

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**2. LÉKAŘSKÁ FAKULTA**

**Klinika rehabilitace a tělovýchovného lékařství**

**Bc. Andrea Bradáčová**

**Vliv rychlosti chůze na schopnost udržení přímého  
směru po rotační stimulaci labyrintu**

*diplomová práce*

Praha 2016

Autor práce: **Bc. Andrea Bradáčová**

Vedoucí práce: **PhDr. Ondřej Čákr, Ph.D.**

Oponent práce:

Datum obhajoby:

## **Bibliografický záznam**

BRADÁČOVÁ, Andrea. *Vliv rychlosti chůze na schopnost udržení přímého směru po rotační stimulaci labyrintu*. Praha: Univerzita Karlova, 2. lékařská fakulta. Klinika rehabilitace a tělovýchovného lékařství, 2016, 70 s. Vedoucí diplomové práce PhDr. Ondřej Čakrt, Ph.D.

## **Abstrakt**

Teoretická část práce se zaměřuje na vestibulární systém - na vznik a roli vestibulární informace při řízení bipedální lokomoce a zpracovává problematiku řízení chůze s ohledem na rychlost chůze a využití senzorického feedbacku. Experimentální část práce se zabývá efektem rotační stimulace labyrintu na schopnost udržení přímého směru chůze s vyloučením zrakové kontroly při různých rychlostech – pomalá chůze, rychlá chůze a běh. Testovány byly dvě skupiny – mladší ve věku 21 – 30 let (29 osob) a starší ve věku 41 - 55 let (15 osob). Rozdíl mezi odchylkami od přímého směru chůze před stimulací (s vyloučením zrakové kontroly) a po stimulaci se jevil významný ( $p < 0.05$ ) při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu, ale pouze v mladší skupině. V mladší skupině se také statisticky významně lišila odchylka po rotační stimulaci při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu po stimulaci. Ve starší skupině byly rozdíly mezi odchylkami před a po stimulaci i rozdíly mezi jednotlivými rychlostmi po stimulaci statisticky nevýznamné. Mladší a starší skupina se statisticky významně lišily v odpovědi na rotační stimulaci při pomalé chůzi. Výsledky práce naznačují, že se v mladší skupině liší využití vestibulární informace při pomalém tempu chůze od rychlého tempa chůze a běhu, a že v rámci skupin dochází k odlišné reakci na rotační stimulaci labyrintu při chůzi s vyloučením zrakové kontroly. Statisticky významně se odchylky mezi mladší a starší skupinou liší pouze v odchylce při pomalé chůzi po rotaci.

**Klíčová slova:** vestibulární systém, chůze, rotační stimulace

## **Bibliographic identification**

BRADÁČOVÁ, Andrea. *The influence of walking speed on the ability to maintain a straight direction after rotational stimulation of labyrinth*. Prague: Charles University, 2<sup>nd</sup> Faculty of Medicine, Department of Rehabilitation and Sports Medicine, 2016, 70 p. Supervisor: PhDr. Ondřej Čákr, Ph.D.

## **Abstract**

The theoretical part focuses on vestibular system – the formation and role of vestibular information in the control of bipedal locomotion, and processes issues of gait control with respect to walking speed and the use of sensory feedback. The experimental part deals with the effect of rotational stimulation of labyrinth on the ability to maintain straight walking direction with the exclusion of visual control at various speeds – slow walking, fast walking and running. Two groups were tested – younger group aged 21 – 30 years (29 people) and older group aged 41 – 55 years (15 people). The difference between deviations from a straight direction before stimulation (with the exclusion of visual control) and after stimulation appeared to be significant ( $p < 0.05$ ) for slow walking, fast walking and running, but only in the younger group. In the younger group there was also a statistically significant difference between deviation for slow walking after rotational stimulation and deviations for fast walking and running after stimulation. In the older group there were statistically insignificant differences between deviations before and after stimulation and between various speeds. Younger and older group differed statistically significantly in response to rotational stimulation at slow walking. The results suggest that the use of vestibular information differs at slow walking pace from fast walking pace and running in the younger group and that within the group there is a different response to the rotational stimulation of labyrinth during walking with the exclusion of visual control. Deviations between younger and older group differed stastically significantnly only at slow walking speed after rotation.

**Keywords:** vestibular system, walking, rotational stimulation

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci zpracovala samostatně pod vedením PhDr. Ondřeje Čakrty, Ph.D, uvedla všechny použité literární zdroje a dodržovala zásady vědecké etiky. Dále prohlašuji, že stejná práce nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze **29. 4. 2016**

**Bc. Andrea Bradáčová**

## **Poděkování**

Ráda bych na tomto místě poděkovala PhDr. Ondřeji Čákrtovi, Ph.D. za cenné rady, spolupráci a čas, který mi věnoval při konzultování práce. Dále děkuji MUDr. Kryštofovi Slabému za pomoc se statistickým zpracováním dat a trpělivost při konzultaci výstupů měření a výsledků práce. Poděkování patří také Ondřeji Havelkovi, který mi byl oporou a dokázal trpělivě naslouchat, podpořit i pomoci s interpretací statistických dat a s grafickými úpravami. Nerada bych zapomněla poděkovat celé svojí rodině a přátelům, v čele s mojí maminkou, která vždycky měla pochopení, vlídná slova, dobrou náladu i pomocnou ruku, tatínkem, Ájou, Jirkou, Klárou, Evičkou, a také mnohým dalším, kteří byli ochotní se účastnit a asistovat při měření, protože bez nich by tato práce vůbec nemohla vzniknout.

**OBSAH**

<b>1</b>	<b>ÚVOD</b> .....	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>PŘEHLED POZNATKŮ</b> .....	<b>10</b>
2.1	Vestibulární systém - stavba a funkce .....	10
2.1.1	Periferní část.....	10
2.1.2	Centrální část.....	14
2.1.3	Základní role vestibulárního systému .....	17
2.2	Chůze a její řízení.....	17
2.2.1	Organizace kontroly pohybu .....	18
2.2.2	Model hierarchie řízení lokomoce.....	19
2.2.3	Přímá a nepřímá lokomoční dráha .....	22
2.2.4	Role sensorických informací při řízení chůze.....	24
2.3	Chůze a její rychlost .....	27
2.3.1	Rychlost chůze a aktivace mozkových struktur na fMRI .....	27
2.3.2	Úloha mozečku při řízení chůze a její rychlosti .....	28
2.3.3	Senzorická integrace a rychlost chůze .....	30
2.3.4	Variabilita chůze a preferované tempo.....	31
2.3.5	Vliv stárnutí na řízení, rychlost a variabilitu chůze .....	34
2.4	Poznatky získané stimulací vestibulárního systému.....	34
2.4.1	Galvanická vestibulární stimulace (GVS).....	34
2.4.2	Rotační stimulace vestibulárního labyrintu .....	38
<b>3</b>	<b>CÍLE A HYPOTÉZY</b> .....	<b>41</b>
<b>4</b>	<b>METODIKA</b> .....	<b>42</b>
4.1	Výběr testovaných osob.....	42
4.2	Provedení experimentu .....	42

4.2.1	Umístění, pomůcky .....	42
4.2.2	Průběh experimentu.....	42
4.3	Statistická analýza .....	45
<b>5</b>	<b>VÝSLEDKY.....</b>	<b>47</b>
5.1	Popisná statistika .....	47
5.2	Výstupy ANOVA testu a Fisherova (LSD) testu .....	50
<b>6</b>	<b>DISKUZE.....</b>	<b>52</b>
<b>7</b>	<b>ZÁVĚRY .....</b>	<b>61</b>
<b>8</b>	<b>REFERENČNÍ SEZNAM .....</b>	<b>63</b>
<b>9</b>	<b>PŘÍLOHY .....</b>	<b>68</b>
<b>10</b>	<b>SEZNAM ZKRATEK.....</b>	<b>70</b>



# 1 ÚVOD

Vestibulární aparát je nenápadná struktura uložená ve vnitřním uchu, která nám pomáhá spolu s dalšími sensorickými systémy orientovat se a stabilně se pohybovat v prostoru. Jeho funkci a existenci není věnována pozornost až do chvíle, kdy dojde k poruše, která se může projevit při stožení, chůzi i dalších aktivitách (Purves et al., 2004).

Zásadní myšlenka práce vychází ze studie Brandta, Struppa a Bensona (1999), kteří navrhli, že se liší uplatnění sensorických (vestibulárních) informací během pomalé chůze a běhu. Prováděli experiment cílený na porovnání odchylky pomalé chůze a běhu (s vyloučením zrakové kontroly) od přímého směru u čtyř pacientek s vestibulární neuronitidou a u deseti zdravých dobrovolníků po rotační stimulaci vestibulárního aparátu. Rozhodli jsme se podobný experiment provést na větším vzorku zdravých osob a na základě jeho výsledků a teoretických podkladů si ujasnit, jaká je role sensorických a vestibulárních informací při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu (lehkém klusu). Během testování jsme chtěli zohlednit také věk jedinců a porovnat mezi sebou výsledky mladší skupiny (21 – 30 let) a starší skupiny (41 – 55 let).

Přehled poznatků je zaměřen na tři hlavní oblasti – samotný vestibulární aparát (vznik a transport vestibulární informace, její role v centrální nervové soustavě a během lokomoce); řízení lokomoce (náhled vybraných studií na základní principy řízení chůze při běžném tempu i při vyšší rychlosti) a poznatky, které přináší studie využívající galvanické a rotační stimulační vestibulárního aparátu.

Cílem práce je zjistit, jestli bude rozdíl mezi odchylkami při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly a to jednak před a po rotační stimulaci a po rotační stimulaci mezi jednotlivými rychlostmi. Při vyšší rychlosti chůze by měli jedinci, jak uvádějí Brandt et al. (1999), méně spoléhat na sensorické informace, tedy i na informaci vestibulární, a využívat spíše automatických programů lokomoce. V rámci experimentu jsme chtěli prokázat, že u zdravých jedinců nalezneme po rotační stimulaci rozdíl ve schopnosti udržení přímého směru při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu. Také nás zajímalo, jestli a jakým způsobem do celé problematiky zasáhne věkový rozdíl testovaných.

## 2 PŘEHLED POZNATKŮ

### 2.1 Vestibulární systém - stavba a funkce

Vestibulární aparát je sensorický systém, který snímá polohu a pohyb hlavy v prostoru. Z anatomického hlediska je součástí blanitého labyrintu pravého i levého vnitřního ucha (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

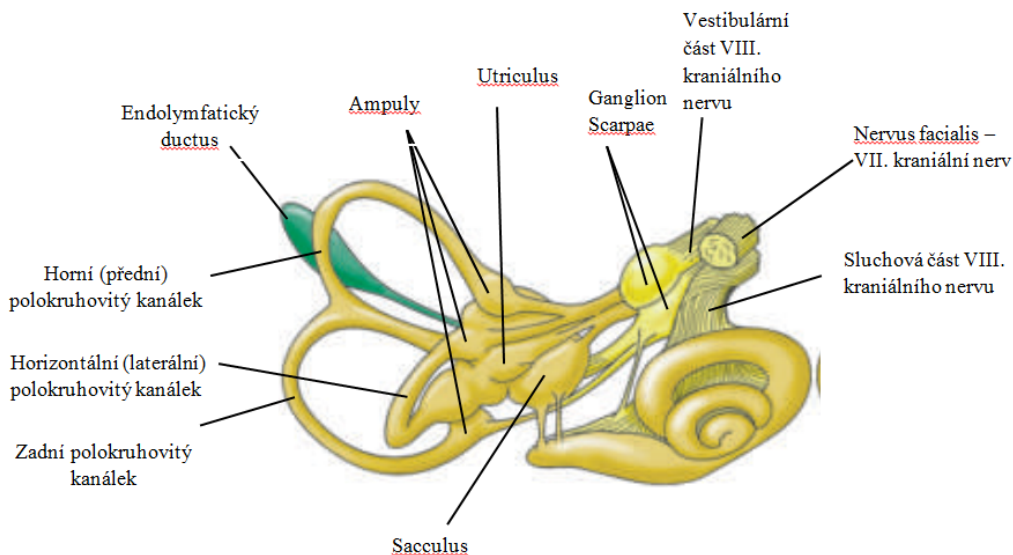
Blanitý labyrint se nachází uvnitř kostěného labyrintu a je ukotven pomocí podpůrných pojivových tkání a perilymfatické tekutiny (Hain & Helminski, 2007). Představuje propracovaný soubor vzájemně propojených komor, vyplněný endolymfou (Purves et al., 2004). Můžeme v něm rozlišit – polokruhovitě kanálky, utriculus, sacculus, endolymfatický ductus s vakem a ductus cochlearis - které jsou vzájemně propojeny kanálky (Vrabec, Lischkeová, Světlík, Skřivan et al., 2002). Stejně jako ostatní sensorické systémy může být vestibulární systém rozdělen na část periferní a centrální (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

#### 2.1.1 Periferní část

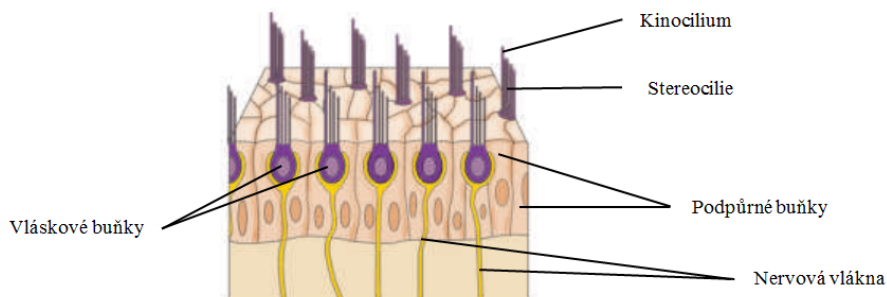
Periferní část představuje vlastní vestibulární receptor (vestibulární labyrint) a vestibulární nerv (Vrabec et al., 2002). Vestibulární část labyrintu (Obrázek 1 pod textem) zahrnuje v zásadě pět sensorických orgánů – tři polokruhovitě kanálky a dva otolitové orgány – utriculus a sacculus (Hain & Helminski, 2007; Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Pomocí nich snímá vestibulární systém pohyb těla v trojdimenzionálním rámci s šesti stupni volnosti – otolitový systém snímá lineární zrychlení, translační pohyb a statickou polohu hlavy vzhledem ke gravitační ose (tři translační stupně volnosti) a polokruhovitě kanálky jsou specializované na snímání úhlového zrychlení hlavy (tři rotační stupně volnosti) (Purves et al., 2004).

Základem pro vestibulární funkci jsou tzv. vláskové buňky (Obrázek 2 pod textem) s klidovou úrovní neurálního pálení a schopností převádět vlastní pohyb do neurálních impulzů (Purves et al., 2004). Jedná se o specializovaný soubor sensorických buněk, kde každá vlásková buňka obsahuje na své špičce svazek asi 50 - 100 kratších stereocilií a jednou dlouhou kinocilii (Rutka, 2004). Pohyb stereocilií ke kinocilii otevře transdukční kanály umístěné na špičkách stereocilií, čímž dojde k depolarizaci vláskové buňky a uvolnění neurotransmiteru na vlákna vestibulárního nervu, které se tímto excitují. Pokud je pohyb stereocilií opačný (od kinocilie) dojde k uzavření kanálů, hyperpolarizaci a následně k redukci vestibulární nervové aktivity. Vláskové buňky jsou umístěny v utriculu, sacculu i ampulách polokruhovitých kanálků a mají v každém orgánu

specifickou orientaci (v ampule jednoho polokruhovitěho kanálku jsou všechny orientovány a polarizovány v jednom směru), čímž je zajištěna sensitivita vestibulárního orgánu na přemístění ve všech směrech (Purves et al., 2004).



**Obrázek 1.** Vestibulární labyrint (Purves et al., 2004)



**Obrázek 2.** Příčný řez vláskovými buňkami (Purves et al., 2004)

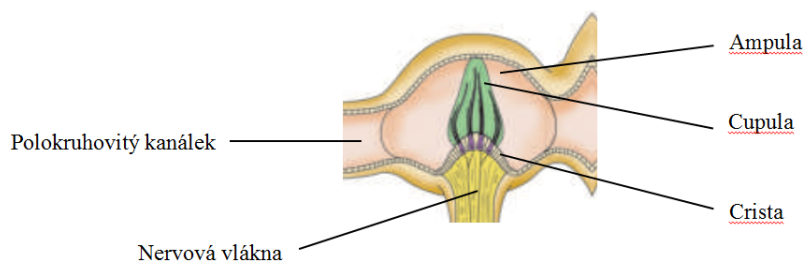
### Polokruhové kanálky

Součástí pravého i levého vestibulárního labyrintu jsou tři polokruhové kanálky – přední, zadní a laterální (horizontální). Kanálky mají různou orientaci v prostoru a stěny proložené kanálky jsou na sebe vzájemně kolmé (Hain & Helminski, 2007). Nejkratší je kanálek laterální, který se před návratem do vestibula stáčí posterio-inferiorně, a jehož rovina svírá s horizontálou úhel přibližně 30°. Přední vertikální kanálek vyúsťuje do společného ramene se zadním vertikálním kanálkem a je stočen kranálně, mediálně a dozadu. A zadní kanálek je orientován posteromediálně

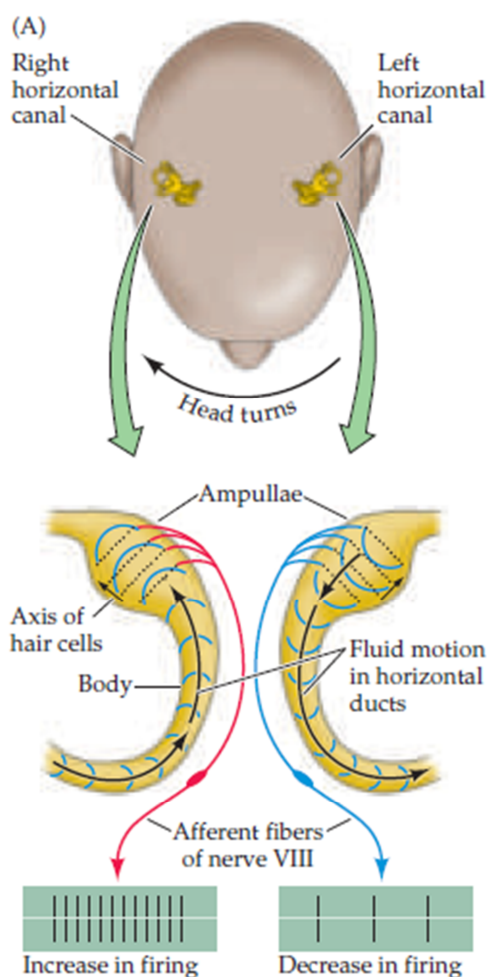
(Vrabec et al., 2002). Když proložíme kanálky pravé a levé strany roviny, zjistíme, že ve stejné rovině leží kanálky – pravý a levý laterální, levý přední a pravý zadní a levý zadní a pravý přední - a tvoří tak tři vzájemné páry (Hain & Helminski, 2007), ve kterých také spolupracují. Člen páru umístěný na druhé straně hlavy má vláskové buňky orientovány vždy v opačném směru (Purves et al., 2004).

Jak už z jejich názvu vyplývá, vytváří kanálky ze 2/3 uzavřený kruh, který je na jednom konci rozšířen v tzv. ampulu (Vrabec et al., 2002). V ampule se nachází crista – oblast se sensorickým epitelem - vláskovými buňkami, které vyčnívají do želatinózní hmoty – cupuly. Cupula přemosťuje šíři ampuly a formuje fluidní bariéru, přes kterou endolymfa nemůže cirkulovat (Obrázek 3). Relativně poddajná cupula je snadno deformovatelná pohyby endolymfatické tekutiny při pohybech hlavy (Purves et al., 2004). Shumway-Cook & Woollacott (2007) uvádějí, že když se hlava začne otáčet, tekutina se zpočátku nepohybuje kvůli jejím setrvačným vlastnostem. Výsledkem toho se cupula spolu s vláskovými buňkami naklání ve směru opačném k pohybu hlavy. Když se pohyb hlavy zastaví, cupula a vláskové buňky jsou vychýleny v opačném směru, to je ve směru, ve kterém se pohybovala hlava.

Rotace ve specifické rovině – páru kanálků - deformuje cupulu obou partnerů v opačném směru, čímž dochází k opačné změně v jejich pálení. Vláskové buňky v kanálku, ke kterému se hlava otáčí, jsou depolarizovány, zatímco ty v druhostranném kanálku jsou hyperpolarizovány (Purves et al., 2004). Neboli vlákna vestibulárního nervu na jedné straně jsou excitována a na druhé hyperpolarizována (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Tento proces znázorňuje Obrázek 4.



