neurosci.* 31, 16907–16915. doi:10.1523/JNEUROSCI.2737-11.2011
- Vallar, G., Ronchi, R., 2009. Somatoparaphrenia: a body delusion. A review of the neuropsychological literature. *Exp. Brain Res.* 192, 533–551. doi:10.1007/s00221-008-1562-y
- van Beers, R.J., Wolpert, D.M., Haggard, P., 2002. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr. Biol. CB* 12, 834–837.
- van den Heuvel, M., Mandl, R., Luigjes, J., Hulshoff Pol, H., 2008. Microstructural organization of the cingulum tract and the level of default mode functional connectivity. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 28, 10844–10851. doi:10.1523/JNEUROSCI.2964-08.2008
- van den Heuvel, M.P., Hulshoff Pol, H.E., 2010. Exploring the brain network: A review on resting-state fMRI functional connectivity. *Eur. Neuropsychopharmacol.* 20, 519–534. doi:10.1016/j.euroneuro.2010.03.008
- van den Heuvel, M.P., Mandl, R.C.W., Kahn, R.S., Hulshoff Pol, H.E., 2009. Functionally linked resting-state networks reflect the underlying structural connectivity architecture of the human brain. *Hum. Brain Mapp.* 30, 3127–3141. doi:10.1002/hbm.20737

Van Dijk, K.R.A., Sabuncu, M.R., Buckner, R.L., 2012. The influence of head motion on intrinsic functional connectivity MRI. *NeuroImage, Neuroergonomics: The human brain in action and at work* 59, 431–438. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.07.044

van Elk, M., van Schie, H.T., Hunnius, S., Vesper, C., Bekkering, H., 2008. You'll never crawl alone: Neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy. *NeuroImage* 43, 808–814. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.07.057

Vaugoyeau, M., Viel, S., Amblard, B., Azulay, J.P., Assaiante, C., 2008. Proprioceptive contribution of postural control as assessed from very slow oscillations of the support in healthy humans. *Gait Posture* 27, 294–302. doi:10.1016/j.gaitpost.2007.04.003

Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C., 2009. Adolescence: a transient period of proprioceptive neglect in sensory integration of postural control. *Motor Control* 13, 25–42.

Vincent, S. B. 1912. The function of the vibrissae in the behavior of the white rat. *Animal Behavior Monographs*, 1(5), 1–82.

Vincent, J.L., Kahn, I., Snyder, A.Z., Raichle, M.E., Buckner, R.L., 2008. Evidence for a Frontoparietal Control System Revealed by Intrinsic Functional Connectivity. *J. Neurophysiol.* 100, 3328–3342. doi:10.1152/jn.90355.2008

Virji-Babul, N., Rose, A., Moiseeva, N., Makan, N., 2012. Neural correlates of action understanding in infants: influence of motor experience. *Brain Behav.* 2, 237–242. doi:10.1002/brb3.50

Visser, J., Geuze, R.H., 2000. Kinaesthetic acuity in adolescent boys: a longitudinal study. *Dev. Med. Child Neurol.* 42, 93–96. doi:10.1111/j.1469-8749.2000.tb00052.x

Vogel, A.C., Power, J.D., Petersen, S.E., Schlaggar, B.L., 2010. Development of the brain's functional network architecture. *Neuropsychol. Rev.* 20, 362–375. doi:10.1007/s11065-010-9145-7

Wakana S, Caprihan A, Panzenboeck MM, Fallon JH, Perry M, Gollub RL, Hua K, Zhang J, Jiang H, Dubey P, Blitz A, van Zijl P, Mori S. 2007. Reproducibility of quantitative tractography methods applied to cerebral white matter. *NeuroImage*. 1;36(3):630-44. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2007.02.049

Wallis, G., Stokes, M., Cousijn, H., Woolrich, M., Nobre, A.C., 2015. Frontoparietal and Cingulo-opercular Networks Play Dissociable Roles in Control of Working Memory. *J. Cogn. Neurosci.* 27, 2019–2034. doi:10.1162/jocn_a_00838

Walton, M., Spence, C., 2004. Cross-modal congruency and visual capture in a visual elevation-discrimination task. *Exp. Brain Res.* 154, 113–120. doi:10.1007/s00221-003-1706-z

Wang, L., Li, Y., Metzak, P., He, Y., Woodward, T.S., 2010. Age-related changes in topological patterns of large-scale brain functional networks during memory encoding and recognition. *NeuroImage* 50, 862–872. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.01.044

Weeks, H.M., Therrien, A.S., Bastian, A.J., 2017. Proprioceptive Localization Deficits in People With Cerebellar Damage. *The Cerebellum* 16, 427–437. doi:10.1007/s12311-016-0819-4

Wegner, K., Forss, N., Salenius, S., 2000. Characteristics of the human contra- versus ipsilateral SII cortex. *Clin. Neurophysiol.* 111, 894–900. doi:10.1016/S1388-2457(99)00319-3

Wendelken C, O'Hare ED, Whitaker KJ, Ferrer E, Bunge SA. 2011. Increased functional selectivity over development in rostralateral Prefrontal Cortex. *J Neurosci.* 23;31(47):17260-8. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1193-10.2011

Westlye, L.T., Walhovd, K.B., Dale, A.M., Bjørnerud, A., Due-Tønnessen, P., Engvig, A., Grydeland, H., Tamnes, C.K., Østby, Y., Fjell, A.M., 2010. Life-Span Changes of the Human Brain White Matter: Diffusion Tensor Imaging (DTI) and Volumetry. *Cereb. Cortex* 20, 2055–2068. doi:10.1093/cercor/bhp280

Whitfield-Gabrieli, S., Nieto-Castanon, A., 2012. Conn: A Functional Connectivity Toolbox for Correlated and Anticorrelated Brain Networks. *Brain Connect.* 2, 125–141.

doi:10.1089/brain.2012.0073

Wilson, M., Knoblich, G., 2005. The Case for Motor Involvement in Perceiving Conspecifics. *Psychol. Bull.* 131, 460–473. doi:10.1037/0033-2909.131.3.460

Wilson, P.H., Ruddock, S., Smits-Engelsman, B., Polatajko, H., Blank, R., 2013.

Understanding performance deficits in developmental coordination disorder: a meta-analysis of recent research. *Dev. Med. Child Neurol.* 55, 217–228. doi:10.1111/j.1469-8749.2012.04436.x

Witt, J.K., 2011. Action's Effect on Perception. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 20, 201–206.

doi:10.1177/0963721411408770

Wolpert, D. M., Miall, R.C., Kawato, M., 1998a. Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn. Sci.* 2, 338–347.

Wolpert, D.M., Doya, K., Kawato, M., 2003. A unifying computational framework for motor control and social interaction. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 358, 593–602.

doi:10.1098/rstb.2002.1238

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., 2000. Computational principles of movement neuroscience. *Nat. Neurosci.* 3 Suppl, 1212–1217. doi:10.1038/81497

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., Jordan, M.I., 1995. An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269, 1880–1882.

Wolpert, Daniel M., Goodbody, S.J., Husain, M., 1998b. Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nat. Neurosci.* 1, 529–533. doi:10.1038/2245

Woo CW, Krishnan A, Wager TD. 2014. Cluster-extent based thresholding in fMRI analyses: pitfalls and recommendations. *NeuroImage.* 1;91:412-9. DOI:

10.1016/j.neuroimage.2013.12.058.

Woolsey, C.N., Fairman, D., 1946. Contralateral, ipsilateral, and bilateral representation of cutaneous receptors in somatic areas I and II of the cerebral cortex of pig, sheep, and other mammals. *Surgery* 19, 684–702. doi:10.5555/uri:pii:003960604690061X

Yakovlev PI, Lecours A-R. The myelogenetic cycles of regional maturation of the brain. In: Minkowski A, editor. *Regional development of the brain in early life*. Blackwell Scientific; Oxford, UK: 1967. pp. 3–70

Yamamoto, S., Kitazawa, S., 2001. Reversal of subjective temporal order due to arm crossing. *Nat. Neurosci.* 4, 759–765. doi:10.1038/89559

Yan CG, Cheung B, Kelly C, Colcombe S, Craddock RC, Di Martino A, Li Q, Zuo XN, Castellanos FX, Milham MP. 2013. A comprehensive assessment of regional variation in the impact of head micromovements on functional connectomics. *NeuroImage*. 1;76:183-201. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.03.004.

Yendiki A, Koldewyn K, Kakunoori S, Kanwisher N, Fischl B. 2014. Spurious group differences due to head motion in a diffusion MRI study. *NeuroImage*. 88:79-90. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2013.11.027.

Zalesky, A., Fornito, A., Harding, I.H., Cocchi, L., Yücel, M., Pantelis, C., Bullmore, E.T., 2010. Whole-brain anatomical networks: Does the choice of nodes matter? *NeuroImage* 50, 970–983. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.12.027

Zhang, J., Evans, A., Hermoye, L., Lee, S.-K., Wakana, S., Zhang, W., Donohue, P., Miller, M.I., Huang, H., Wang, X., van Zijl, P.C.M., Mori, S., 2007. Evidence of slow maturation of the superior longitudinal fasciculus in early childhood by diffusion tensor imaging. *NeuroImage* 38, 239–247. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.07.033

Zhang, J., Riehle, A., Requin, J., Kornblum, S., 1997. Dynamics of Single Neuron Activity in Monkey Primary Motor Cortex Related to Sensorimotor Transformation. *J. Neurosci.* 17, 2227–2246.