**Obrázek 3.** Umístění cristy s vláskovými buňkami a cupulou v ampule polokruhovitěho kanálku (Purves et al., 2004)



**Obrázek 4.** Vestibulární pálení při rotaci hlavy v rovině horizontálních (laterálních) kanálků (Purves et al., 2004)

Na obrázku je vidět, jak dochází při rotaci hlavy doprava k nárůstu neuronálního pálení neboli zvýšení signálu v pravém vestibulárním nervu a poklesu neuronálního pálení a snížení signálu v levém vestibulárním nervu. Černé šipky znázorňují směr pohybu endolymfy - k (pravý horizontální kanálek) a od (levý horizontální kanálek) ampuly.

### Otolitový systém

Otolitový systém představují na každé straně dva váčky – utriculus a sacculus, v nichž je sensorický epitel uložen v oblasti tzv. macul (tvořené vláskovými a podpurnými buňkami). U vzpřímeného člověka je utriculus orientován horizontálně a sacculus vertikálně (Purves et al., 2004) a stejná je i orientace jejich macul (Hain & Helminski, 2007). Vláškové buňky jsou i v tomto systému překryty želatinózní vrstvou, nicméně nad ní se nachází ještě otolitová membrána, jejíž součástí jsou i krystalky uhličitanu vápenatého - otokonie. Mechanismus vzniku receptorového potenciálu ve vláškové buňce je dán sřížným pohybem mezi maculou a otolitovou

membránou – těžší otolitová membrána se při náklonu hlavy posouvá vůči senzoričkému epitelu a při lineárním zrychlení se přechodně opožďuje za maculou. Už podle orientace váčků v prostoru lze odhadnout, že sacculus snímá lineární zrychlení v rovině podél occipito-kaudální a antero-posteriorní osy a utriculus snímá zrychlení v rovině frontální. Vlásokové buňky otolitového systému mají, stejně jako buňky systému polokruhovitých kanálků, stálou relativně vysokou míru pálení, pokud je hlava vzpřímeně. A právě to jim umožňuje rozeznat dlouho trvající změny v míře pálení a odlišit tak náklon (trvalou polohu hlavy) od lineárního zrychlení – přechodné změny míry pálení spojené s translačními pohyby hlavy (Purves et al., 2004).

### **Vestibulární nerv**

Každý vestibulární nerv se skládá z přibližně 25000 bipolárních buněk, jejichž těla jsou umístěna v ganglion Scarpae ve vnitřním zvukovodu (Rutka, 2004). Distální výběžky těchto buněk inervují polokruhovité kanálky a otolitové orgány, zatímco centrální výběžky vedou prostřednictvím vestibulární porce VIII. kraniálního nervu do vestibulárních jader v mozgovém kmene (v oblasti pontomedulární junkce) i přímo do mozečku (Purves et al., 2004). Vzhledem k tomu, že je vložený mezi labyrint a mozkový kmen, považují ho někteří autoři za periferní strukturu, zatímco jiní za strukturu centrální (Hain & Helminski, 2007).

### **2.1.2 Centrální část**

Centrální část se skládá ze čtyř hlavních vestibulárních jader a ascendentních a descendentních drah (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Podle některých je tvořena především vestibulárními jádry, mozečkem a retikulární formací mozkového kmene, jež by měla mít hlavně koordinační a modulační funkci, a měla by zajišťovat vzájemné propojení jader a drah (Vrabec et al., 2002).

Každopádně existují v zásadě dva hlavní cíle vestibulárního vstupu: komplex vestibulárních jader (primární zpracování vestibulárního vstupu a realizace přímého a rychlého spojení vstupů s výstupními motoneurony) a mozeček (adaptivní místo zpracování – monitoruje vestibulární činnost a přizpůsobuje ji, pokud je to nutné). V obou místech je vestibulární vstup zpracováván ve spojení se somatosenzoričkým a zrakovým vstupem. Pro to, aby mohly být formulovány příslušné eferentní signály výkonným orgánům reflexů, na nichž se účastní výstup centrální části vestibulárního systému (viz níže), musí existovat rozsáhlá spojení mezi komplexem vestibulárních jader, mozečkem, očními motorickými jádry a retikulární formací (Hain & Helminski, 2007).

Podle Rutky (2004) by určitá část ascendentních drah měla jít, kromě mozečku, přímo i do retikulární formace a mozkové kůry.

Výstup z centrální části vestibulárního systému se účastní důležitých a extrémně rychlých vestibulo-okulárních (VOR), vestibulo-kolických (VCR) a vestibulo-spinálních (VSR) reflexů. VOR generuje oční pohyby umožňující ostré vidění během pohybu hlavy (Hain & Helminski, 2007). Výsledkem propojení vestibulárních nervů, jader a jader dalších kraniálních nervů (abducens, oculomotorius) je, že excitační vstup z horizontálního kanálku a zvýšení signálu na jedné straně (a zároveň snížení signálu na druhostranném vestibulárním nervu) způsobuje pohyb očí ke straně opačné k pohybu hlavy. Jedinec je tak schopen fixovat očima během pohybu v prostoru jeden bod. Podobným způsobem funguje VOR i v jiných rovinách a kanálcích a díky tomu hraje také důležitou roli ve vertikální stabilizaci směru pohledu během lokomoce (Purves et al., 2004).

VCR působí na krční svaly - ke stabilizaci hlavy (Hain & Helminski, 2007). Reflexní aktivitou krčních svalů reguluje v reakci na stimulaci polokruhovitých kanálků rotačním zrychlením polohu hlavy. Například během klopýtnutí je díky tomuto mechanismu hlava reflexně vytažena nahoru a napřímena (Purves et al., 2004).

VSR generují kompenzační pohyby těla, aby byla udržena stabilní pozice hlavy a zajištěna posturální stabilita (Hain & Helminski, 2007), a produkují mnohočetné strategie motorických synergií k prevenci pádu (Rutka, 2004). Jsou zprostředkovány kombinací drah – laterálního a mediálního vestibulospinálního traktu a retikulospinálního traktu. Laterální vestibulospinální trakt přijímá informace hlavně z mozečku a otolitového systému. Končí na motoneuronech extenzorů a inhibuje motoneurony flexorů – tedy působí excitačně na extenzorové antigravitační svaly a generuje jejich posturální aktivitu nebo protektivní extenzi (primárně dolních končetin) v reakci na změnu polohy hlavy vzhledem ke gravitaci. Mediální vestibulospinální trakt zprostředkuje průběžné posturální změny nebo vyrovnávací pohyby hlavy v reakci na vstup z polokruhovitých kanálků. A retikulospinální trakt přijímá sensorické vstupy ze všech vestibulárních jader a jiných sensorických a motorických systémů zahrnutých do udržování rovnováhy. Tento trakt je pravděpodobně zapojen ve většině balančních reflexů motorické aktivity (Purves et al., 2004; Hain & Helminski, 2007).

### **Vestibulární jádra**

Do komplexu vestibulárních jader umístěného uvnitř pontu (kaudálně až v prodloužené míše) se řadí čtyři hlavní jádra – laterální, mediální, horní a dolní (descendentní) a nejméně sedm menších jader. Horní jádro spolu s jádrem mediálním přenáší signály pro VOR (Hain & Helminski, 2007). Mediální jádro má spojení s fasciculus longitudinalis medialis a podílí se na koordinaci pohybů očí,

hlavy a krku (Rutka, 2004). Jeho výstupy tvoří mediální vestibulospinální trakt, který napojením do krční míchy, ovládá krční svaly. Laterální jádro přispívá signály k vestibulo-okulární dráze a vysílá axony do laterálního vestibulospinálního traktu (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Je důležité pro kontrolu ipsilaterálních vestibulospinálních (vzpřimovacích) reflexů. Dolní jádro integruje signály z obou vestibulárních jader (celých komplexů), mozečku a amorfní arey v retikulární formaci – předpokládanému regionu neurální integrace (Rutka, 2004) a jeho výstupy jsou součástí vestibulospinálního a vestibuloretikulárních traktů (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Vestibulární jádra obou stran mozkového kmene jsou mezi sebou propojena systémem vzájemně inhibičních komisur, který zajišťuje sdílení informací mezi oběma polovinami kmene, a realizuje výše zmíněné párování kanálků (Hain & Helminski, 2007).

### **Vestibulocerebellum, úloha vestibulární informace v mozečku**

Výstup vestibulárního nervu se, částečně prostřednictvím vestibulárních jader a částečně přímo, promítá do fylogeneticky nejstarších částí mozečku – flocculu, nodulu, ventrální uvuly a paraflocculu, lépe známých jako vestibulocerebellum.

Vestibulocerebellum je hlavní příjemce výstupů z komplexu vestibulárních jader a zároveň hlavním zdrojem jeho vstupů. Přestože jeho příspěvek není pro vestibulární reflexy přímo nutný, stávají se tyto reflexy po odstranění cerebella nekalibrovanými a neefektivními, neboť má na komplex vestibulárních jader inhibiční vliv (Hain & Helminski, 2007).

Kromě vestibulárních přijímá vestibulocerebellum například i vstupy zrakové (Shumway-Cook & Woollacott, 2007) a podílí se na řízení plynulých sledovacích pohybů očí a úpravy (flocculus a nodulus) či stornování VOR, pokud ho není třeba (Rutka, 2004). Dále se účastní řízení axiálních svalů sloužících ke kontrole rovnováhy (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Vestibulární informace se v rámci senzorického feedbacku uplatňuje při procesu komparace a kompenzace chyb vzniklých prováděním zamýšleného pohybu - jedné z hlavních funkcí mozečku jako takového (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Za místo integrace propioceptivních, vestibulárních a zrakových informací do lokomočního programu je považován vermis (Jahn & Zwergal, 2010).

### **Thalamus, kortikální zpracování**

Vestibulární jádra také vysílají axony do ventro-posteriorního komplexu jader thalamu, které dále pokračují do kortikálních areí důležitých pro vestibulární systém (Purves et al., 2004).



Do vestibulárního kortexu se podle Purvese et al. (2004) řadí posteriorní parietální kortex (area 5) a region poblíž somatosenzorické kůry reprezentující obličej.

Další studie lokalizují vestibulární kůru do oblasti parieto-insulární. Mezi oblastmi, které se preferenčně aktivují v situaci, kdy se systém při kontrole rovnováhy spoléhá převážně na vestibulární informaci, se řadí arey okolo horního temporálního a supramarginálního gyru (Karim, Fuhrman, Sparto, Furman & Huppert, 2013). Podle studie autorů Brandt, Bartenstein, Janek & Dieterich (1998) neexistuje pojem primární vestibulární kortex, neboť všechny vestibulární kortex je multisenzorický.

### 2.1.3 Základní role vestibulárního systému

Vestibulární aparát zajišťuje důležité senzorní funkce a slouží rovněž významným funkcím motorickým (Purves et al., 2004). Jako senzorní systém dodává centrálnímu nervovému systému (CNS) informace o poloze a pohybu hlavy a směru působení gravitace. CNS využívá tyto informace k integraci s informacemi z dalších senzorních systémů (vizuálního, sluchového a somatosenzorického) k vytvoření tzv. modelu (schématu) polohy a pohybu celého těla a okolního prostředí. Z hlediska řízení motoriky disponuje CNS sestupnými motorickými drahami, které přijímají mimo jiné i vestibulární vstupy, a slouží ke stabilizaci hlavy během pohybu, kontrole polohy těla a koordinaci pohybů. Vestibulární informace se účastní také na kontrole polohy těžiště těla za statických i dynamických podmínek (Horak, 2007).

Přestože si normálně funkci vestibulárního systému neuvědomujeme, o její klíčové roli svědčí například poruchy rovnováhy, stabilizace směru pohledu během pohybu hlavy a zhoršení orientace v prostoru, ke kterým dochází, pokud je systém poškozen (2007, Purves et al., 2004).

## 2.2 Chůze a její řízení

Bipedální lokomoce je jedním z největších výdobytků evoluce, neboť umožňuje uvolnění horních končetin a využití rukou k manipulaci a dalším funkcím (Jahn et al., 2008a). Chůze vpřed přirozenou rychlostí je stereotypní a představuje přechod z jedné postury do další. (Bent, Inglis & McFadyen, 2002). Pohyb dolních končetin během chůze popisuje krokový cyklus, skládající se ze dvou fází – stojné a švihové. Během stojné fáze je končetina extendována a umístěna do kontaktu se zemí k pohonu člověka, a v průběhu švihové je končetina flektována, aby opustila zemi a přenesla se dopředu k zahájení další stojné fáze (Purves et al., 2004). Pohyb vpřed,

který chůze lidem zprostředkovává, s sebou nese možnost naplnění základních životních potřeb i sociální interakce (Hamacher, Herold, Wiegel, Hamacher & Schega, 2015).

Řízení chůze je složitý proces, do jehož detailů se vědcům stále nedaří zcela proniknout. V současnosti jsou k dispozici závěry studií provedených na animálním modelu – nejčastěji kočkách (Jahn et al., 2008a) i řada zobrazovacích technik, jejichž výstupy se podílí na odvození neuronální aktivity během pohybu a tvorbě hypotéz týkajících se podoby tzv. lokomoční sítě.

K výsledkům experimentů provedených na animálním modelu se studie staví rozporuplně. Podle Jahna et al. (2008a) a jeho dat získaných s využitím funkční magnetické rezonance (fMRI) jsou však sítě supraspinální lokomoční kontroly u koček a lidí funkčně ekvivalentní.

Nicméně i moderní techniky mají každá svoje výhody a nevýhody - např. z hlediska postupu i přesnosti zobrazení. Z výsledků dílčích studií, lišících se už samotnou vyšetřovací technikou (fMRI, PET – pozitronová emisní tomografie, SPECT - jednofotonová emisní výpočetní tomografie atd.) počtem i věkem jedinců, metodikou apod., nemohou být mnohdy vyvozeny definitivní závěry. Získané výsledky, dílčí závěry a teorie i přesto, že se stále dále vyvíjejí, poskytují nejen náhled do komplexnosti a dokonalosti CNS a rolí jeho jednotlivých struktur, ale i určitou představu o principech řízení bipedální lokomoce. Tato představa pomáhá při terapeutické rozvaze nad pacienty s poruchami chůze spojenými s vyšším věkem, degenerativními změnami či neurologickým deficitem (Hamacher et al., 2015). S cílem představit základní mechanismy řízení lokomoce a podrobněji jednu z teorií – hierarchický model řízení lokomoce (Jahn et al., 2008b), byly sepsány i následující podkapitoly.

### **2.2.1 Organizace kontroly pohybu**

Kontroly pohybu se účastní celá řada struktur nervového systému, otázkou je, jak jsou tyto struktury organizovány. Jako jedna z možností se nabízí současné hierarchické i paralelní zpracování signálů. Hierarchické zpracování probíhá v rámci systému s jednotlivými články – etážemi, kdy vyšší úrovně formují motorické plány a strategie pro vykonání určité akce a nižší úrovně vykonávají detailní monitorování a regulaci plánů a odpovědí, díky které je provedení vhodné pro daný kontext. Zatímco během paralelního zpracování může být stejný signál zpracováván současně různými mozgovými strukturami – např. mozeček a bazální ganglia zpracovávají motorické informace z vyšší úrovně, než je pošlou zpět motorické kůře pro akci.

Kombinace hierarchické a paralelní kontroly umožňuje určité překrývání funkcí jednotlivých systémů, kterého může být využito v náročnějším prostředí nebo po zranění nervového systému (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Tato práce vychází ze studií, které uvádějí převážně hierarchický model řízení lokomoce (s určitými náznaky paralelní kontroly), jež bude uveden i zde (Jahn & Zwergal, 2010).

### **2.2.2 Model hierarchie řízení lokomoce**

Podle Jahna et al. (2008a) se všichni obratlovci pohybují v prostředí prostřednictvím složitých interakcí mezi segmentálními míšními interneurony, díky aferentní aktivitě z končetin a supraspinální kontrole. Ta je představovaná lokomočními regiony a jejich spojeními v mozgovém kmeni, mozečku a mozkové kůře (Jahn et al., 2008a). Descendentní dráhy z vyšších center a senzorický feedback umožňují, aby lokomoční vzorce byly rozmanité a adaptovatelné na konkrétní podmínky prostředí (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Následující přehled bude postupovat od nižších k nejvyšším etážím, podobně jako to uvádí studie vycházející z experimentů provedených na animálním modelu, ve kterých byla poprvé základní lokomoční síť demonstrována. Existuje řada důkazů podporujících skutečnost, že se organizace supraspinální lokomoční kontroly v zásadě udržela i během přechodu z kvadrupedální do bipedální lokomoce. Jedná se o elektrofyziologické studie poukazující na zachování vzájemné koordinace končetin u bipedálních i kvadrupedálních živočichů, klinické zkušenosti s pacienty s izolovanými poruchami v určitých lokomočních oblastech a studie zobrazující mozkovou aktivitu během představy lokomoce – fMRI (Jahn et al., 2008b).

#### **Míšní centrální generátor(y) lokomočních vzorců**

Chůze po rovné cestě je do značné míry automatizovaný senzomotorický proces (Wagner et al., 2008). Studie se shodují na tom, že pro generování rytmického pohybu dolních končetin během chůze je potřeba určitý „časovací“ interní systém (Toyomura, Shibata & Kuriki, 2012).

Míšní centrální generátor vzorců pro lokomoci je představován recipročně organizovanými a vzájemně se ovlivňujícími neurony a interneurony spinální míchy. Tento systém je schopen produkce základního rytmu a vzorce pro kráčení (Guertin, 2013). Kontroluje cyklickou rytmickou aktivaci různých svalových skupin a koordinaci pohybů končetin během bipedální či kvadrupedální lokomoce (Jahn et al., 2008a; Jahn & Zwergal, 2010). Už na úrovni míchy může být vzorec

do určité míry upravován senzorickým vstupem a to hlavně při narušení průběhu lokomoce - v rámci propioceptivních a exteroceptivních míšních reflexů (Guertin, 2013).

Lidské generátory lokomočních vzorců by podle Guertina (2013) měly být umístěny v bederní (Dingu, Deumens & Taccola, 2015) i krční oblasti míchy. Toto tvrzení je spojeno s hypotézou, že pohyb – švih horních končetin během chůze je pozůstatkem z kvadrupedální lokomoce (Guertin, 2013).

U lidí mohou být stejně jako u koček vybaveny lokomoční pohyby i po zničení descendntních míšních drah, nicméně tyto pohyby jsou významně méně efektivní (Jahn & Zwergal, 2010). Redukovaná schopnost přerušené lidské míchy generovat rytmické kráčivé pohyby pravděpodobně odráží zvýšenou závislost lokálního míšního okruhu na dráhách horního motoneuronu. Bipedální lokomoce s sebou totiž nese větší požadavky pro posturální kontrolu, než jaké by mohl zajistit míšní okruh. Člověk má centrální generátory lokomoce, které hrají při chůzi důležitou roli. Lidská chůze (a to nejen její iniciace, ale i adaptace lokomočního vzorce vzhledem k motivaci a podmínkám prostředí) je však významně ovlivněna a tvarována aktivitou supraspinálních center (Wang, Wai, Kuo, Yeh & Wang, 2008).

### **Lokomoční oblasti (centra)**

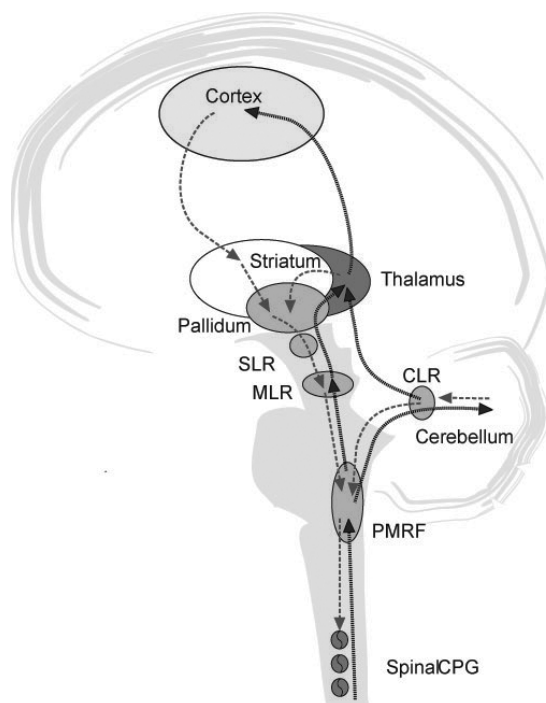
Lokomoční oblasti jsou definovány jako skupiny neuronů, schopných svými descendntními vstupy kontrolovat (iniciovat nebo modulovat) výstupy míšních centrálních generátorů vzorců. Původně byly tyto supraspinální příkazové lokomoční oblasti stanoveny prostřednictvím chemické nebo elektrické stimulace u koček (Jahn & Zwergal, 2010).

Mezi nejdůležitější oblasti definované na původně animálním (kočičím) modelu se řadí – subthalamická lokomoční oblast (SLR) v laterální hypotalamické aree, mezencefalická lokomoční oblast (MLR) korespondující s cuneiformními a pedunculopontinními jádry v dorzálním středním mozku, mozečková lokomoční oblast (CLR) lokalizovaná blízko fastigeálních jader ve střední čáře mozečku a pontinní lokomoční oblast (PMRF) v pontomedulární retikulární formaci (Jahn & Zwergal, 2010).

Model průběhu sítě hierarchické lokomoční kontroly od mozkové kůry ke spinální míše znázorňuje schematický obrázek (Obrázek 5). Můžeme vidět, že kortikální signál (nejvyšší etáž) se do lokomočních oblastí mozkového kmene dostává přes bazální ganglia - striatum a palidum. Lokomoční příkaz zprostředkovává zprávu z palida přes SLR a MLR až k PMRF, kde se sbíhá s mozečkovými signály z CLR. CLR také vysílá výstup z vermální a paravermální mozečkové kůry

do MLR přes thalamus a bazální ganglia. Přes thalamus vede z CLR dráha i ke kůře mozkové. PMRF představuje hlavní síť interakce mezi ascendentními a descendentními drahami (Jahn et al., 2008b) a místo, odkud jsou lokomoční signály předány do centrálních generátorů vzorců spinální míchy (Jahn & Zwergal, 2010).

Zjednodušeně se dá předpokládat, že SLR a MLR, které má přímé spojení s bazálními ganglii, mohou iniciovat lokomoci, pokud nejsou inhibované bazálními ganglii (Jahn & Zwergal, 2010). Systém bazální ganglia – mozkový kmen - mícha přispívá podle Shumway Cook a Woolacott (2007) k automatické kontrole pohybů jako je lokomoce.



Popis obrázku:

**Cortex** – mozková kůra

**SLR** – subthalamická lokomoční oblast

**MLR** - mezencefalická lokomoční oblast

**CLR** – cerebelární lokomoční oblast

**PMRF** - pontomedulární retikulární formace

**SpinalCPG** – míšní centrální generátory lokomočních vzorců

Tečkovaná čára – descendentní dráhy

Plná čára – ascendentní dráhy

**Obrázek 5.** Schéma hierarchické lokomoční kontroly (Jahn et al., 2008b)

Jahn et al. (2008b) sledovali ve své studii pomocí fMRI míru aktivace v mozkových strukturách během představy lehu, stoje, chůze a běhu u mladých zdravých osob. Vymezili při tom regiony v dorzálním mozkovém kmeni a mozečku korespondující s anatomickým umístěním MLR, CLR a PMRF neboli pacemakery iniciace a regulace rychlosti chůze. SLR v této ani v dalších studiích identifikováno nebylo (Jahn et al., 2008a, Jahn et al., 2008b; Jahn & Zwergal, 2010). Aktivita v oblasti bazálních gangliích byla zjištěna při představě chůze (fMRI) v putamen a levé insule (Jahn, Deutschländer, Stephan, Strupp, Wiesmann, & Brandt, 2004) a při představě chůze

po zakřivené trase v kontralaterálním (vzhledem k zakřivení trasy) putamen a nucleus caudatus (Wagner et al., 2008).

U primátů bylo potvrzeno, že mají generátor spinálního rytmu a lokomoce v SLR a MLR. U člověka je za část obdoby MLR u zvířat považováno tzv. pedunkulo-pontinní jádro (PPN). PPN je propojeno s limbickým systémem, bazálními ganglii a retikulární formací mozkového kmene a vykazuje rytmickou aktivitu, která je pod kontrolou mozečkových drah (Jahn & Zwergal, 2010).

### **Mozková kůra**

Mozková kůra, hlavně frontální a prefrontální, vysílá dráhy do mozkového kmene a tvoří kortiko-retikulo-spinální systém pro automatickou a volní kontrolu postury a chůze. Frontální kůry mají také spojení s mozečkem přes thalamus a pontinní jádra a s bazálními ganglii přes okruh bazální ganglia-thalamus-kortex (Jahn & Zwergal, 2010). Ve frontální kůře se mimo jiné nachází primární motorická area (M1) a premotorické kortikální arey (mezi nimi i SMA – suplementární motorická area) i somatosenzorický kortex. Tyto arey se podílí na tvorbě plánu pohybu (míra uplatnění každé z nich záleží na charakteru pohybu a konkrétních podmínkách) a jejich výstupy tvoří kortiko-spinální trakt (největší část neuronů z M1 – 50%) (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Podle Suzuki et al. (2004) jsou frontální kůra a okruhy bazálních ganglií zahrnuty ve vyšší motorické kontrole, pokud jedinec čelí složitým podmínkám prostředí. Shumway-Cook & Woollacott (2007) rovněž uvádí, že kortex je důležitý pro dovednosti, jako je chůze v neobvyklém terénu. Autoři studií mají na zapojení mozkové kůry při řízení chůze různé názory. Hamacher et al. (2015) například uvádí, že se zapojení korových struktur liší v rámci tzv. přímé a nepřímé lokomoční dráhy, kterou se podrobněji zabývá následující kapitola.

### **2.2.3 Přímá a nepřímá lokomoční dráha**

Hamacher et al. (2015) shrnují ve své studii výsledky dílčích prací, které se zabývají mozkovou aktivitou během chůze (skutečné i představované) a jejím zobrazením. Autoři uvádějí, že stabilní bipedální lokomoce vyžaduje existenci specifické lokomoční sítě v mozku, do které jsou zapojeny kortikální i subkortikální oblasti.

Wagner et al. (2008) zmiňují, že i přesto, že se studie liší v metodice (zobrazení fMRI, SPECT a PET), vybraném vzorku osob atd., shodují se svými výsledky na tom, že se při lokomoci zapojuje fronto-parietální korová síť, bazální ganglia, mozkový kmen i mozečkové struktury (Wagner et al., 2008).

Hamacher et al. (2015) rozvíjí teorii, že existuje přímá lokomoční dráha, řídící lokomoci přes primární motorickou kůru (M1), mozeček a spinální míchu, a nepřímá dráha regulující pohyby dále přes prefrontální kůru, premotorickou areu / suplementární motorickou areu (SMA) a bazální ganglia. Podle hypotetického konceptu, jenž uvádí také Fougère et al. (2010), je přímá dráha aktivována během řízení ustáleného stavu lokomoce a probíhá z M1 do centrálního lokomočního generátoru, s vynecháním bazálních ganglií a lokomočních center v mozgovém kmeni. Zpětnovazebnou kličkou pak vede z míchy do mozečku a přes něj do thalamu a kůry.

Nepřímá dráha je podle stejného konceptu spojena s řízením modulované (Fougère et al., 2010) či k cíli orientované (cílené) lokomoce (Hamacher et al., 2015). Průběh dráhy se podobá výše uvedenému popisu a schématu (Obrázek 5), které ve své studii uvádějí Jahn et al. (2008b). Kortikální pohybové signály pochází z prefrontálních suplementárních motorických areí a jsou přenášeny přes bazální ganglia prostřednictvím zrušení inhibice SLR a MLR. V MLR se sbíhají se signály z mozečku (MLR představuje křižovatku signálů z bazálních ganglií a mozečku) a jsou dále vedeny k PMRF a spinální míše. CLR vysílá jako u přímé dráhy informace zpátky přes thalamus do kůry. Kortikální signály jsou dále modulovány okruhem thalamus-kortex-bazální ganglia (Fougère et al., 2010).

S nepřímou lokomoční dráhou je spojena zvýšená aktivace ve fronto-parietální síti zahrnující přední cingulární kůru, parietální arey a insulu. V procesu pohybového plánování chůze ke konkrétnímu cíli jsou zpracovány a integrovány informace z cuneu a precuneu (role ve vizuo-motorické koordinaci), parietálních areí, parahipokampálního gyru a insuly (Hamacher et al., 2015).

Uvedené struktury - Gyrus parahipocampalis a gyrus cinguli patří k limbickému systému, který kontroluje emoce a s nimi spojené chování a podílí se v procesu rozhodování a motivace (Purves et al., 2004). Parahipokampální formace je také známa svým zapojením při orientaci v prostoru. Parietální kortex je považován za oblast multimodální sensorické integrace (sbíhají se sem zrakové, somatosenzorické i vestibulární vstupy) (Tashiro et al., 2001) a hraje klíčovou roli ve zrakově vedených motorických úkolech (Wang et al., 2008).

K určité aktivaci prefrontální kůry a přední cingulární kůry by podle Hamachera et al. (2015) mohlo dojít i v situaci, kdy se ustálený stav chůze přesouvá ke „kontrolovanější chůzi“ (s určením specifického cíle, větší náročností chůze – překážky na trase, atd.).

K přesnému srovnání cílené a ustálené (automatizované) lokomoce bohužel chybí data (Hamacher et al., 2015). Fougère et al. (2010) pouze navrhli, že data získaná z fMRI by mohla díky krátkému času zobrazení (sekvence cca 20 s) odpovídat spíše režimu plánování chůze – aktivace

se objevovala spíše ve strukturách v rámci zmíněné nepřímé dráhy. Zatímco zobrazení pomocí [18F]FDG PET po absolvování skutečné 10 minut trvající chůze (ustálený stav – 10 minut před aplikací kontrastní látky, po ní dalších 10 min) ukázalo především aktivaci struktur přímé dráhy.

## 2.2.4 Role sensorických informací při řízení chůze

Kontrola postury a lokomoce zahrnuje složitou souhru mezi sensorickými a motorickými systémy (Zwergal, Linn, Xiong, Brandt, Strupp & Jahn, 2012). Lokomoční síť je u všech savců modulována kortikální kontrolou a sensorickým feedbackem (zpětnou vazbou), který představují somatosenzorické svalové a kožní aferenty, vestibulární a zrakové vstupy. Součástí sensorické kontroly lokomoce jsou periferní spinální i supraspinální mechanismy (Jahn et al., 2008b).

Chůze může být modulovaná a adaptovaná podle požadavků prostředí a krokového cyklu (Jahn et al., 2004) - určité aspekty sensorické kontroly mohou být během lokomoce potlačeny, aby se předešlo nežádoucím interakcím s optimalizovaným senzomotorickým (automatickým) vzorcem (Jahn et al., 2008b). Když se jedinec rozhodne jít k určitému cíli, jakmile cíl jednou spatří, dochází pravděpodobně k vytvoření určité strategie či programu. Během chůze pak může být reálný sensorický vstup porovnáván s očekávaným sensorickým vstupem a nastavení přizpůsobeno k zajištění dosažení cíle. Tedy pokud se cíl nenachází příliš daleko, dokážeme k němu dojít například i s vyloučením zrakové kontroly. Informaci o stabilitě a trajektorii těla nám v této chvíli dává proprioceptivní vstup z končetin a vstupy z vestibulárních aparátů. Konkrétně mohou informace z proprioceptorů ve svalech a kloubech pánve přispět k vnímání ušlé trajektorie a signály z vestibulárního aparátu dát zprávu o lineárním a úhlovém zrychlení. Pokud jsou frekvence a zrychlení normální chůze odpovídající, může vestibulární informace přispět také k vnímání trajektorie (Fitzpatrick, Wardman & Taylor, 1999).

Integrace somatosenzorických, zrakových a vestibulárních informací nám umožňuje mít normální chůzi a balanční funkce (Deshpande & Zhang, 2014). Deshpande & Zhang (2014) uvádějí, že existuje v zásadě dvojí model organizace posturální kontroly – tzv. top-down (shora-dolů) a bottom-up (zdola-nahoru) model. Při bottom-up modelu je posturální kontrola organizována od opory směrem k hlavě (důležitou roli hraje somatosenzorický vstup z končetin). Zatímco při top-down modelu, který by měl být důležitý zejména pro chůzi, se systém spoléhá především na hlavu, jakožto posturální kontrolní rámec pohybu.



Vlastní vnímání polohy a pohybu v prostoru se tak ukazuje být „centrováno“ směrem k hlavě – objektivní poloha je kódována polohou a pohybem hlavy. Hlava obsahuje dva nejdůležitější percepční systémy pro detekci pohybu – vestibulární a zrakový. Bylo navrženo, že vlastní vnímání pohybu je odhadováno hlavně kombinací doplňujících se zrakových a vestibulárních informací a jejich selektivním vážením (kalibrací). V situaci částečné sensorické deprivace se při orientaci v prostoru mozek ovšem musí spoléhat na veškeré zbývající informace (Mackrout, & Simoneau, 2011). Současné studie svědčí pro důležitost obou modelů – top-down i bottom-up, neboť bottom-up model se může uplatnit zejména při chůzi o zúžené bazi například na úzké cestě (Deshpande & Zhang, 2014).

Zdá se, že klíčový vstup, na který motorická kontrola při zajištění optimálního provedení chůze spoléhá, je zrak. Zraková kontrola umožňuje přizpůsobení chůze tak, aby v daném prostředí bylo dosaženo bezpečné a efektivní lokomoce s úspěšným zdoláním překážek. I když je zrak zřejmě nutný k manévrování kolem překážek, regulace dynamické rovnováhy závisí i na dalších vstupech (somatosenzorický i vestibulární feedback). Autoři se dále domnívají, že somatosenzorický a vestibulární feedback je schopen stabilizovat chůzi za nepřítomnosti zraku. Jako hlavní kompenzační strategie snížení zrakového vstupu je popisováno snížení rychlosti chůze s kratšími kroky a delší fází dvojí opory. Prodloužení fáze dvojí opory pravděpodobně slouží ke zlepšení vnímání somatosenzorického systému prostřednictvím delšího kontaktu nohou se zemí (Reynard & Terrier, 2015)

### **Inhibiční reciproká interakce - vizuo-vestibulární inhibice**

Při iniciaci chůze dochází k integraci vestibulární informace se zrakovým vstupem. Avšak postupně dochází k habituaci na vliv vestibulárního vstupu a vizuální informace, i když není úplně optimální, dominuje. Zraková informace je také schopná kompenzovat poruchu vestibulární funkce – převážit destabilizující efekt vyvolaný narušením vestibulární informace. CNS má totiž schopnost dynamicky modulovat gain zrakových a vestibulárních vstupů během cílené lokomoce (Deshpande & Patla, 2005).

Při chůzi se totiž může odehrávat tzv. vizuo-vestibulární inhibice neboli inhibiční reciproká interakce zrakového a vestibulárního vstupu. Znamená to, že zrakové stimuly zvýší aktivitu ve zrakové kůře a potlačí aktivitu jiných sensorických modalit (vestibulárních a somatosenzorických). Účelem inhibiční reciproké interakce je přesunout důraz (sensorickou váhu) na nejdůvěryhodnější modalitu, což je výhodné zejména v případě rozporuplnosti sensorických

informací. Redukcí multisenzorické odpovědi může být zajištěn mechanismus, který limituje vzájemnou interferenci a narušení různých senzorických vjemů (Zwergal et al., 2012).

Jedná se o složitý proces závisící také na konkrétním posturálním nebo lokomočním úkolu. Reciproční inhibiční vizuálně-vestibulární interakce může například chránit zrakovou percepci od potenciálně rušivé vestibulární informace způsobené mimovolní akcelerací hlavy během lokomoce. V případě nutnosti (narušení chůze vlivy zevního prostředí) může opět dojít k přesunutí dominantní senzorické váhy k jiné modalitě – např. vestibulární informaci (Brandt et al., 1998). Mechanismy inhibičního vizuo-vestibulárního vzorce byly zatím předběžně experimentálně potvrzeny na fMRI (Della-Justina, Gamba, Lukasova, Nucci-da-Silva, Winkler & Amaro, 2015).

### **Další význam vestibulární informace během chůze**

Vestibulární signály zajišťují vnímání rotace a translace těla v prostoru a jsou důležité pro řízení lokomoce u člověka i zvířat (Péruch et al., 2011). Ke správnému odhadu při pohybu a přemístování těla v prostoru musí být tyto signály v mozku (oblastech prostorového kódování) integrovány se zrakovými, sluchovými a somatosenzorickými vstupy (Bent, Inglis & McFadyen, 2004a; Péruch et al., 2011). Integraci vestibulární a propioceptivní informace reprezentuje i tzv. vestibulo-cervikální interakce. Ta zabraňuje, aby při změně polohy hlavy (např. rotace) vůči trupu došlo k chybnému vnímání polohy hlavy a následně k neadekvátně generované reflexní odpovědi (VSR) vedoucí až k případnému pádu. Ukazuje se, že centrální roli v integraci vestibulárního a propioceptivního vstupu by mohl hrát mozeček. Autoři studie uvádí, že přesný mechanismus interakce informací (jestli nastává v mozečku nebo vestibulárních jádrech atd.) bohužel není zatím znám a na vyslovení definitivních závěrů jsou potřeba další práce (Kammermeier, Kleine & Büttner, 2009).

Vestibulární informace přispívá ke stabilizaci hlavy a umožňuje kontrolu směru pohledu během dynamických úkolů (Bent et al., 2004a). Podle Jahna et al. (2000) není vestibulární vstup nutný pro iniciaci a udržení lokomočního vzorce, ale spíše pro udržení rovnováhy a směru zamýšlené trasy. Jeho vliv se liší napříč fázemi krokového cyklu a rychlostmi chůze (Mackrous & Simoneau, 2011). Vestibulospinální systém (laterální vestibulární jádra) působí excitačně na extenzorové antigravitační svaly ve stejné fázi krokového cyklu. Ve fázi švihové moduluje aktivitu flexorových svalů systém rubrospinální. I díky těmto dvěma systémům se může lokomoční vzorec adaptovat na různé podmínky prostředí (Jahn et al., 2000; Purves et al., 2004; Hain & Helminski, 2007).

Roli vestibulárního vstupu dále ozřejmují studie, kterých se účastní pacienti s akutní vestibulární poruchou. Tito pacienti se často při stoji naklánějí ke straně léze, ke které se i vychylují

(od zamýšleného směru trasy) během chůze. Podle autorů k tomu může přispívat změněná percepce trajektorie i vertikály (Fitzpatrick et al., 1999). Péruch et al. (2011) rovněž uvádějí, že pacienti s vestibulární lézí mají problémy s detekcí a odhadem pohybu těla ve tmě.

## 2.3 Chůze a její rychlost

S navyšující se rychlostí chůze se snižuje množství času na absolvování krokového cyklu. Největší zkrácení prodělává stojná fáze, švihová fáze zůstává ve své délce, napříč širokým rozsahem lokomočních rychlostí, poměrně konstantní (Purves et al., 2004).

Běh a chůze jsou považovány za dva odlišné módy lokomoce s nápadně rozdílnou mechanikou a energetikou. Chůze může být na rozdíl od běhu definována pomocí existence fáze dvojí opory během stojné fáze. Běh je naopak charakterizován letovou fází, při které není žádná končetina v kontaktu se zemí (Cappellini, Ivanenko, Poppele & Lacquaniti, 2006), a skládá se ze série plynule provedených skoků. Běžec musí koordinovat rychlost běhu i balanci, zatímco jeho tělo zůstává v prostoru nebo podepřeno jednou dolní končetinou (Tashiro et al., 2001).

### 2.3.1 Rychlost chůze a aktivace mozkových struktur na fMRI

Funkční magnetická rezonance ukázala, že při představě (se zavřenýma očima, cca 20 s) stoje, chůze a běhu bez překážek oproti představě lehu, jakožto klidové podmínky, dochází k odlišné aktivaci struktur v mozku (Jahn et al., 2008a).

Ve všech situacích docházelo k bilaterální aktivaci ve frontálním inferiorním gyru a přední insule (s levo-hemisferickou dominancí), což jsou oblasti zapojené v představě pohybu a kontrole kognitivních úkolů (Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b). Týkalo se to i představy lehu, která byla podle autorů možná zvolena jako ne zcela ideální klidová podmínka (Jahn et al., 2004).

Ranější studie kolektivu autorů Jahn et al. (2004) ukázala po zpracování výsledků, že se během stoje (v představě) objevila významná aktivace v bazálních gangliích (putamen) a thalamu. Tato aktivace byla méně významná během chůze (v představě) a neobjevila se vůbec při běhu (v představě). Analýza výsledků jednotlivců odhalila nízkou kortikální aktivaci roztroušenou přes různé arey – objevovala se ve shlucích napříč premotorickými kortikálními oblastmi během představy chůze a mnohem rozmanitější a více roztroušená byla při představě běhu. Autoři se domnívají, že interindividuální rozdíly v aktivaci oblastí mohou souviset s lehce odlišnou strategií provedení vyšetřovaných jedinců.

Studie využívající fMRI uvádějí, že se jednotlivé podmínky (leh, stoj, chůze a běh v představě) liší nejvíce v aktivaci mozečku (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b).

Podle Jahna et al. (2004) se aktivita mozečku objevila během stoje i lokomoce (v představě). Při stoji (v představě) byl aktivován vermis a paravermální hemisféry a během chůze (v představě) vermis a paravermální kůra v přesahujících nekongruentních oblastech. Největší oblast však byla aktivována při běhu (v představě), kdy byla zaznamenána dokonce až 6x větší aktivace než při chůzi a stoji (v představě).