Zielinski BA, Gennatas ED, Zhou J, Seeley WW. 2010. Network-level structural covariance in the developing brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 19;107(42):18191-6. DOI: 10.1073/pnas.1003109107.

Zmyj, N., Buttellmann, D., Carpenter, M., Daum, M.M., 2010. The reliability of a model influences 14-month-olds' imitation. *J. Exp. Child Psychol.* 106, 208–220.
doi:10.1016/j.jecp.2010.03.002

Résumé

Agir avec notre environnement nous est possible grâce à la connaissance précise de notre corps en action sous la forme d'une représentation interne appelée le schéma corporel (SC). Le SC se façonne au cours de l'ontogénèse à partir de l'intégration des différentes modalités sensorielles. La proprioception, en renseignant directement sur la position du corps, reste la modalité essentielle pour la construction et la mise à jour du SC. Les travaux de cette thèse ont eu pour but de comprendre la construction du SC au cours de l'enfance et de l'adolescence en explorant l'intégration proprioceptive au niveau comportemental et au niveau de la maturation des bases neuronales sous-jacentes.

La première étude a évalué le neurodéveloppement de l'intégration proprioceptive à partir du paradigme de vibration tendineuse permettant d'induire des illusions de mouvement, en IRMf chez des enfants (7-11 ans) et des adultes. Les résultats révèlent que les bases neurales de l'intégration proprioceptive sont déjà établies à partir de 7 ans. Cependant, il existe une immaturité reflétée par une moindre activation des régions pariétales et somatosensorielles ainsi que l'activation exclusive du cortex frontopolaire. Ces résultats confirment une lente maturation de l'intégration proprioceptive, poursuivant son développement au cours de l'adolescence et suggèrent un désengagement du cortex frontopolaire avec l'âge une fois le réseau de l'intégration proprioceptive consolidé.

La seconde étude a exploré le développement de l'acuité proprioceptive à partir d'un protocole de repositionnement articulaire, corrélé à des enregistrements d'IRMf de repos chez des enfants (8-12 ans) et des adultes. Notre objectif était de savoir dans quelle mesure la lente maturation de l'intégration proprioceptive contribue au développement cérébral du réseau sous-tendant le SC. Il ressort que l'acuité proprioceptive est sous-tendue dès 8 ans par une interaction entre les réseaux sensorimoteur (SMN) et frontopariétal (FPN). Néanmoins, l'interaction FPN-SMN est encore immature chez l'enfant. En effet, chez l'adulte, il ressort que plus forte est la connectivité FPN-SMN, meilleures sont les performances, alors que les enfants présentent une relation inverse. De plus, une corrélation positive entre les connexions cérébello-corticales et l'acuité proprioceptive est révélée uniquement chez l'enfant. Ainsi, une diminution des connexions cérébello-corticales laisserait la place à une contribution plus importante des connexions cortico-corticales avec l'âge.

La dernière étude a utilisé une tâche de discrimination visuelle de postures du corps couplée à l'exécution de mouvements congruents ou incongruents, afin d'explorer depuis l'enfance (6-7 ans) aux adultes, le lien fonctionnel du couplage perception-action qui est essentiel pour la construction du SC. Nos résultats révèlent une facilitation pour percevoir des changements corporels par rapport à des formes d'objet dès 6-7 ans. Cette facilitation présente une longue maturation reflétée par l'amélioration des performances avec l'âge. De plus, un couplage perception-action congruent ou incongruent apparaît avoir plus d'impact chez les enfants et les adolescents par rapport aux adultes. La construction d'une représentation stable reposant sur l'intégration multisensorielle est fonctionnelle dès 6-7 ans mais poursuit sa maturation au cours de l'adolescence.

L'ensemble des travaux de cette thèse révèle une mise en place précoce et une maturation tardive des bases neurales du SC, étayée par une moindre activation du réseau spécifique ainsi que par l'engagement du cortex frontopolaire et du cervelet uniquement chez l'enfant. Ces structures auraient un rôle consolidateur pour organiser le neurodéveloppement en accord avec la fonctionnalité du SC. Enfin, la construction d'une représentation du corps à partir d'une intégration multisensorielle est moins efficace chez les enfants et les adolescents, suggérant la longue maturation du SC dans un corps et un cerveau en pleine mutation jusqu'à l'âge adulte.