Podle studie autorů Jahn et al. (2008b) je aktivita infratentoriální lokomoční sítě nejvýraznější právě při představě běhu. Představa chůze byla spojena s nápadnou aktivitou ve frontálních a parahipokampálních gyrech (důležitých pro zrakově vedenou lokomoci), střední čáře mozečku a pontinní retikulární formaci. Při představě běhu se objevily velké shluky aktivace v mozečku s bilaterálním prodloužením do středního mozku, aktivita parahipokampálních gyrů a nejvýraznější deaktivace v oblastech kortikální reprezentace vestibulárního a somatosenzorického systému. Kortikální aktivita byla při běhu v porovnání se stojem a chůzí redukována (Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b).

Závěry podrobného zpracování výsledků podporují myšlenku, že stoj a pomalá chůze vyžadují více korové kontroly než automatizovaná lokomoce. Kortikální kontrola je podle autorů potřebná hlavně pro lokomoci, která vyžaduje přesné umístování nohou (složitější lokomoční úkoly) nebo při externím narušení lokomoce. Kromě výše uvedeného se při zobrazování představy lokomoce objevila deaktivace v oblastech kůry spojených s vestibulárním a somatosenzorickým systémem (Jahn et al., 2004).

V každé z uvedených studií byly diskutovány dvě zásadní skutečnosti – rozdíly v aktivaci mozečku a rozdíly ve využití sensorického feedbacku během různé rychlosti lokomoce (Jahn et al., 2008b).

### **2.3.2 Úloha mozečku při řízení chůze a její rychlosti**

Mozeček (cerebellum) přijímá vstupy z vestibulárních, retikulárních a pontinních jader i ze spinální míchy a má mnoho důležitých funkcí v motorické kontrole (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Jednou z nich je porovnávání záměru (motorického plánu) s provedením pohybu a upravování pohybového příkazu v případě, že se liší od zamýšlené trajektorie (O'Kane, McGibbon & Krebs, 2003).

Všechny části mozečku se určitým dílem účastní lokomoce. Nejvíce se na řízení a kontrole lokomoce podílí mediální zóna - oblast při střední čáře mozečku (Jahn et al., 2008b), která obsahuje vermis a paravermis zodpovědné za tělesnou a trupovou stabilitu (Wagner et al., 2008).

Podle některých autorů se v oblasti vermis nachází i CLR, považovaný za zdroj rytmických impulzů pro mozkový kmen a spinální míchu (Wagner et al., 2008; Schniepp et al., 2014a). Experimenty provedené na animálním modelu ukazují, že rychlé lokomoce je docíleno prostřednictvím vysoce automatizovaných míšních centrálních generátorů lokomočních vzorců, které jsou řízeny hlavně mozečkovými pacemakery - CLR (Schniepp et al., 2014a). Vědci předpokládají, že by rytmická aktivita MLR buněk (pacemaker chůze u koček) mohla být odvozena od mozečkového vstupu z vermální a paravermální kůry (Jahn et al., 2008b). Starší studie dokonce popisují síť navozující lokomoci ve střední čáře cerebelární bílé hmoty. Tento region byl aktivován i ve studii Jahna et al. (2008b) během představy chůze a ještě více při představě běhu. Stejně místo (CLR) pak bylo u decerebrovaných koček nejcitlivější na elektrickou stimulaci, kterou byla vyvolána kráčivá aktivita končetin. Důležitá byla i intenzita stimulace – malá intenzita vyvolala pouze aktivaci krčních a končetinových extensorů, zatímco vyšší intenzita provokovala kráčivé pohyby. Při dalším zvyšování intenzity došlo k progresi z chůze do běhu (Jahn et al., 2004).

Výsledky fMRI, závěry studií provedených na animálním modelu i vyšetření variability chůze pacientů s cerebelární ataxií (viz níže) podporují hypotézu, že funkce mozečkového pacemakeru je maximálně uzpůsobená pro vysoké rychlosti chůze, kdy aktivita pacemakeru stoupá se stoupající rychlostí chůze (Schniepp et al., 2014a). Podle Jahna et al. (2004) by cerebelární vermis mohl sloužit jako generátor rychlosti udávající tempo spinální míše. Také Hamacher et al. (2015) udávají, že za modulaci rychlosti chůze je odpovědný vermis mozečku. Během rychlé chůze je podle nich ale také aktivnější prefrontální kortex, což má pravděpodobně sloužit k rozlišení významných od nevýznamných stimulů.

Mozeček se ve své středové čáře ovšem aktivuje i při představě lokomoce preferovaným tempem (Wagner et al., 2008) a předpokládá se tedy, že cerebelární pacemaker kontroluje krokovou frekvenci a tempo chůze (Schniepp et al., 2014a).

Mozeček je struktura zvláště důležitá pro časovou variabilitu chůze. Bylo zjištěno, že při postižení mozečku (cerebelární ataxie) byla vyšší časová variabilita při pomalém i rychlém tempu chůze (podrobněji níže 2.3.4 Variabilita chůze a preferované tempo). Skutečnost, že se při poruše mozečku zvýšila variabilita při obou rychlostech chůze, ukazuje podle Schnieppa et al. (2012), že se mozeček podílí na řízení pomalé chůze (účast na senzoričké integraci) i rychlé

chůze (funkce cerebelárního pacemakeru). Uvažuje se také o tom, že lidská lokomoce potřebuje více cerebelární kontroly než kvadrupedální lokomoce (Jahn & Zwergal, 2010).

### 2.3.3 Senzorická integrace a rychlost chůze

Důkazy pro to, že se liší uplatnění sensorických informací během různých rychlostí chůze, můžeme najít ve výsledcích fMRI zobrazení, experimentů (rotační stimulace, galvanická stimulace viz kapitola 2.4) i vyšetření variability chůze (kapitola 2.3.4).

Data z fMRI naznačují, že inhibice sensorického signálu není limitována periferními mechanismy, ale podílí se na ní i kortex (Jahn et al, 2008b). Ukázala totiž, že se při představě chůze a běhu objevují deaktivace v korových oblastech reprezentujících vestibulární aparát (supramargimální gyrus, horní temporální gyrus) a somatosenzorický systém (gyrus postcentralis). Tyto shluky deaktivace nebyly zaznamenány během stoje (v představě) a jejich velikost byla výraznější při běhu (v představě) než při chůzi (v představě) (Jahn et al., 2004). Největší snížení neuronální aktivity bylo sledováno při představě běhu ve vestibulární kůře, a to převážně v pravé hemisféře. Podle Jahna et al. (2008b) by nedominantní hemisféra měla být dominantní pro vestibulární systém. Ve studii se jednalo o praváky, u kterých by se právě pravá hemisféra měla podílet na prostorové orientaci (Jahn et al., 2009).

K deaktivacím podle autorů došlo, aby se zabránilo nepříznivým interakcím sensorického vstupu s optimalizovaným lokomočním vzorcem (Jahn & Zwergal, 2010). Mechanismus deaktivace parietoinsulární vestibulární kůry souvisí s principem výše zmíněné vizuo-vestibulární inhibice, který by měl sloužit k prevenci konfliktu zrakové a vestibulární informace (Fougère et al., 2010).

Během chůze a běhu (v představě) se objevuje aktivita v parahipokampálních gyrech (s pravostrannou převahou), kterou autoři spojují s dominancí zrakového vstupu během lokomoce (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a, Jahn et al., 2008b). Globální redukce aktivity v somatosenzorické a vestibulární kůře však neznačí úplné potlačení sensorické kortikální kontroly lokomoce. Tato kontrola je stále potřebná a zejména v situacích, kdy musí být lokomoce přizpůsobena náhlým změnám nebo náročnějším podmínkám prostředí (Jahn et al., 2004).

#### **Vestibulární informace a rychlost chůze**

Brandt, Strupp a Benson (1999) na základě pozorování psa s akutní jednostrannou vestibulární neuronitidou, kterému činilo menší obtíže pohybovat se vyšší než nižší rychlostí, provedli experiment zaměřený na roli vestibulární informace při nižší a vyšší rychlosti lokomoce. Hodnotili při něm odchylky od přímého směru trasy při pomalé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly

u čtyř pacientek s akutní vestibulární neuronitidou (4 – 5 dní po jejím vzniku) a u 10 mladých zdravých dobrovolníků, kteří absolvovali rotační stimulaci vestibulárního labyrintu. Zjistili, že větší problém činilo oběma skupinám, když museli s vyloučením zrakové kontroly jít pomalu, než když museli běžet. Při pomalé chůzi měly pacientky odchylku ke straně léze a dotýkaly se během trasy 2 – 4 krát zdi. Naopak když běžely, udržely směr více než 10 m a subjektivně se cítily bezpečněji. Podobně měli i dobrovolníci po rotační stimulaci větší odchylku při pomalé chůzi než při běhu a také udávali, že pro ně bylo subjektivně jednodušší udržet rovnováhu při běhu. Získané výsledky autoři vysvětlují pomocí existence automatických spinálních lokomočních programů - určitý program by mohl při rychlejším tempu chůze či běhu potlačit vestibulární (nebo somatosenzorický) vstup. Kromě vysvětlení na míšní úrovni připustili, že by se mohla podílet i úroveň kortikální v rámci procesu reciproční inhibiční vizuo-vestibulární interakce (Brandt et al., 1999).

I závěry dalších studií uvádějí, že pomalá chůze je na vestibulárním vstupu závislá do větší míry než běh. Potlačení sensorické informace při běhu, jakožto vysoce automatizovaném programu, se zdá logické. Při automatizovaném běhu nebo rychlé chůzi by vestibulární informace mohla být inhibována a v případě neočekávaných narušení chůze signalizovaných zrakovým (případně somatosenzorickým) systémem by naopak mohlo dojít ke zrušení její inhibice (Jahn et al., 2000).

Ukázalo se, že vestibulární informace může být ve vyšších rychlostech selektivně potlačena, a že největší odpověď na vestibulární stimuly nastává během stojné fáze (Mackrous & Simoneau 2011). Ve fázi dvojí opory, kdy může somatosenzorický systém podávat přesnější informace, dochází k integraci somatosenzorického a vestibulárního vstupu a vyhodnocení, zda provedený pohyb těla vedl k plánované pozici (Zwergal et al., 2012). Při zvyšování rychlosti chůze se zkracuje především stojná fáze (Purves et al., 2004), a jak je to s procesem této integrace, zůstává otázkou.

Schniepp et al. (2012) vyvracejí, že by pacienti se sensorickými deficity (oboustrannou vestibulární poruchou) chodili kvůli zlepšení dynamické stability pomaleji. Ve své studii totiž zjistili, že se preferovaná rychlost těchto pacientů oproti zdravým osobám nesnížila. Objevila se u nich ale patologická časová variabilita právě v pásmu nízkých rychlostí chůze.

### **2.3.4 Variabilita chůze a preferované tempo**

Chůze není úplně konstantní aktivitou a dokonce i při stálých externích podmínkách kolísají její parametry v čase a s každým krokem (Hausdorff, 2005). I díky tomu, že je jednou z nejpraktikovanějších dovedností, má poměrně nízkou úroveň variability. Jordan, Challis,

& Newell (2007) uvádějí, že nejnižší variability je dosaženo v pásmu jedincem zvoleného – preferovaného tempa chůze.

### **Variabilita chůze**

Variabilita chůze je kvantifikovatelná vlastnost chůze a může sloužit jako klinicky relevantní parametr v hodnocení mobility, rizika pádu a odpovědi na terapeutickou intervenci (Hausdorff, 2005). Bývá vyjádřena pomocí tzv. CV – koeficientu variability (Schniepp et al., 2012), který by pro dobu kroku a délku kroku měl být  $< 5\%$  a pro šířku kroku  $< 25\%$  (Wuehr, Schniepp, Ilmberger, Brandt & Jahn, 2013). Nízkou úrovní variability se rozumí, že je dosahováno velmi opakovatelného pohybového vzoru (Jordan et al., 2007). Podle toho zda popisuje časové parametry chůze (např. dobu kroku) nebo prostorové parametry chůze (délku kroku, šířku kroku), rozlišují studie variabilitu časovou a prostorovou (Schniepp et al., 2012).

Zvýšená variabilita chůze se může vyskytovat u určitých diagnóz a to dokonce ve vzorcích, jejichž rozpoznání nám může usnadnit diagnostiku či objasnit klinický stav pacienta (Schniepp et al., 2014). Zvýšená míra variability při preferovaném tempu chůze byla prokázána u komunitně žijících seniorů, pacientů s Parkinsonovou nemocí, Huntingtonovou nemocí a různými typy demence (Schniepp et al., 2014b).

Vyšetření rychlostně závislé variability chůze například odhalilo zvýšenou úroveň časové variability (v době kroku) u pacientů s oboustrannou vestibulární poruchou a cerebelární ataxií. U obou skupin se vyskytovala vyšší variabilita během pomalého tempa chůze, variabilita blízka normálu u preferovaného tempa a lišila se míra variability u (maximálně) rychlého tempa. Při něm variabilita u oboustranné vestibulární poruchy klesala až k normálu, naproti tomu u cerebelární ataxie stoupala. Podle autorů to může být vysvětleno konceptem rychlostně závislé sensorické integrace. Tento koncept říká, že sensorický feedback je využíván pro balanční kontrolu hlavně během pomalé chůze, a že rychlé lokomoce je dosaženo prostřednictvím vysoce automatizovaných centrálních generátorů vzorců ve spinální míše, řízených cerebelárními pacemakery. Poškozené cerebellum má poškozenou jak sensorickou integraci, tak pacemakerovou funkci, a proto se při cerebelární ataxii objevuje mimo preferované tempo vyšší časová variabilita chůze (Schniepp et al., 2012).

Autoři studií rovněž upozorňují na úskalí testování variability chůze i chůze jako takové v preferovaném tempu, které může vést k přehlédnutí stávající patologie chůze (Schniepp et al., 2012; Wuehr et al., 2013).



### **Preferované tempo**

U zdravých mladých jedinců byla naměřena časová variabilita pomalého i rychlého tempa lehce vyšší než u jimi zvoleného - preferovaného tempa chůze (Schniepp et al., 2012). Zároveň bylo pro zdravé jedince středního věku složitější přizpůsobit se při chůzi s vyloučením zrakové kontroly krokové frekvenci nižší (60 úderů metronomu/ min) a vyšší (176 úderů / min) než 2 Hz (120 úderů / min). Preferovaná rychlost chůze totiž vychází z kombinace preferované kadence a preferované délky kroku. Mnohým jedincům tak přišlo těžší splnit úkol při nízké i vysoké frekvenci a snadnější při frekvenci 2 Hz, kolem níž se přibližně má nacházet hodnota preferované krokové frekvence pro většinu dospělých jedinců (Cohen & Sangi-Haghpeykar, 2011).

Je známo, že jedinci vykazují preferenci určité rychlosti chůze, při které je minimalizována spotřeba energie. Nižší energetické nároky jsou připisovány zejména využití pasivních mechanických vlastností dolních končetin, které snižují požadovaný příspěvek síly svalů (Jordan et al., 2007). Mechanické vlastnosti skeletálních a svalových struktur mohou přispět k vyšší stabilitě preferované rychlosti chůze. S tím souvisí další z lokomočních teorií – tzv. teorie dynamických (lokomočních) vzorců, podle níž dynamický lokomoční systém exponuje stabilní vzorce (tzv. attractory), ke kterým je organismus uzpůsoben. Jakmile je systém sveden mimo stabilní vzorce (např. změna rychlosti chůze, podmínky prostředí), dochází k redukci stability a zvýšení variability určitého parametru např. délky kroku (Schniepp et al., 2012).

Preferované chování (tempo chůze) je považováno za blízké stabilnímu vzorci a tím za stabilní. Navrhuje se, že preferovaná rychlost chůze je snáze adaptovatelná než ostatní tempa chůze. Jakmile je jedinec nucen jít rychlostí odlišnou od preferované, musí pohybový výstup aktivněji kontrolovat (Jordan et al., 2007). Podle Englanda & Granaty (2007) vyžadují chůze o rychlosti vyšší i nižší, než je ta preferovaná, větší aktivní neuromuskulární kontrolu k udržení stabilního periodického pohybu. Nižší rychlost chůze vyžaduje aktivní kontrolu ke zpomalení přirozené dynamiky pasivních systémů. Zatímco vyšší rychlost vyžaduje větší úsilí, aby nedošlo k narušení chůze – krátké trvání kroku omezuje dobu pro nervosvalovou korekci, která může kompenzovat mechanické poruchy nebo chyby v řízení.

Ukázalo se, že je pravděpodobně jinak řízena a kontrolována variabilita chůze v laterální (šířka kroku) a sagitální rovině (doba a délka kroku). Proto se uvažuje se i o tom, že by se při procesu optimalizace, volby a regulace tempa chůze mohly do určité míry uplatňovat oba mechanismy – řízení spojené s účastí cerebelárního pacemakeru i jednoduché ladění rychlosti chůze vztahené k mechanickým vlastnostem systému (teorie dynamických lokomočních vzorců). Funkce

cerebelárního pacemakeru by se pak měla podílet hlavně na regulaci variability chůze v sagitální rovině (Jordan et al., 2007).

### **2.3.5 Vliv stárnutí na řízení, rychlost a variabilitu chůze**

Zwergal et al. (2012) z výsledků z fMRI usuzují, že základní supraspinální lokomoční síť je zachována i během stárnutí. Dochází ovšem k redukci míry reciproční sensorické interakce. Senioři využívají mechanismus zvýšené sensorické kontroly reprezentovaný rozšířenou multisenzorickou kortikální aktivací (méně nápadnou při běhu, více při chůzi a nejvíce během stoje). Spekuluje se, že tento mechanismus může představovat strategii k vyrovnání se s periferními sensorickými deficity nastávajícími i při fyziologickém stárnutí. S věkem dochází k posunu od automatické (subkortikální úroveň) k vědomé (kortikální úroveň) kontrole a senioři více spoléhají na kontrolu pohybu kognitivním vstupem (Zwergal et al., 2012).

Hamacher et al. (2015) na základě výsledků zpracovaných studií uvádějí, že senioři ve větší či menší míře kompenzují funkční nebo strukturální poruchy rozšířenou aktivací mozkových oblastí nebo přídatnou aktivací dalších oblastí. Aby dosáhli „normální“ lokomoční funkce, využijí méně selektivního náboru struktur než mladší jedinci. Na vině mohou být například kognitivní změny i změněný proprioceptivní feedback a aby bylo během chůze docíleno stabilní postury, může být požadována vyšší úroveň kognitivní kontroly. Udává se, že i díky tomu, je ve vyšším věku obtížnější provést tzv. dual tasking – chůzi s kognitivním úkolem (početní úkoly atd.).

Předpokládá se, že se ve stáří vlivem užití přídatných sítí při řízení lokomoce, může zvyšovat variabilita časoprostorových parametrů chůze. Extrémní úroveň variability v těchto parametrech chůze bývá dávána do souvislosti se sníženou rychlostí chůze, strukturálními změnami bílé hmoty a horšími exekutivními funkcemi. Všechny tři zmíněné stavy jsou silnými rizikovými faktory pádu (Hamacher et al., 2015).

## **2.4 Poznatky získané stimulací vestibulárního systému**

### **2.4.1 Galvanická vestibulární stimulace (GVS)**

GVS je jednoduchá a bezpečná technika, která může selektivně a určitou neměnnou intenzitou působit na vestibulární aferenty, což umožňuje sledovat příspěvek těchto vstupů do lokomoční kontroly (Kennedy, Cressman, Carlsen & Chua, 2005). Ke stimulaci se využívají dvě elektrody s opačnou polaritou umístěné v okolí processu mastoidei (Fitzpatrick et al., 1999). Prahová hodnota

stimulace se stanovuje individuálně (obvyklá maximální intenzita je 5mA - Curthoys & MacDougall, 2012) a může se lišit i pro pravý a levý labyrint. Logicky platí, že čím větší intenzita stimulace, tím větší odpověď na ní (Bent, McFadyen, Merkley, Kennedy & Inglis (2000).

Galvanická stimulace obchází mechanotransdukční mechanismus vláskových buněk labyrintu a působí přímo na spojení mezi vláskovými buňkami a primárními aferenty – katodální proud vede k excitaci, zatímco anodální proud k inhibici (Dilda, Morris, Yungheer, MacDougall & Moore, 2014). GVS evokuje posun těla ve frontální rovině hlavy (Kammermeier et al., 2009). Bent et al. (2000) navrhuje, že zvýšené pálení na katodální straně způsobuje jedinci ve stoji iluzi, že se tělo naklání v katodálním směru a tak, aby udržel polohu těžiště v limitech opěrné báze, kompenzuje stav pohybem v anodálním směru. Během chůze se efekt stimulace projevuje na změnách umístování dolních končetin. Jsou kladeny laterálněji neboli tak, aby se co nejvíce zamezilo další odchylce těžiště či zkreslenému vnímání vertikály (Bent et al., 2000; Fitzpatrick et al., 1999). Při stoji je efekt GVS na výchylky poměrně malý a variabilní oproti masivnější odpovědi na GVS, která nastává během chůze. To může podle Fitzpatricka et al. (1999) naznačovat, že během chůze má vestibulární vstup větší roli než během stoje.

Studie zastávají různý názor na to, jakou odpověď vestibulárního aparátu GVS vyvolává. Stephan et al. (2005) uvádí, že GVS neovlivňuje koncový vestibulární orgán, ale působí na vestibulární nerv, tedy stimuluje obojí – vlákna kanálků i otolitů. Podle studie autorů Curthoys & MacDougall (2012) GVS vyvolává složité okulomotorické, perceptuální a posturální odpovědi, ale přesná reakce závisí na mnoha faktorech – velikosti stimulů, elektrodách, kontextu, v jakém jsou odpovědi měřeny atd. Podle autorů neexistuje způsob rovnoměrné stimulace otolitů a kanálků a úkolem výzkumníků je pokusit se interpretovat složité odpovědi na GVS. Podobně Dilda et al. (2014) udávají, že při GVS dochází na rozdíl od přirozeného pohybu ke stimulaci kanálkových i otolitových aferentů všech směrových citlivostí. Nicméně podle fMRI odráží tato stimulace věrohodně přirozené – pohybem vyvolané – vestibulární signály. Galvanická stimulace na fMRI vyvolala aktivaci v oblastech parieto-insulární vestibulární kůry, dolního parietálního laloku, horního temporálního gyru, precentrálního gyru a cerebelárních hemisfér (v lalokách IV a V) (Della-Justina et al., 2015).

Galvanické vestibulární stimulace se využívá i mimo výzkumné účely, např. při vyšetřování pacientů po operaci vestibulárního schwanomu – reakce na GVS demonstruje přítomnost aferentních vláken (Curthoys & MacDougall, 2012).

### **GVS - senzorická integrace a rychlost chůze, vizuo-vestibulární inhibice**

Už Fitzpatrick et al. (1999) zaznamenali, že stimulace vestibulárního aparátu u zdravých mladých osob způsobuje těmto jedincům výrazné obtíže s chůzí ve směru odchylky v anodálním směru, jen pokud je vyloučena zraková kontrola. Bent et al. (2000) sice vyvolali stimulací (trojnásobkem prahové hodnoty GVS) zaznamatelné odchylky z trajektorie i při chůzi se zrakovou kontrolou, nicméně menší než při chůzi s vyloučením zraku. Tímto bylo poukázáno, že pokud je zrakový vstup dostupný, tak výrazně zmírňuje galvanicky vyvolanou odpověď. Vestibulární informace tedy hrají během chůze důležitou roli, ale jejich váha se může lišit napříč rozdílnými lokomočními úkoly – např. chůze při dostatečném a nedostatečném osvětlení (Kennedy et al., 2005; Fitzpatrick et al., 1999).

Stimulace v experimentu autorů Fitzpatrick et al. (1999) byla zahájena se startem chůze (s vyloučením zrakové kontroly) k předem stanovenému cíli, kdy měl jedinec možnost vizuální kontroly cíle, a trvala po celou dobu chůze po trase o délce 4 m. V zásadě se objevovala dvojí odpověď na stimulaci. Častější bylo, že se jedinec otočil k anodě a pokračoval v chůzi v tomto změněném směru. Další varianta byla, že se během prvních třech až čtyř kroků otočil k anodě, ale pak se otočil zpátky k cíli, jako by si uvědomil, že změnil směr trasy. Někteří účastníci popisovali, že je překvapila poloha nohou, když se dotkli země – noha přistála příliš daleko nebo překřížila druhou nohu, čehož testování neplánovali docílit. Častěji se to stávalo u nižší kadence chůze (52 kroků/min). Vestibulární stimul začal během prvního kroku a ten vůbec neovlivnil. K nejvýznamnější odchylce došlo ve druhém a třetím kroku při tempu 52 kroků/min a ve druhém, třetím a čtvrtém kroku při tempu 104 kroků/min. Maximální odchylka byla naměřena při třetím kroku při pomalé chůzi a to průměrně  $26.3 \pm 17^\circ$  (při rychlé chůzi to bylo při třetím kroku průměrně  $19.0 \pm 10.3^\circ$ ). Výsledky podle autorů naznačují, že vestibulární signál je důležitější během pomalé chůze. Při rychlé chůzi nebo běhu by přesnost trajektorie mohla záviset více na správnosti motorického programu a méně na senzorickém vstupu (Fitzpatrick et al., 1999).

K podobnému závěru dospěli i Jahn et al. (2000), kteří testovali chůzi s vyloučením zrakové kontroly (s možností úvodní vizuální kontroly cíle) o frekvenci 1 Hz a běh o frekvenci 3 Hz u 10 zdravých osob (23-59 let). Bez stimulace jedinci při chůzi s vyloučením zraku vykazovali průměrné odchylky  $-0.02 \pm 1.2^\circ$  pro chůzi a  $0.08 \pm 0.9^\circ$  pro běh. GVS byla zahájena s povelom pro start chůze a chůze byla ukončena po 10 s. Pro všechny jedince byl efekt GVS silnější, když šli pomalu (průměrná odchylka - po 5 m:  $5.9 \pm 2.1^\circ$ ; po 10 s:  $6.0 \pm 2.4^\circ$ ) než když běželi (průměrná odchylka - po 5 m:  $0.7 \pm 0.5^\circ$ ; po 10 s:  $2.8 \pm 1.8^\circ$ ). Všichni testovaní zároveň potvrdili, že pro ně bylo subjektivně jednodušší udržet rovnováhu při běhu.

Rovněž Bent et al. (2000) ve své studii (chůze s vyloučením zraku na dráze 280 cm) zaznamenali, že při běhu nebyla trajektorie silně ovlivněna GVS, dokud nedošlo k přechodové fázi, ve které se jedinci připravovali na zastavení. Toto si autoři vysvětlují větším významem vestibulární informace při pomalejším tempu dynamických úkolů než při statické rovnováze a běhu.

Na hledisko vizuo-vestibulární interakce během chůze bez a se změnou trajektorie se ve své studii více zaměřili Kennedy et al. (2005). Zjistili, že pokud vystavili jedince GVS a efektu prizmatických čoček (zkreslujících zorné pole tak, že jedinec s nimi odchyloval doprava nebo doleva), byl vestibulární signál v kůře utlumen a čočky měly převládající vliv na trajektorii. Pokud GVS a čočky působily odchylku na stejnou stranu, potencoval se jejich efekt a odchylka byla větší než při samostatné aplikaci jedné z metod. Naopak pokud metody působily protichůdnou odchylku, větší vliv měly čočky a odchylka byla v jejich směru, nicméně menší než při aplikaci pouze jedné z metod. Výsledky ukazují, že vestibulární signál má sice menší váhu, ale není úplně utlumen. Největší efekt stimulace byl v průběhu pokusu sledován vždy, když byla GVS aplikovaná během třetího kroku. Podle autorů se jedinci během tohoto kroku v rámci úkolu zaměřovali na zjišťování polohy (osvětleného) cíle, aby se připravili na potenciální změnu trajektorie. Nervový systém následkem toho ustanovil větší důraz na vestibulární aferentaci, aby byl schopen dobře reagovat na změnu v orientaci těla. Z experimentu vyplynulo, že role vestibulární informace během chůze vzrůstá, když jedinec čelí potenciální změně trajektorie.

### **GVS - role vestibulární informace během krokového cyklu**

Bent et al. (2002) se na základě výsledků svých studií domnívají, že iniciace kroku zahrnuje zaujetí nové postury (které vychází i z vestibulárních a somatosenzorických informací), ale sama o sobě je balistickou fází s tzv. feed forward (dopřednou) vazbou před-programovanou CNS. Oproti tomu terminace kroku je kontrolovaná a z CNS zpětnovazebně řízená fáze integrující sensorický a tedy i vestibulární vstup.

Bent et al. (2004a, 2004b) testovali v obou studiích efekt GVS při chůzi s vyloučením zrakové kontroly během různých fází krokového cyklu. V obou studiích měla GVS největší efekt - nejvíce bylo ovlivněno následné umístění nohou v prostoru, pokud byla aplikována ve fázi úderu paty. Je pravděpodobné, že fáze úderu paty je kritickou dobou pro integraci vestibulárního vstupu s dalšími sensorickými informacemi, aby byl naplánován následný krok (Bent et al., 2004a). Během fáze dvojí opory může i somatosenzorický systém přinášet důvěryhodnější informace o opěrné bazi, než když je jedna končetina ve vzduchu. (Bent et al., 2004b).

Ve druhé studii byl největší efekt stimulace sledován, pokud byla GVS aplikována v době úderu paty a hned poté v době odrazu palce, rozdíl mezi těmito dvěma fázemi nebyl považován za statisticky významný. Autoři se domnívají, že kritický čas pro programování umístování končetin nastává během fáze dvojí opory. Právě tato doba by mohla představovat příležitost, aby vestibulární informace přispěla ke změnám trajektorie nohou. Změnou umístění nohy může jedinec změnit směr vychýlení těžiště v rámci kontroly progresu i dynamické stability chůze (Bent et al., 2004b).

## 2.4.2 Rotační stimulace vestibulárního labyrintu

### Rotace a její vliv na vestibulární labyrint

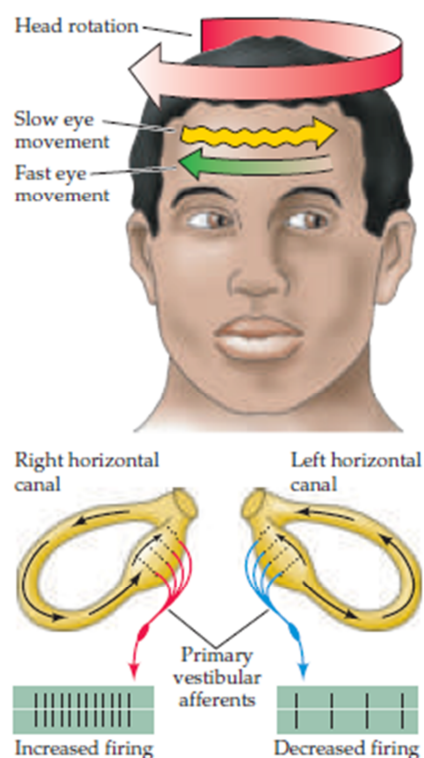
Už z výše uvedeného vyplývá, že úhlové zrychlení hlavy snímají polokruhové kanálky. Díky tomu, že vláskové buňky, uložené v jejich ampulárních cristách, mají tonickou klidovou aktivitu (neuronální pálení 100 Hz), může docházet ke změnám ve smyslu zvýšení i snížení frekvence pálení (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Nervové pálení ve vestibulárním nervu je proporcionální k rychlosti pohybu hlavy v rozsahu frekvencí, ve kterých se hlava obvykle pohybuje, tj. okolo 0.5 – 7 Hz (Hain & Helminski, 2007).

Receptory polokruhovitých kanálků jsou na jednu stranu velmi citlivým senzorem – reagují i na úhlové zrychlení  $0.1 \text{ }^\circ/\text{s}$ , ale na druhou stranu nereagují na ustálený stav pohybu hlavy (Shumway – Cook & Woollacott, 2007). Místo toho, aby byl během prodloužené rotace signál produkovan proporcčně k rychlosti, jak by měl činit perfektní senzor rychlosti, reagují kanálky rozumně jen přibližně v první sekundě či sekundách. Toto je důsledkem skutečnosti, že se cupula chová jako pružina a má tendenci obnovit svou klidovou pozici (Hain & Helminski, 2007). Během prodlouženého pohybu hlavy se cupula vrací do své klidové pozice a frekvence pálení v neuronech do svého klidového stavu (Shumway-Cook & Woollacott, 2007).

Purves et al. (2004) prováděli experiment, ve kterém točili opice na židli, a snímali jim míru axonálního pálení ve vestibulárním nervu. Rotace probíhala v jednom směru a skládala se z iniciální periody zrychlení, periody konstantní rychlosti, periody decelerace a zastavení. Maximální sledovaná míra pálení korespondovala s periodou zrychlení a maximální inhibice s periodou zpomalení. Během doby pohybu konstantní rychlostí došlo k adaptaci a míra pálení se snížila až na úroveň klidové aktivity, pod kterou dokonce i na přechodnou dobu po skončení rotace klesla. Experiment poukazuje na komplementární vzor odpovědi neuronů párových polokruhovitých kanálků, do kterého zasahuje adaptace, nastávající pokud je hlava otáčena déle konstantní úhlovou

rychlostí. Doba adaptace, která podle autorů nastane v řádu desítek sekund, odpovídá času potřebnému k návratu cupuly do jejího klidového nedeformovaného stavu.

Pokud se tělo otáčí konstantní rychlostí delší dobu, je endolymfa unášena stejně rychle jako stěna kanálku a kupula. Při zastavení pohybu ale pohyb endolymfy pokračuje a vzniká znovu relativní proudění tentokrát ve směru opačném k rotaci. Také vestibulární nystagmus neboli střídavý pohyb očí vznikající v reakci na pokračující rotaci těla se liší při a po aplikaci rotační stimulace. Na začátku vyvolá úhlové zrychlení způsobené rotací rotační židle doprava (v pravém vestibulárním nervu se zvýší míra pálení a v levém sníží) pomalou složku pohybu očí směrem doleva k udržení očí na jednom místě. Když oči dosáhnou kraje orbity, zresetují se rychlým pohybem doprava, aby se poté pohybovaly opět doleva (Shumway-Cook & Woollacott, 2007; Purves et al., 2004). Post-rotací nystagmus nastávající při náhlém zastavení otáčení je obrácený ve směru vzhledem k vestibulárnímu nystagmu a klinicky se využívá k vyšetření funkce vestibulárního systému (Shumway-Cook & Woollacott, 2007). Vestibulární nystagmus při aplikaci rotační stimulace znázorňuje Obrázek 6.



**Obrázek 6.** Fyziologický vestibulární nystagmus při rotační stimulaci (Purves et al., 2004)

Červená šipka na obrázku znázorňuje směr rotace, žlutá šipka směr pomalé složky pohybu očí (proti směru rotace) a zelená šipka směr rychlé složky pohybu očí (po směru rotace), podle které se určuje směr

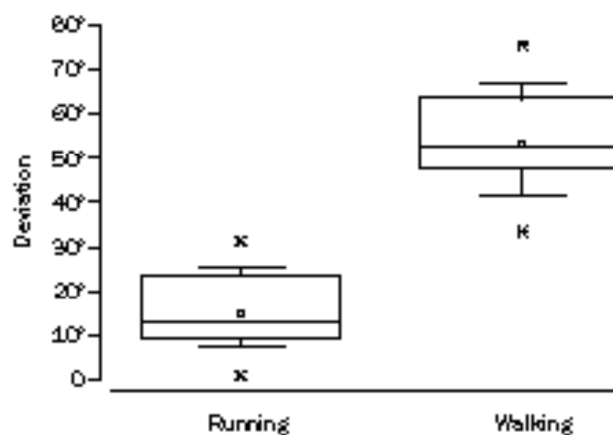
nystagmu. Dále je vidět směr pohybu endolymfy (černá šipka) v horizontálních kanálcích a zvýšení signálu v pravém a snížení signálu v levém vestibulárním nervu.

### Rotační stimulace labyrintu a její vliv na chůzi

Při zkoumání a posuzování úlohy vestibulární informace při chůzi o různé rychlosti, se vědci snažili stimulovat labyrint pomocí rotace a sledovat efekt této stimulace.

Jahn et al. (2000) prováděli u 10 zdravých dobrovolníků (23 – 59 let, průměrný věk 32 let) rotační stimulaci labyrintu (otočná židle, 10 rotací, 360°/s) s vyloučením zrakové kontroly, po níž jedinec vstal a šel (1 Hz) nebo běžel (3 Hz) 10 kroků na místě. Odpovědi mezi jedinci se poměrně lišily. Nicméně mezi chůzí (průměrná odchylka  $29 \pm 29.4^\circ$ ) a během ( $29 \pm 30.8^\circ$ ) na místě nebyl významný rozdíl.

Oproti tomu Brandt et al. (1999) stimulovali 10 zdravých mladých dobrovolníků (věk  $26.5 \pm 3.7$  let, 5 žen) stejným způsobem (10 rotací, 360°/s) a ukázali, že k větší odchylce dojde (na trase o šíři 2.5 m a délce 10 m) při chůzi s vyloučením zrakové kontroly, pokud jde jedinec pomalým tempem (průměrná odchylka  $52.6 \pm 12.4^\circ$ ) než když běží (průměrná odchylka  $14.6 \pm 9.2^\circ$ ) – viz Obrázek 7.



**Obrázek 7.** Velikost odchylky od přímého směru při pomalé chůzi a běhu (Brandt et al., 1999)

Obrázek znázorňuje graf, který má na svislé ose velikost odchylky v úhlových stupních a na vodorovné ose dvě situace – pomalou chůzi a běh. Tečka v krabicovém grafu znázorňuje průměrnou hodnotu odchylky, vodorovné čáry 25., 50. a 75. percentil, čáry nad a pod boxy 5. a 95. percentil a křížky minimum a maximum. Je zde vidět rozdíl mezi situací pomalé chůze a běhu.



### 3 CÍLE A HYPOTÉZY

Cílem práce je shrnout poznatky týkající se vestibulárního aparátu a jeho role při řízení chůze o pomalém, preferovaném a rychlém tempu. Práce dále podrobněji zpracovává téma řízení chůze v kontextu současných zobrazovacích studií a prací sledujících provedení chůze po galvanické a rotační stimulaci vestibulárního systému.

Cílem experimentu je zjistit dopad redukce senzorického (zrakového) vstupu na schopnost udržení přímého směru chůze před a po rotační stimulaci vestibulárního aparátu. Dalším cílem je zhodnotit, jestli je možné potvrdit, že po rotační stimulaci vestibulárního systému má rychlost chůze vliv na schopnost udržení přímého směru, a jestli se liší výsledky mladší a starší skupiny.

**H1:** Při chůzi s vyloučením zrakové kontroly se budou v mladší skupině při všech rychlostech statisticky významně lišit hodnoty odchylek od přímého směru chůze před a po rotační stimulaci vestibulárního aparátu.

**H2:** Při chůzi s vyloučením zrakové kontroly se budou ve starší skupině při všech rychlostech statisticky významně lišit hodnoty odchylek od přímého směru chůze před a po rotační stimulaci vestibulárního aparátu.

**H3:** Po rotační stimulaci budou mezi odchylkami od přímého směru chůze při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu u obou skupin statisticky významné rozdíly.

**H4:** Po rotační stimulaci se bude v mladší skupině statisticky významně lišit odchylka od přímého směru chůze při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu.

**H5:** Po rotační stimulaci se bude ve starší skupině statisticky významně lišit odchylka od přímého směru chůze při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu.

**H6:** Po rotační stimulaci se budou odchylky od přímého směru pomalé chůze, rychlé chůze a běhu mladší skupiny statisticky významně lišit od odchylek starší skupiny.

## 4 METODIKA

### 4.1 Výběr testovaných osob

Testování se zúčastnilo celkem 45 osob – skupina mladších jedinců - 10 mužů a 20 žen ve věku 21 – 30 let (průměrný věk  $24.7 \pm 2.05$  let) a skupina starších jedinců - 8 mužů a 7 žen ve věku 41 – 55 let (průměrný věk  $45.4 \pm 4.27$  let) - viz Tabulka 1. Anamnesticky byla vyloučena onemocnění týkající se muskulo-skeletálního aparátu (operace typu implantace totální endoprotézy kyčelního kloubu apod.), nervového systému (poruchy rovnováhy, polyneuropatie, epilepsie atd.) a kardio-respiračního systému, která by mohly ovlivnit či omezit schopnost volné chůze a splnění testovaných úkolů.

pohlaví	skupina	počet	procento
muži	mladší	10	33.3
ženy	mladší	20	66.7
muži	starší	8	53.3
ženy	starší	7	46.7

Tabulka 1. Testování jedinci – počet a pohlaví

### 4.2 Provedení experimentu

#### 4.2.1 Umístění, pomůcky

Měření probíhalo v prostředí Fakultní nemocnice Motol v dobře osvětlené postranní podzemní chodbě (šíře 308 cm). Ve středu chodby byla čarou (pomocí lepicí pásky šíře 2 cm) vytyčena trasa 10 m s označením začátku a konce trasy. Změření odchylky napomáhala i naznačená čtvercová síť tvořená dlaždicemi (15x15 cm) chodby.

Kromě vyznačené trasy byla k měření využita kancelářská otáčecí židle (zajištěná proti posunům stabilně v prostoru) s područkami, pásma, kamera a šátek na zavázání očí.

#### 4.2.2 Průběh experimentu

##### Chůze s vyloučením zrakové kontroly

V první fázi byla testována chůze o pomalém a rychlém tempu a běh (lehký klus) s vyloučením zrakové kontroly. Před samotným testováním byl jedinci nad oči zavázán šátek a byl instruován,

aby se, až bude vyzván, podíval na cíl, zakryl si oči a šel udaným tempem až do povelu „STOP“ (u běhu „3-2-1-STOP“) směrem k cíli. Kromě toho byla provedena ukázka chůze. Pomalá chůze byla připodobněna kadenci 1 krok/1 s, rychlou chůzi a běh (pomalý klus s letovou fází) absolvovali jedinci podle sebe a ukázky. Během celého testování byli jedinci doprovázeni a jištěni (bez dotyku) vyšetřujícím tak, aby byla zajištěna jejich bezpečnost. Testování bylo ukončeno dosažením cíle (10 m), či v místě, kde by při odchýlení se z trasy následoval kontakt se zdí chodby. Po ukončení byl jedinec zbaven zakrytí očí (prevence pádu) a vyzván, aby setrval na místě, než bude změřena odchylka z přímého směru trasy. Průběh experimentu byl v rámci osobní dokumentace zaznamenáván na videokameru a dále dodatečně hodnocen z videozáznamu. Experiment dokumentuje Obrázek 8.



**Obrázek 8.** Chůze s vyloučením zrakové kontroly

### **Chůze s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci vestibulárního labyrintu**

Podobným způsobem probíhala druhá a hlavní fáze testování, při níž byla vyšetřována chůze s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci. Aby trasa nebyla zcela stejná, obrátil se při tomto testování její začátek a cíl. Jedinci byli opět jištěni vyšetřujícím.

Po vyslechnutí instrukcí týkajících se průběhu experimentu a zopakování ukázky tempa chůze byla korigována startovní pozice. Jedinec se posadil na otočnou židli, opřel si záda o opěradlo a horní končetiny o područky. Hlava mu byla převedena do anteflexe 30°, aby se laterální

polokruhovitě kanálky nacházely v horizontální rovině, a nad oči mu byl uvázan šátek na jejich zakrytí. Testovaný byl vyzván, aby udržel nastavenou pozici a překřížil dolní končetiny tak, aby se nedotýkaly ani podlahy ani židle. V této pozici absolvoval 5 rotací o rychlosti 360°/s s otevřenýma očima (pohled očí ve směru nastavení hlavy).

Směr rotací (po nebo proti směru chodu hodinových ručiček) byl volen náhodně, u jedné osoby však zůstal stejný po celou dobu testování - přehled směru rotace ukazuje Tabulka 2. Po rotační stimulaci byl testovaný instruován, aby vstal (pokud bylo potřeba, byla srovnána startovní pozice), podíval se na cíl (páskou označený konec trasy), zakryl si oči, a šel k cíli požadovaným tempem (pomalu, rychle, běh). Na konci trasy nebo v místě, kde by jedinci hrozil kontakt se zdí chodby, následoval povel STOP (u běhu 3-2-1 STOP). Po něm měl testovaný zastavit, odkryt si oči a vyčkat změření odchylky z trasy. Průběh experimentu byl opět v rámci osobní dokumentace zaznamenáván na videokameru a dokumentuje ho Obrázek 9. Z důvodu prevence nežádoucích vegetativních reakcí v odpovědi na rotační stimulaci byl pokus o dané rychlosti (pomalu, rychle nebo běh) proveden jednou a mezi jednotlivými testováními byl vložen prostor pro odpočinek (5 minut).

směr rotace	skupina	počet	procento
po	mladší	14	46.7
proti	mladší	16	53.3
po	starší	7	46.7
proti	starší	8	53.3

**Tabulka 2.** Náhodně volený směr rotace



**Obrázek 9.** Příprava na rotační stimulaci, chůze po stimulaci

### **Subjektivní hodnocení**

Hned po testování všech tří rychlostí chůze s vyloučením zrakové kontroly a následně po testování chůze s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci byla testovaným položena otázka:

„Jak byste na základě subjektivních pocitů (z hlediska stability) ohodnotil/a jednotlivé rychlosti (tempa) chůze na škále od 1 do 10 (1 - nejlepší, 10 - nejhorší)?“

Kromě subjektivního hodnocení a odchylky byly zaznamenány i osobní údaje (iniciály, pohlaví, datum narození).

### **Měření odchylky od přímého směru trasy**

Odchylka byla měřena jako spojnice středu opěrné baze testovaného s čarou označující trasu (kolmo na vyznačenou trasu). Druhým měřeným údajem byla vzdálenost, kterou jedinec na trase ušel (pokud dorazil do cíle, bylo to 10 m). Z těchto údajů pak byla vypočtena pomocí goniometrických funkcí odchylka vyjádřená v úhlových stupních.

## **4.3 Statistická analýza**

Naměřená data (uvedená v Tabulkách 12 a 13 v Příloze 1) byla statisticky zpracována v programu Microsoft Office Excel a Statistica. Statistické zpracování bylo provedeno analýzou

rozptylu (ANOVA) a na ni navazujícím Fischerovým (LSD) testem, a jeho výsledky jsou níže rozpracovány.

Po testování přítomnosti odlehlých hodnot musela být pro výraznou odlišnost odchylky při pomalé chůzi po rotační stimulaci ze skupiny mladších jedinců vyřazena jedna žena, tudíž se počet jedinců mladší skupiny snížil na 29. U mladší skupiny se tak změnil průměrný věk z  $24.7 \pm 2.05$  let na  $24.8 \pm 2.06$  let, klesl počet žen na 19 a počet jedinců rotovaných po směru (hodinových ručiček) na 13.

V programu Microsoft Office Excel byly dále zpracovány hodnoty subjektivního hodnocení, které udávali jedinci na stupnici 1 - 10 hned po absolvování všech tří rychlostí chůze s vyloučením zrakové kontroly a následně i po absolvování všech tří rychlostí chůze po rotační stimulaci.

## 5 VÝSLEDKY

### 5.1 Popisná statistika

pomalá chůze	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-1.11	-0.14
-95% CI	-3.49	-3.45
95% CI	1.28	3.17
SD	6.01	7.02

**Tabulka 3.** Pomalá chůze - před rotací

pomalá chůze	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-14.71	0.2
- 95% CI	-19.98	-7.12
95% CI	-9.45	7.53
SD	12.31	17.01

**Tabulka 4.** Pomalá chůze - po rotaci

rychlá chůze	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-0.79	-0.67
-95% CI	-1.92	-2.24
95% CI	0.33	0.9
SD	2.88	3.24

**Tabulka 5.** Rychlá chůze - před rotací

rychlá chůze	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-4.99	-1.88
-95% CI	-8.5	-6.76
95% CI	-1.48	3
SD	10.22	7.37

**Tabulka 6.** Rychlá chůze - po rotaci

běh	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-0.11	0.06
-95% CI	-1.07	-1.27
95% CI	0.85	1.4
SD	2.31	3.01

**Tabulka 7.** Běh - před rotací

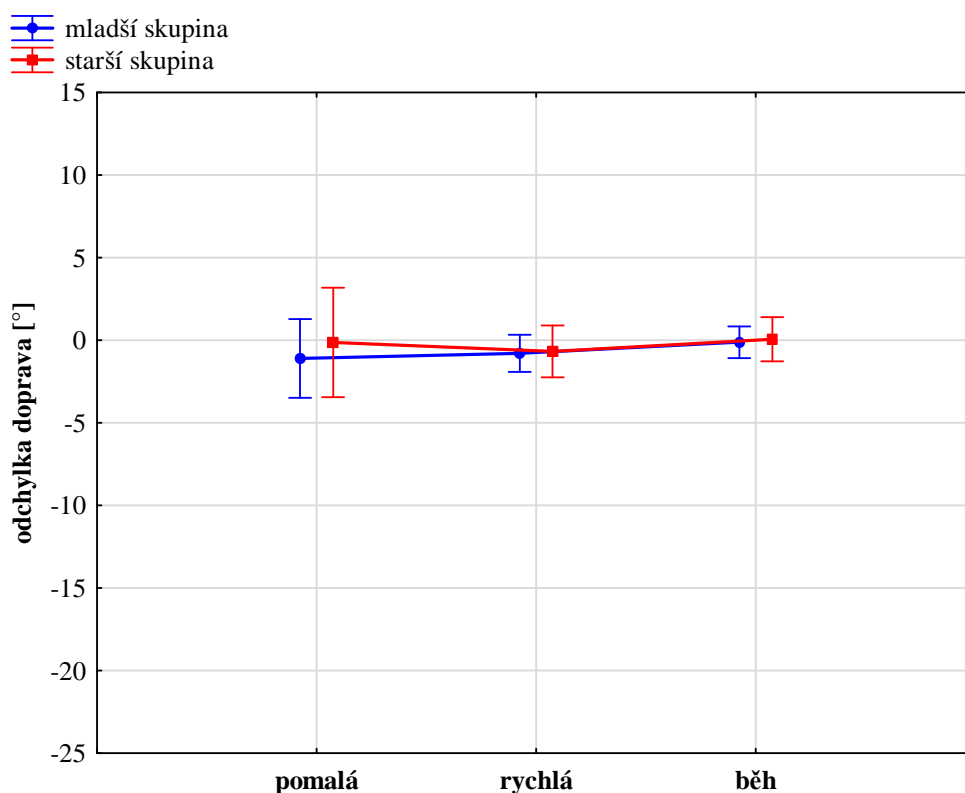
běh	mladší (n=29)	starší (n=15)
průměrná odchylka (°)	-5.24	-2.3
-95% CI	-8.31	-6.57
95% CI	-2.16	1.97
SD	8.42	7.75

**Tabulka 8.** Běh - po rotaci

Tabulky 3, 5 a 7 zobrazují hodnotu průměrné odchylky v úhlových stupních, interval spolehlivosti (95% CI) a jeho horní (+95% CI) a dolní (-95% CI) mez a směrodatnou odchylku (SD) při pomalé chůzi, rychlé chůzi

a běhu s vyloučením zrakové kontroly (před rotační stimulací) u mladší i starší skupiny. Kladné hodnoty vyjadřují odchylku doprava a záporné doleva.

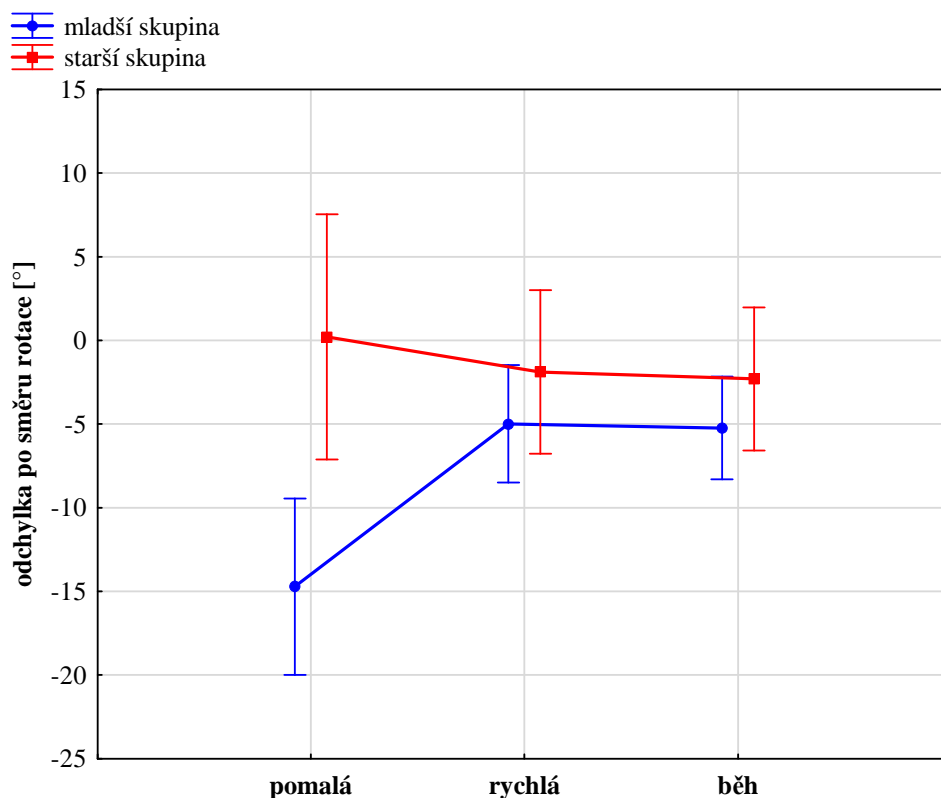
Tabulky 4, 6 a 8 zobrazují hodnoty průměrné odchylky, meze 95% CI a SD při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci u mladší i starší skupiny. Kladná hodnota znamená po statistickém zpracování, že se jedinec odchýlil ve směru rotace a záporná, že se odchýlil ve směru opačném ke směru rotace. Například při rotaci po směru hodinových ručiček neboli doprava, bude odchylka doprava nabývat kladné hodnoty a odchylka doleva záporné hodnoty.



**Graf 1.** Velikost průměrné odchylky a 95% CI při chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly – před rotační stimulací

Graf znázorňuje průměrné hodnoty odchylek v úhlových stupních a horní a dolní mez 95% CI (svislé úsečky) při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly u obou skupin – mladší i starší. Kladné hodnoty značí odchylku od přímého směru doprava a záporné doleva. Z grafu lze vidět, že v hodnotách průměrných odchylek mezi skupinami a ani mezi jednotlivými rychlostmi není výrazný rozdíl.





**Graf 2.** Velikost průměrné odchylky a 95% CI při chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci

Druhý graf znázorňuje průměrné hodnoty odchylek a horní a dolní mez 95% CI při chůzi (pomalé a rychlé) a běhu s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci u obou skupin. Kladné hodnoty představují odchylku ve směru rotace, záporné proti směru rotace. Z grafu lze vidět, že u obou skupin se při rychlé chůzi a běhu a při pomalé chůzi u mladší skupiny objevují záporné průměrné hodnoty odchylek, což naznačuje, že se jedinci vychylovali ve směru opačném ke směru rotace. Dále je vidět rozdíl mezi průměrnou odchylkou při pomalé chůzi a odchylkami při rychlé chůzi a běhu u mladší skupiny. U starší skupiny se takový výrazný rozdíl nevyskytuje.

### Subjektivní hodnocení

skupina	pomalá ( $\pm$ SD)	rychlá ( $\pm$ SD)	běh ( $\pm$ SD)
mladší (n = 29)	4.93 $\pm$ 2.03	3.52 $\pm$ 2.16	3.66 $\pm$ 1.99
starší (n = 15)	4.53 $\pm$ 2.45	3.27 $\pm$ 1.67	3.6 $\pm$ 2.35

**Tabulka 9.** Subjektivní hodnocení – chůze s vyloučením zrakové kontroly (před stimulací)

Tabulka zobrazuje průměrné hodnoty a směrodatné odchylky subjektivního hodnocení pomalé chůze, rychlé chůze a běhu před rotační stimulací u mladší i starší skupiny.

skupina	pomalá ( $\pm$ SD)	rychlá ( $\pm$ SD)	běh ( $\pm$ SD)
mladší (n = 29)	6.76 $\pm$ 2.13	5.38 $\pm$ 2.03	5.83 $\pm$ 2.58
starší (n = 15)	5.33 $\pm$ 2.79	4.6 $\pm$ 1.99	5.07 $\pm$ 2.91

**Tabulka 10.** Subjektivní hodnocení – chůze s vyloučením zrakové kontroly po rotační stimulaci

Tabulka zobrazuje průměrné hodnoty a směrodatné odchylky subjektivního hodnocení pomalé chůze, rychlé chůze a běhu po rotační stimulaci u mladší i starší skupiny.

## 5.2 Výstupy ANOVA testu a Fisherova (LSD) testu

Pro zjištění rozdílů mezi proměnnými (odchylkami při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu u starší a mladší skupiny před a po rotační stimulaci) byl použit ANOVA test s využitím hladiny významnosti  $p < 0.05$ . Test prokázal významné rozdíly mezi některými proměnnými. Aby se zvýraznily mezi-skupinové rozdíly naznačené v ANOVA testu a mohly být zhodnoceny hypotézy, byl ANOVA test doplněn o Fisherův test, který přímo vyhodnotil rozdíly mezi konkrétními proměnnými.

				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1	ml	před	p		0.856	0.563										
2	ml	před	r	0.856		0.691								p - r - b		
3	ml	před	b	0.563	0.691									před – po		
4	ml	po	p	0				0	0					mladší-starší		
5	ml	po	r		0.016		0		0.888							
6	ml	po	b			0.004	0	0.888								
7	st	před	p	0.7							0.823	0.934				
8	st	před	r		0.961					0.823		0.759				
9	st	před	b			0.945				0.934	0.759					
10	st	po	p				0			0.886					0.382	0.295
11	st	po	r					0.217			0.611			0.382		0.862
12	st	po	b						0.244			0.324	0.295	0.862		

**Tabulka 11.** LSD test – hodnoty p (hladiny významnosti)

Tabulka znázorňuje p hodnoty pro rozdíly mezi odchylkami v různých situacích – ukazuje, jak statisticky významné jsou mezi odchylkami v jednotlivých situacích rozdíly. Vyplněná jsou pouze pole týkající se problematiky práce - srovnání pomalá chůze (p) versus rychlá chůze (r) versus běh (b), srovnání před rotační stimulací (před) a po rotační stimulaci (po) a srovnání mladší skupina (ml) versus starší skupina

(st). Červeně jsou označeny hladiny významnosti, které byly nižší než 0.05, neboť v testu byla použita hladina významnosti  $p < 0.05$ .

Z testu můžeme vyvodit následující:

- V mladší skupině se statisticky významně liší odchylky chůze před a po rotační stimulaci ve všech rychlostech – při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu.
- Ve starší skupině se neobjevují statisticky významné rozdíly mezi odchylkami před a po rotační stimulaci ve všech rychlostech – při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu.
- V mladší skupině se statisticky významně liší odchylka po rotační stimulaci při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu po rotační stimulaci.
- Ve starší skupině se neobjevují statisticky významné rozdíly mezi odchylkami po rotační stimulaci při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu.
- Odchylky po rotační stimulaci při rychlé chůzi a běhu se od sebe statisticky významně neliší ani v jedné ze skupin.
- Mladší a starší skupina se od sebe statisticky významně liší pouze v odchylce po rotační stimulaci při pomalé chůzi.
- Odchylky při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly (bez stimulace) se od sebe statisticky významně neliší ani v jedné ze skupin.

## 6 DISKUZE

Problematika zabývající se řízením posturální stability během chůze, kontrolou rychlosti chůze a úlohou sensorických informací je komplexní a složitá, i proto existuje řada různých teorií zpracovávajících řízení lokomoce.

Brandt et al. (1999) ve svém experimentu, kdy využili rotační stimulaci labyrintu, prokázali, že k větší odchylce od přímého směru chůze dochází při pomalé chůzi než při běhu. Získané výsledky vysvětlili pomocí existence automatických lokomočních programů (na spinální úrovni), které při rychlejším tempu potlačí sensorické vstupy, jež mají destabilizující efekt.

Wang et al. (2010) však nesouhlasí s tím, že by automatické programy měly být spinálního původu. Domnívají se, že spinální okruh není schopen zajistit požadavky pro posturální kontrolu, které s sebou nese bipedální lokomoce. Lidské míšň generátory lokomočních vzorců hrají během chůze významnou roli. Kromě nich jsou ale pro řízení chůze důležité i supraspinální oblasti (Wang et al., 2008). Hamacher et al. (2015) uvádějí, že existuje tzv. přímá a nepřímá lokomoční dráha. Hypotetizuje se o tom, že by se přímá dráha uplatňovala hlavně při řízení ustálené (automatizované) lokomoce a nepřímá dráha při řízení k cíli orientované (specificky cílené) a modulované lokomoce (Fougère et al., 2010). Bohužel data, která by přesně srovnala řízení automatizované a kontrolované cílené lokomoce podle Hamachera et al. (2015) zatím chybí.

Brandt et al. (1999) v souladu s teorií automatických lokomočních programů dále uvádějí, že sensorické vstupy by mohly být při vyšší rychlosti lokomoce inhibovány také na kortikální úrovni. Zobrazení PET poukázalo na možnost reciproční inhibiční vizuálně vestibulární interakce, při které může být vestibulární vstup potlačen, aby bylo zajištěno adekvátní vnímání pohybu (Brandt et al., 1998).

V naší práci jsme mimo studie Brandta et al. (1999) vycházeli i z dalších prací, které udávají, že se liší uplatnění vestibulární informace při nižších a vyšších rychlostech chůze. Čerpali jsme hlavně ze studií využívajících GVS (Fitzpatrick et al., 1999; Jahn et al., 2000) a fMRI (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b).

Fitzpatrick et al. (1999) i Jahn et al. (2000) se shodují na tom, že při vyšší rychlosti bipedální lokomoce má GVS menší efekt a tedy méně naruší chůzi. Fitzpatrick et al. (1999) testovali chůzi s vyloučením zrakové kontroly (k předem stanovenému cíli, kdy měl jedinec možnost vizuální kontroly cíle) a zahájením GVS se startem chůze. Jejich výsledky ukázaly, že k největší odchylce od přímého směru trasy (průměrně o  $26.3 \pm 17^\circ$ ) docházelo během třetího kroku chůze o nižší

kadenci (52 kroků/min). Zatímco průměrná hodnota odchylky při chůzi o vyšší kadenci (104 kroků/min) byla při třetím kroku významně nižší ( $19.0 \pm 10.3^\circ$ ). Jahn et al. (2000) testovali podobným způsobem chůzi o frekvenci 1 Hz a běh o frekvenci 3 Hz. U všech jedinců měla GVS větší efekt na odchylku od přímého směru při pomalé chůzi než při běhu. Kromě toho všichni testovaní jedinci subjektivně vnímali jako jednodušší udržet rovnováhu při běhu.

Ze studií využívajících fMRI vyplývá, že při lokomoci (chůzi a běhu v představě) oproti stoji a lehu (v představě) dochází k deaktivaci v oblastech mozkové kůry, které reprezentují vestibulární a somatosenzorický systém. Výrazná deaktivace byla spojena zejména s představou běhu (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b). Autoři uvádí, že k těmto změnám došlo za účelem zabránění interakce optimalizovaného lokomočního programu se sensorickým vstupem, který by mohl program narušit (Jahn & Zwergal, 2010). Změny byly dány do souvislosti i s tzv. inhibiční vizuo-vestibulární interakcí (Fougère et al., 2010) neboli upřednostněním zrakové informace před informací vestibulární.

Na základě uvedených poznatků jsme se rozhodli provést experiment, ve kterém se zaměříme na posouzení role sensorických a hlavně vestibulárních informací při různých rychlostech chůze. Pro stimulaci labyrintu jsme využili rotační stimulaci. Brandt et al. (1999) využívají tuto stimulaci ve své studii, kde sledují odchylky od přímého směru chůze s vyloučením zrakové kontroly po 10 rotacích o rychlosti  $360^\circ/\text{s}$ . Délku trasy (10 m) jsme v našem testování zachovali, šířka trasy byla 3.08 m. Rotační stimulací labyrintu jsou drážděny zejména laterální polokruhové kanálky, proto byla pozice jedince (vsedě na židli) upravena tak, aby hlava byla v anteflexi  $30^\circ$  a laterální kanálky se nacházely v rovině otáčení. Ke stimulaci jsme na rozdíl od Brandta et al. (1999) využili pouze 5 rotací o rychlosti  $360^\circ/\text{s}$  se zakrytím očí až při stoji a po krátkém zaměření pohledu na cíl. Když jsme v rámci testování metodiky zkoušeli aplikovat 10 rotací se zakrytím očí bez možnosti podívat se na cíl, docházelo u jedinců k výrazným vegetativním reakcím. Brandt et al. (1999) sledovali hodnoty odchylek při pomalé chůzi a běhu po rotační stimulaci u 10 zdravých mladých jedinců. My jsme se rozhodli testování rozšířit ještě o hodnocení odchylek při rychlé chůzi po rotační stimulaci a odchylek při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly (po vizuální kontrole cíle trasy), abychom mohli hodnotit přesněji efekt rotační stimulace. Testovali jsme zároveň dvě skupiny jedinců, mladší a starší, a porovnávali jejich výsledky. Kromě odchylek jsme zaznamenávali i subjektivní hodnocení jedinců a kvalitu provedení (z videozáznamu). Subjektivní hodnocení se týkalo „pocitu“ stability při chůzi před stimulací a po rotační stimulaci. Jedinci měli vždy po absolvování všech rychlostí na stupnici 1 – 10 (1 - nejlepší, 10 – nejhorší) ohodnotit všechny tři situace.

Při chůzi s vyloučením zrakové kontroly byly odchylky hodnoceny tak, že kladná hodnota znamenala směr doprava a záporná doleva. V Tabulkách 3, 5 a 7 a na Grafu 1 je vidět, že průměrné hodnoty odchylek dosahují u obou skupin převážně záporných, ale nule blízkých hodnot. To značí, že se jedinci odchylovali více, ale ne výrazně, doleva.

Mackrous & Simoneau (2011) uvádějí, že se při chůzi orientujeme v prostředí zejména prostřednictvím integrace zrakových a vestibulárních vstupů či dominantně pomocí zrakového vstupu. Podle našich výsledků dokázala většina testovaných dojít s vyloučením zrakové kontroly do cíle trasy s relativně malou odchylkou. Fitzpatrick et al. (1999) zmiňují, že pokud se cíl nenachází příliš daleko, dokáže si mozek vytvořit plán a dojít k němu i s vyloučením zrakové kontroly. Ostatní sensorické systémy, především vestibulární a somatosenzorický, tudíž musí mít k dispozici strategie, kterými funkci zraku nahradí (Reynard & Terrier, 2015; Deshpande & Zhang, 2014, Mackrous, & Simoneau, 2011). Domníváme se, že CNS byl schopen si po krátkém pohledu na cíl vytvořit plán a na situaci vyloučení zrakové kontroly byl dobře adaptován. Díky tomu docházelo pouze k malým odchylkám od přímého směru a rozdíly mezi odchylkami při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zraku nebyly v mladší i starší skupině statisticky významné.

V kvalitě provedení jsme shledali drobný rozdíl mezi nižší a vyšší rychlostí lokomoce. Při pomalé chůzi se u 5 osob (3 z mladší a 2 ze starší skupiny) objevila lehká nejistota v prostoru s balancováním, opatrnějším umístováním nohou a mírným flektováním horních končetin. To by mohlo naznačovat větší roli sensorického feedbacku při pomalé chůzi a horší schopnost uvedených jedinců vyrovnat se s vyloučením dominantně užívané zrakové kontroly. Z důvodu obav z běhu za vyloučení zraku měli jedinci zejména ke konci trasy v několika případech (3 z mladší a 3 ze starší skupiny) tendenci dávat horní končetiny lehce před sebe nebo do strany. Vyšší průměrné hodnoty u mladší i starší skupiny dosáhlo subjektivní hodnocení pomalé chůze:  $4.93 \pm 2.03$  a  $4.53 \pm 2.45$  a podobných průměrných hodnot dosahovala hodnocení rychlé chůze (mladší:  $3.52 \pm 2.16$ , starší:  $3.27 \pm 1.67$ ) a běhu (mladší:  $3.66 \pm 1.99$ , starší:  $3.6 \pm 2.35$ ). Jelikož subjektivní hodnocení nebylo podrobena detailnější statistické analýze, je otázkou, na kolik jsou tyto rozdíly významné.

Výsledky ukázaly, že rotační stimulace měla u mladší skupiny efekt - odchylky od přímého směru pomalé i rychlé chůze a běhu s vyloučením zrakové kontroly po rotaci se statisticky významně lišily od odchylek před rotací. Tímto byla přijata první hypotéza práce.

I když hodnoty průměrných odchylek při chůzi s vyloučením zrakové kontroly před stimulací (pomalá chůze:  $-1.11^\circ$ , rychlá chůze:  $-0.79^\circ$  a běh:  $-0.11^\circ$ ) a hodnoty po stimulaci (pomalá chůze:  $-14.71^\circ$ , rychlá chůze  $-4.99^\circ$  a běh  $-5.24^\circ$ ) nemůžeme úplně porovnávat, je naznačeno, že při chůzi po rotační stimulaci jsou odchylky většího rozsahu.

Jedincům byla před vyloučením zrakové kontroly opět umožněna vizuální kontrola cíle. Ze získaných výsledků je patrné, že tentokrát krátká zraková informace nestačila k tomu, aby se vytvořil plán, který by stejně úspěšně (jako při chůzi s vyloučením zraku) umožnil dosažení cíle. Domníváme se, že vestibulární informace hraje u mladších jedinců určitou roli při pomalé i rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly. V souladu s tím Péruch et al. (2011) uvádějí, že pacienti s vestibulární lézí mají problémy s detekcí a odhadem pohybu těla ve tmě.

Kennedy et al. (2005) navodil pomocí kombinace prizmatických čoček a GVS při chůzi sensorický konflikt a ukázal, že vestibulární signál má sice během chůze menší váhu než zrakový vstup, ale není úplně utlumen. CNS má totiž schopnost tzv. inhibiční reciproké interakce sensorických informací, která mu umožňuje dát sensorickým vstupům různou váhu, aby se v případě rozporuplnosti vzájemně nerušily a převážil ten nejdůvěryhodnější. Díky ní „váží“ i vstupy zrakové a vestibulární v rámci tzv. vizuo-vestibulární interakce (Zwergal et al., 2012).

Při lokomoci s vyloučením zrakové kontroly závisí prostorová orientace zejména na vestibulárních a somatosenzorických vstupech a jejich integraci. Může být ovlivněna i vstupem sluchovým, který jsme se během experimentu snažili eliminovat. Nicméně určitá sluchová informace mohla v důsledku doprovodu a jištění testovaného vzniknout. Na výsledcích mladších jedinců je vidět, že při vyloučení zrakové kontroly a změněné signalizaci z vestibulárního systému nedokážou zbylé vstupy (a hlavně somatosenzorický) adekvátně zajistit udržení přímého směru chůze a to zejména při pomalé chůzi. V mladší skupině se totiž lišila ( $p < 0.05$ ) odchylka od přímého směru chůze po rotační stimulaci při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu po stimulaci, čímž byla přijata čtvrtá hypotéza práce. Z grafu 2 a tabulkových hodnot (tabulky 4, 6, 8) vidíme, že průměrná odchylka při pomalé chůzi po stimulaci dosahuje zápornější (tedy v daném kontextu vyšší) hodnoty než odchylky při běhu a rychlé chůzi po stimulaci.

Výsledky mladší skupiny jsou v souladu se závěry studií využívajících rotační stimulaci (Brandt et al.) a GVS (Fitzpatrick et al., 1999, Jahn et al., 2000), které uvádí, že po stimulaci dochází při pomalé chůzi k větším a při běhu či rychlé chůzi k menším odchylkám od přímého směru chůze. Na základě toho se domníváme, že uplatnění vestibulární a somatosenzorické informace se během různých rychlostí lokomoce liší.

Integrace vestibulárního a somatosenzorického vstupu nastává, jak uvádějí Bent et al. (2004b) a Zwergal et al. (2012), zejména ve fázi dvojí opory a umožňuje, aby vestibulární informace přispěla ke změně trajektorie nohou (Bent et al., 2004b). Jelikož se při rychlé chůzi zkracuje doba stojné fáze a běh je o fázi dvojí opory ochuzen, mohl by i to být důvod, proč je redukováno využití sensorické informace při vyšší rychlosti chůze.

Schniepp et al. (2012) uvádí, že u pacientů s oboustrannou vestibulární poruchou i cerebelární ataxií se při preferovaném tempu chůze neobjevila výrazná variabilita v době kroku. Zatímco pacienti s oboustrannou vestibulární poruchou měli vyšší variabilitu při pomalé chůzi, pacienti s cerebelární ataxií měli vyšší variabilitu při pomalé i rychlé chůzi. Získané výsledky interpretují autoři pomocí konceptu rychlostně závislé sensorické integrace. Podle něj je sensorická zpětná vazba využívána k balanční kontrole hlavně při pomalé chůzi, zatímco rychlé chůze je dosaženo prostřednictvím vysoce automatizovaných centrálních generátorů lokomočních vzorců ve spinální míše, řízených cerebelárními pacemakery. Při poruše mozečku je narušena jak sensorická integrace, tak funkce cerebelárního pacemakeru a v rychlostech mimo preferované tempo se objevuje vyšší časová variabilita chůze (Schniepp et al., 2012). Preferované tempo chůze by mělo být takové, ke kterému je systém jedince mechanicky uzpůsoben, a které přináší nízkou úroveň variability, minimální spotřebu energie a vysokou míru adaptability chůze. Mimo toto tempo musí být pohyb aktivněji kontrolován. Ukazuje se, že při volbě a optimalizaci tempa chůze se uplatňují jak mechanismy „mechanické“ vycházející z teorie dynamických (lokomočních) vzorců, tak funkce cerebelárního pacemakeru při regulaci variability chůze v sagitální rovině (Jordan et al., 2007).

Hamacher et al. (2015) se domnívají, že je mozeček odpovědný za modulaci rychlosti chůze. Na fMRI se mozeček v oblasti středové linie aktivoval jak při představě chůze preferovaným tempem (Wagner et al., 2008), tak při představě běhu (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b). Při běhu (v představě) se objevovala až 6x větší aktivace než při chůzi a stojí (v představě) (Jahn et al., 2004). Na základě toho Schniepp et al. (2012) usuzují, že funkce mozečkového pacemakeru je maximálně uzpůsobená pro vysoké rychlosti chůze.

Z hlediska kortikální aktivity se na zobrazení fMRI při chůzi (v představě) objevila nízká aktivace roztroušená přes různé korové oblasti (zejména ve shlucích v premotorických korových oblastech). Rozmanitost této aktivace byla ještě výraznější při běhu (v představě). Variabilita byla připisována také rozdílným strategiím v provedení běhu a chůze jedinců (Jahn et al., 2004). Hamacher et al. (2015) zase zmiňují, že při rychlé chůzi je aktivnější prefrontální kortex, což má pravděpodobně sloužit k rozlišení významných od nevýznamných stimulů.



Rozdíl mezi odchylkami při běhu a rychlé chůzi po rotační stimulaci u mladší skupiny v našem testování nebyl statisticky významný. Mohly se na tom podílet i obavy z běhu s vyloučením zrakové kontroly, které se u jedinců objevovaly, i přes to, že byli v průběhu celého experimentu jistě vyšetřujícím. Jednalo se zejména o pomalý klus - rychlejší než rychlá chůze a s letovou fází. Některým jedincům se nemuselo podařit obě varianty adekvátně odlišit, a proto se nemusel objevit statisticky významný rozdíl. Cappellini et al. (2006) uvádí, že běh a chůze jsou považovány za dva odlišné módy lokomoce s nápadně rozdílnou mechanikou a energetikou. Záznamy o tom, jak probíhá řízení při běhu, jsou k dispozici zatím hlavně z fMRI. Podle nich by se při běhu (v představě) měly ještě méně uplatnit somatosenzorické a vestibulární informace, a měl by být nejvíce aktivován mozeček – oproti představě chůze a stoje (Jahn et al., 2004; Jahn et al., 2008a; Jahn et al., 2008b). Je ale pravdou, že na fMRI nebyla hodnocena představa chůze rychle.

Když porovnáme naměřené průměrné odchylky po stimulaci u mladší skupiny (29 osob) – pomalá chůze:  $-14.71 \pm 12.31^\circ$ , běh:  $-5.24 \pm 8.42^\circ$  s odchylkami, které ve skupině 10 mladých dobrovolníků získal testováním Brandt et al. (1999) - pomalá chůze:  $52.6 \pm 12.4^\circ$ , běh:  $14.6 \pm 9.2^\circ$ , shodujeme se pouze v tom, že je mezi odchylkami při pomalé chůzi a běhu rozdíl. Brandt et al. (1999) neuvádějí, že by hodnotili směr odchylky, proto jsou jejich hodnoty pouze kladné.

Odchylky od přímého směru po rotační stimulaci (Tabulky 4, 6 a 8) jsou v naší práci po statistickém zpracování uvedeny v kladných hodnotách, pokud byly ve směru shodném se směrem rotace a naopak. Peitersen (1974) uvádí, že osoba se spontánním nebo vyvolaným periferním vestibulárním nystagmem se během chůze vpřed s vyloučením zrakové kontroly odchyluje obvykle ve směru pomalé složky nystagmu. Pokud by byl nystagmus vyvolán stimulací rotační, měl by být podle Shumway-Cook & Woollacott (2007) post-rotací nystagmus ve svém směru opačný k nystagmu vestibulárnímu (během rotace). Pomalá složka by tedy bila ve směru rotace, tudíž by i odchylka od přímého směru měla být ve směru rotace.

Primárně nebyl směr odchylek cílem testování, nicméně v naší práci vyšly průměrné odchylky v mladší skupině vždy jako záporné – proti směru rotace. U několika jedinců se však objevovaly i odchylky kladné. Variabilní byla odpověď ve starší skupině a to zejména při pomalé chůzi, kdy 8 jedinců mělo odchylku po směru rotace a 7 proti směru rotace.

Peitersen (1974) uvádí testování Unterbergera a Fukudy. Podle Unterbergera nemohlo být při testování odchylky při chůzi na místě dosaženo po rotační stimulaci konzistentního směru otáčení. Přesné parametry využití při rotační stimulaci ale nejsou uvedeny. Při Fukudově testování se naopak jedinci po rotační stimulaci  $2 \times 360^\circ$  při chůzi na místě odchylovali (otáčeli) ve směru

rotace a při silnější stimulaci – 10 x 360° se odchylovali v opačném směru. V našem testování jsme využili 5 rotací a hodnotili jsme chůzi v prostoru, nikoliv chůzi na místě. Výsledky nicméně svědčí pro to, že mladší jedinci reagovali na rotační stimulaci při pomalé chůzi (nejvyšší využití sensorického feedbacku) odchylkou proti směru rotace, tedy jako na silnější stimulaci ve Fukudově studii. Zatímco u starších jedinců se objevovala odchylka jak ve směru rotace (8 jedinců), tak proti směru rotace (7 jedinců). Domníváme se, že reakce (odchylka) mladších jedinců souvisí s vyšší citlivostí vestibulárního aparátu na stimulaci a menšími rozdíly mezi jedinci ve skupině. Naopak u starších jedinců by se mohly projevit rozdíly ve stavu sensorických systémů (včetně vestibulárního systému) spojené se změnami probíhajícími v rámci procesu stárnutí a díky tomu rozdílná reakce na rotační stimulaci.

Zajímavé dále bylo, že u některých jedinců obou skupin došlo k odchylce na odlišnou stranu při pomalé a rychlé chůzi, i když rotace byla provedena na stejnou stranu. Vypadalo to, jako by byla volena odlišná strategie pro pomalou a rychlou chůzi či běh. Peitersen (1974) uvádí výsledky Wodaka, který zjistil, že po kalorické (studené) stimulaci a rotační stimulaci (10 rotací o 360°, po dobu 20 s) se jedinci odchylojí ve směru pomalé komponenty nystagmu, pouze když jdou pomalu. Během rychlé chůze byly odchylky nekonstantní.

Ve starší skupině se při testování neobjevily statisticky významné rozdíly mezi odchylkami před a po stimulaci při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu (a druhá hypotéza tak nemohla být přijata). Zvažovali jsme, zda pro starší jedince nebylo složité provést už samotnou chůzi s vyloučením zraku. Nicméně mezi odchylkami při všech rychlostech chůze s vyloučením zrakové kontroly starších a mladších jedinců nebyly statisticky významné rozdíly.

U starší skupiny se od sebe statisticky významně nelišily ani odchylky při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu po rotační stimulaci, čímž nemohly být třetí a pátá hypotéza práce přijaty. Domníváme se, že k získaným výsledkům mohly přispět změny sensorických systémů účastníků se na řízení lokomoce. Tyto změny, které probíhají v rámci stárnutí, mohly být u vybraných jedinců starší skupiny na různém stupni. Jediné, v čem se od sebe lišila ( $p < 0.05$ ) mladší a starší skupina, byla odchylka při pomalé chůzi po rotační stimulaci (čímž i šestá hypotéza práce nemohla být přijata). Právě při pomalé chůzi by se sensorický feedback měl uplatnit nejvíce.

Stárnutí je individuální proces a neprobíhá úplně stejně ani u dvou jedinců (Kauffman & Schulte, 2007), ani z hlediska změn jednotlivých orgánů a systémů (Kalvach, 2004). Domníváme se, že se vzrůstajícím věkem se mohou více prohlubovat rozdíly mezi jedinci například z hlediska balančních schopností, stavu sensorických systémů, fyzické zdatnosti atd.

Vzhledem k tomu, že se u starších jedinců vždy v různé míře vyskytoval větší rozptyl hodnot odchylek (širší 95% intervaly spolehlivosti), mohl tento rozptyl stejně jako menší počet jedinců (15) zasáhnout do výsledků. Nejvýraznější byla rozdílná reakce starších jedinců na rotační stimulaci při pomalé chůzi. Díky ní se objevily kladné i záporné odchylky a průměrná hodnota odchylky při pomalé chůzi po rotaci se tak přiblížila nule. Kvůli vyšší variabilitě odpovědí při pomalé chůzi po rotaci se odchylky při této chůzi pravděpodobně nemohly lišit ani od odchylek při rychlé chůzi a běhu po rotaci. Významné rozdíly mezi odchylkami před a po stimulaci se nemusely projevit i kvůli tomu, že jedinci vykazovali po stimulaci v různé míře kladné a záporné odchylky ve všech rychlostech, (v největší míře při pomalé chůzi). Na menším počtu jedinců se pak mohla jakákoliv variabilita více zvýraznit.

Variabilita mezi jedinci mohla vzniknout náhodným výběrem netypické populace s velkými inter-individuálními rozdíly anebo se na ní mohlo podílet odlišné tempo stárnutí s preferencí různých sensorických modalit (somasenzorická informace) či různým stupněm změn sensorických systémů. V souvislosti s těmito změnami se nabízí i otázka, zda pět rotací podráždilo (různě citlivý) labyrint všech jedinců stejně, a zda se právě proto neobjevila variabilita strategií zvládnutí chůze po rotační stimulaci.

Stejně jako ve studii Jahna et al. (2000) nevyšel v naší práci statisticky významný rozdíl mezi odchylkou po rotační stimulaci při pomalé chůzi a běhu. Autoři prováděli u 10 zdravých dobrovolníků rotační stimulaci labyrintu (10 rotací, 360°/s) s vyloučením zrakové kontroly, po které hodnotili odchylku při pomalém tempu (1 Hz) a běhu (3 Hz) 10 kroků na místě. Mezi jedinci byl poměrně široký věkový rozptyl (23 – 59 let, průměrný věk 32 let) a rozdíly v odpovědi na stimulaci. Průměrné odchylky při chůzi a běhu na místě se ale od sebe nakonec významně nelišily.

Výsledky experimentu naznačily, že posouzení vlivu vzrůstajícího věku na reakci na rotační stimulaci (a na využití vestibulární a ostatních sensorických informací během chůze) by bylo zajímavé. Nicméně by bylo potřeba vykonat další experimenty a studie, jejichž výsledky bychom mohli se získanými daty srovnat.

K určitému zkreslení směru odchylek (a zejména menších) mohl přispět i způsob měření odchylky. Hodnocena byla vždy konečná odchylka – na místě, kde jedinec trasu ukončil, ať už předčasně nebo v cíli trasy. V případě jedinců s latero-laterálními výchylkami z přímého směru trasy bylo někdy hodnocení diskutabilní. Nicméně v daných podmínkách a situaci, kdy měly být výsledky vzájemně porovnatelné, nebylo přesnější hodnocení možné.

Při chůzi s vyloučením zrakové kontroly se objevily malé latero-laterální odchylky u 3 osob. Po rotační stimulaci byla odchylka na jednu stranu, vykompenzovaná druhostrannou odchylkou v různé míře u 7 osob (5 z mladší, 2 ze starší skupiny) při rychlé chůzi, u 5 osob (3 z mladší a 2 ze starší skupiny) při běhu a 1 osoby při pomalé chůzi (starší skupina). Při pomalé chůzi se 3 osoby (2 z mladší, 1 ze starší skupiny) oddálily z trasy na jednu stranu a během trasy se zase vrátily, čímž snížily hodnotu své odchylky. Zajímavé je, že se objevovaly osoby, které měly k latero-laterálním odchylkám větší tendenci. Pokud se latero-laterální odchylky vyskytly, bylo to zejména při rychlé chůzi a běhu po stimulaci. Stranové odchylky jedincům ale většinou umožnily dojít až do cíle trasy nebo aspoň dál než při pomalé chůzi.

Dále se při pomalé chůzi po stimulaci v různé míře u většiny osob jevil nejnápadnější problém s umístováním nohou v prostoru. Objevovaly se různé strategie - zkrácení kroku, zavravorání (vždy vykompenzované) spojené se zvýšením polohy horních končetin či odchylka od přímého směru trasy. Sledované jevy by mohly svědčit pro to, že nejvíce je vestibulární informace využívána právě během pomalé chůze, kdy hraje roli i v umístování dolních končetin (Bent et al., 2004b). Při rychlé chůzi i běhu se problémy s umístováním dolních končetin objevovaly podstatně méně. Z běhu i rychlé chůze s vyloučením zrakové kontroly po rotaci měli někteří jedinci obavy a zvláště ke konci trasy měli tendenci dávat ruce před sebe - při rychlé chůzi (5 jedinců mladší skupiny, 4 jedinci starší skupiny) a při běhu (3 osoby starší skupiny, 4 jedinci mladší skupiny).

Při chůzi po stimulaci zůstalo u mladší skupiny o trochu vyšší průměrné subjektivní hodnocení pomalé chůze:  $6.76 \pm 2.13$ , průměrná hodnocení rychlé chůze ( $5.38 \pm 2.03$ ) a běhu ( $5.83 \pm 2.58$ ) byla zase lehce nižší a podobná. Ve starší skupině se k sobě více přiblížila průměrná hodnocení pomalé chůze ( $5.33 \pm 2.79$ ) a běhu ( $5.07 \pm 2.91$ ) a hodnocení rychlé chůze bylo lehce nižší ( $4.6 \pm 1.99$ ). Výsledky subjektivního hodnocení jsou i bez podrobnější statistické analýzy zajímavé, ale je nutno dodat, že zejména po stimulaci byla u jednotlivců hodnocení velmi rozdílná. I přes vysvětlení, že má být hodnocena stabilita, došlo u mnohých (a zejména ve starší skupině) k horšímu hodnocení běhu kvůli obavám, který z něj jedinci měli, i když ho často zvládali dobře.

## 7 ZÁVĚRY

Bipedální lokomoce je z hlediska řízení složitý proces, kterého se účastní řada struktur CNS. Důležitou roli hraje také sensorický feedback, kdy proces integrace sensorických informací pomáhá přizpůsobit chůzi podmínkám konkrétního prostředí. Literatura uvádí, že při řízení pomalé chůze by se ve větší míře měla uplatnit integrace sensorických informací (tedy i informace vestibulární). Řízení rychlé chůze i běhu by mělo být naopak spojeno s automatickými lokomočními programy a potlačením nadbytečných sensorických informací, které by programy narušovaly. CNS zároveň disponuje schopností vybrat nejdůvěryhodnější vstup, na který se v daných podmínkách systém při chůzi především spoléhá. Nejčastěji je v rámci vizuo-vestibulární inhibiční interakce vybrán jako dominantní vstup zrakový. Pokud není dostupný, měl by být systém schopen více využít ostatních vstupů.

V experimentální části práce byla u dvou skupin – mladší ( $n = 29$ , průměrný věk:  $24.8 \pm 2.06$  let, 21 – 30 let) a starší ( $n = 15$ , průměrný věk:  $45.4 \pm 4.27$  let, 41 – 55 let) - testována nejprve pomalá chůze, rychlá chůze a běh s vyloučením zrakové kontroly a poté všechny situace po rotační stimulaci (5 rotací,  $360^\circ/s$ ). Statistické zpracování nám zprostředkovalo následující závěry:

- Rozdíly mezi odchylkami při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly (před stimulací) byly v obou skupinách statisticky nevýznamné.
- V mladší skupině se při všech rychlostech chůze s vyloučením zrakové kontroly statisticky významně lišily hodnoty odchylek od přímého směru chůze před a po rotační stimulaci vestibulárního aparátu, čímž mohla být přijata první hypotéza práce.
- Ve starší skupině se při všech rychlostech chůze s vyloučením zrakové kontroly neobjevily statisticky významné rozdíly mezi hodnotami odchylek od přímého směru chůze před a po rotační stimulaci vestibulárního aparátu a druhá hypotéza tak nemohla být přijata.
- Po rotační stimulaci nebyly mezi odchylkami od přímého směru chůze při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu u obou skupin statisticky významné rozdíly, čímž nemohla být přijata třetí hypotéza.
- V mladší skupině se po rotační stimulaci lišila ( $p < 0.05$ ) odchylka od přímého směru při pomalé chůzi od odchylek při rychlé chůzi a běhu. Čtvrtá hypotéza práce tedy mohla být přijata.

- Ve starší skupině se po rotační stimulaci odchylka od přímého směru chůze při pomalé chůzi statisticky významně nelišila od odchylek při rychlé chůzi a běhu, tudíž pátá hypotéza nemohla být přijata.
- Po rotační stimulaci se odchylky od přímého směru rychlé chůze a běhu mladší skupiny statisticky významně nelišily od odchylek starší skupiny. Jediný statisticky významný rozdíl mezi starší a mladší skupinou byl v odchylce při pomalé chůzi po rotační stimulaci. Na základě toho nemohla být šestá hypotéza přijata.

Výsledky práce ukázaly, že u mladších jedinců má rotační stimulace efekt na odchylku od přímého směru chůze s vyloučením zrakové kontroly. U jedinců mladší skupiny se dále liší odchylka od přímého směru při pomalé chůzi po rotační stimulaci od odchylek při rychlé chůzi a běhu po stimulaci. Ve skupině starších jedinců se odchylky před a po stimulaci ani odchylky při různých rychlostech chůze po stimulaci od sebe významně neliší. Jedinci starší skupiny reagují na rotační stimulaci jinak než jedinci mladší skupiny, ale významně se od sebe skupiny liší pouze v odchylce při pomalé chůzi po rotační stimulaci. K ověření a zdůvodnění rozdílů mezi mladší a starší skupinou a posouzení vlivu vzrůstajícího věku na odpovědi na rotační stimulaci by bylo potřeba vykonat další experimenty a studie, které by mohly problematiku práce dále rozšířit.

## 8 REFERENČNÍ SEZNAM

- Bent, L., R., McFadyen, B., J., Merkley, V., F., Kennedy, P., M. & Inglis, J., T. (2000). Magnitude effects of galvanic vestibular stimulation on the trajectory of human gait. *Neuroscience Letters*, 279 (3), 157-160.
- Bent, L., R., Inglis, J., T. & McFadyen, B., J. (2002). Vestibular contributions across the execution of a voluntary forward step. *Experimental Brain Research*. 143 (1), 100-105.
- Bent, L., R., Inglis, J., T. & McFadyen, B., J. (2004a). Is the use of vestibular information weighted differently across the initiation of walking? *Experimental Brain Research*, 157 (4), 407-416.
- Bent, L., R., Inglis, T. & McFadyen, B., J. (2004b). When is vestibular information important during walking? *Journal of Neurophysiology*, 92 (3), 1269-1275.
- Brandt, T., Bartenstein, P., Janek, A. & Dieterich, M. (1998). Reciprocal inhibitory visual-vestibular interaction – Visual motion stimulation deactivates the parieto-insular vestibular cortex. *Brain*, 121 (9), 1749-1758.
- Brandt, T., Strupp, M. & Benson J. (1999). You are better off running than walking with acute vestibulopathy. *The Lancet*, 354 (No. 9180), 746.
- Cappellini, G., Ivanenko, Y., P., Poppele, R., E. & Lacquaniti, F. (2006). Motor patterns in human walking and running. *Journal of Neurophysiology*, 95 (6), 3426-3437.
- Cohen, H., S. & Sangi-Haghepeykar, H. (2011). Walking speed and vestibular disorders in a path integration task. *Gait & Posture*, 33 (2), 211-213.
- Curthoys, I., S. & MacDougall, H., G. (2012). What galvanic vestibular stimulation actually activates. *Frontiers in Neurology*, 3 (117), 1-5.
- Della-Justina, H., M., Gamba, H., R., Lukasova, K., Nucci-da-Silva, M., P., Winkler, A., M. & Amaro, E. (2015). Interaction of brain areas of visual and vestibular simultaneous activity with fMRI. *Experimental Brain Research*, 233 (1), 237-252.
- Deshpande, N. & Patla, A., E. (2005). Dynamic visual-vestibular integration during goal directed human locomotion. *Experimental Brain Research*, 166 (2), 237-247.

- Deshpande, N. & Zhang, F. (2014). Trunk, head, and step characteristics during normal and narrow-based walking under deteriorated sensory conditions. *Journal of Motor Behavior*, 46 (2), 125-132.
- Dilda, V., Morris, T., R., Yungher, D., A., MacDougall, H., G. & Moore, S., T. (2014). Central adaptation to repeated galvanic vestibular stimulation: implication for pre-flight astronaut training. *Plos One*, 9 (11), 1-7.
- Dingu, N., Deumens, R. & Taccola, G. (2015). Electrical stimulation able to trigger locomotor spinal circuits also induces dorsal horn activity. *Neuromodulation: Technology at the Neural Interface*, 19 (1), 38-46.
- England, S., A & Granata, K., P. (2007). The influence of gait speed on local dynamic stability of walking. *Gait & Posture*, 25 (2), 172-178.
- Fitzpatrick, R., C., Wardman, D., L. & Taylor, J., L. (1999). Effects of galvanic vestibular stimulation during human walking. *Journal of Physiology*, 517 (3), 931-939.
- Fougère, C., Zwergal, A., Rominger, A., Förster, S., Fesl, G., Dieterich, M., Brandt, T., Strupp, M., Bartenstein, P. & Jahn, K. (2010). Real versus imagined locomotion: A [18F]-FDG PET-fMRI comparison. *NeuroImage*, 50 (4), 1589-1598.
- Guertin, P., A. (2013). Central pattern generator for locomotion: anatomical, physiological, and pathophysiological considerations. *Frontiers in Neurology*, 3 (183), 1-15.
- Hain, T., C. & Helminski, J., O. (2007). Anatomy and physiology of the normal vestibular system. In S. J. Herdman (3. Ed.). *Vestibular rehabilitation* (pp. 2-18). Philadelphia: F. A. Davis Company.
- Hamacher, D., Herold, F., Wiegel, P., Hamacher, D. & Schega, L. (2015). Brain activity during walking: A systematic review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 57, 310-327.
- Hausdorff, J., M. (2005). Gait variability: methods, modeling and meaning. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 2 (19), 1-9.
- Horak, F., B. (2007). Role of vestibular system in postural control. In S. J. Herdman (3. Ed.). *Vestibular rehabilitation* (pp. 32-53). Philadelphia: F. A. Davis Company.
- Jahn, K., Strupp, M., Schneider, E., Dieterich, M. & Brandt, T. (2000). Differential effects of vestibular stimulation on walking and running. *Neuroreport*, 11 (8), 1745-1748.



Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M. & Brandt, T. (2004). Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 22 (4), 1722-1731.

Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Kalla, R., Wiesmann, M., Strupp, M. & Brandt, T. (2008a). Imaging human supraspinal locomotor centers in brainstem and cerebellum. *NeuroImage*, 39 (2), 786-792.

Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Kalla, R., Hüfner, K., Wagner, J., Strupp, M. & Brandt, T. (2008b). Supraspinal locomotor control in quadrupeds and humans. *Progress in Brain research*, 171, 353-362.

Jahn, K., Wagner, J., Deutschländer, A., Kalla, R., Hüfner, K., Stephan, T., Strupp, M. & Brandt, T. (2009). Human hippocampal activation during stance and locomotion - fMRI study on healthy, blind, and vestibular-loss subjects. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1164, 229-235.

Jahn, K. & Zwergal, A. (2010). Imaging supraspinal locomotor control in balance disorders. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 28 (1), 105-114.

Jordan, K., Challis, J., H. & Newell, K., M. (2007). Walking speed influences on gait cycle variability. *Gait & Posture*, 26 (1), 128-134.

Kalvach, Z. (2004). Zdravotní a funkční stav ve stáří. In Z. Kalvach, Z. Zadák, R. Jiráček, H. Závázalová, P. Sucharda et al. *Geriatric a gerontologie* (str. 115 – 120). Praha: Grada.

Kammermeier, S., Kleine, J. & Büttner, U. (2009). Vestibular-neck interaction in cerebellar patients. *Annals of the New York Academy of Science*, 1164, 394-399.

Karim, H., Fuhrman, S., I., Sparto, P., Furman, J. & Huppert, T. (2013) Functional brain imaging of multi-sensory vestibular processing during computerized dynamic posturography using near-infrared spectroscopy. *NeuroImage*, 74, 318-325.

Kauffman, L., T. & Schulte, J., O. (2007). Wholeness of the individual. In L. T. Kauffman, O. J. Barr & M. Moran. *Geriatric rehabilitation manual* (pp. 3-7). China: Churchill Livingstone.

Kennedy, P., M., Cressman, E., K., Carlsen, A., N. & Chua, R. (2005). Assessing vestibular contributions during changes in gait trajectory. *NeuroReport*, 16 (10), 1097-1100.

- Mackrous, I. & Simoneau, M. (2011). Visuo-vestibular interaction: Predicting the position of a visual target during passive body rotation. *Neuroscience*, 195, 45-53.
- O'Kane, F., W., McGibbon, C., A. & Krebs, D., E. (2003). Kinetic analysis of planned gait termination in healthy subjects and patients with balance disorders. *Gait & Posture*, 17 (2), 170-179.
- Peitersen, E. (1974). Measurement of vestibulo-spinal responses in man. In Kornhuber, H., H. *Vestibular system part 2: Psychophysics, applied aspects and general interpretations* (pp. 267-278). Berlin: Springer – Verlag.
- Péruch, P., Lopez, C., Redon-Zouiteni, C., Escoffier, G., Zeitoun, A., Sanjuan, M., Devèze, A., Magnan, J. & Borel, L. (2011). Vestibular information is necessary for maintaining metric properties of representational space: evidence from mental imagery. *Neuropsychologia*, 49 (11), 3136-3144.
- Purves, D., Augustine, G., J., Fitzpatrick, D., Hall, W., C., LaMantia, A.-S., McNamara, J., O., J. & Williams, S., M. (2004). *Neuroscience* (3rd Ed.). Sunderland, Massachusetts USA.: Sinauer Associates, Inc.
- Reynard, F. & Terrier, P. (2015). Role of visual input in the control of dynamic balance: variability and instability of gait in treadmill walking while blindfolded. *Experimental Brain Research*, 233 (4), 1031-1040.
- Rutka, J., A. (2004). Physiology of the vestibular system. In Roland P., S. & Rutka, J., A. *Ototoxicity* (pp. 20-27). London: BC Decker Inc.
- Schniepp, R., Wuehr, M., Neuhaeuser, M., Kamenova, M., Dimitriadis, K., Klopstock, T., Strupp, M., Brandt, T. & Jahn, K. (2012). Locomotion speed determines gait variability in cerebellar ataxia and vestibular failure. *Movement Disorders*, 27 (1), 125-131.
- Schniepp, R., Wuehr, M., Huth, S., Pradhan, C., Schlick, C., Brandt, T. & Jahn, K. (2014a). The gait disorder in downbeat nystagmus syndrome. *Plos One*, 9 (8), 1-7.
- Schniepp, R., Wuehr, M., Schlick, C., Huth, S., Pradhan, C., Dieterich, M., Brandt, T. & Jahn, K. (2014b). Increased gait variability is associated with the history of falls in patients with cerebellar ataxia. *Journal of Neurology*, 261 (1), 213-223.

Shumway-Cook, A. & Woollacott, M., H. (2007). *Motor control: Translating research into clinical practice* (3rd. Ed.). Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.

Stephan, T., Deutschländer, A., Nolte, A., Schneider, E., Wiesmann, M., Brandt, T. & Dieterich, M. (2005). Functional MRI of galvanic vestibular stimulation with alternating currents at different frequencies. *NeuroImage*, 26 (3), 721-732.

Suzuki, M., Miyai, I., Ono, T., Oda, I., Konishi, I., Kochiyama, T. & Kubota, K. (2004). Prefrontal and premotor cortices are involved in adapting walking and running speed on the treadmill: an optical imaging study. *NeuroImage*, 23 (3), 1020-1026.

Tashiro, M., Itoh, M., Fujimoto, T., Fujiwara, T., Ota, H., Kubota, K., Higuchi, M., Okamura, N., Ishii, K., Berezcki, D. & Sasaki, H. (2001). <sup>18</sup>F-FDG PET mapping of regional brain activity in runners. *Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 41 (1), 11-17.

Toyomura, A., Shibata, M. & Kuriki, S. (2012). Self-paced and externally triggered rhythmical lower limb movements: A functional MRI study. *Neuroscience Letters*, 516 (1), 39-44.

Vrabec, P., Lischkeová, B., Světlík, M. & Skřivan, J. (2002). *Rovnovážný systém I - obecná část*. Praha: Triton.

Wagner, J., Stephan, T., Kalla, R., Brückmann, H., Strupp, M., Brandt & T., Jahn, K. (2008). Mind the bend: cerebral activations associated with mental imagery of walking along a curved path. *Experimental Brain Research*, 191 (2), 247-255.

Wang, C., Wai, Y., Kuo, B., Yeh, Y.-Y. & Wang, J. (2008). Cortical control of gait in healthy humans: an fMRI study. *Journal of Neural Transmission*, 115 (8), 1149-1158.

Wuehr, M., Schniepp, R., Ilmberger, J., Brandt, T. & Jahn, K. (2013). Speed-dependent temporospatial gait variability and long-range correlations in cerebellar ataxia. *Gait & Posture*, 37 (2), 214-218.

Zwergal, A., Linn, J., Xiong, G., Brandt, T., Strupp, M. & Jahn, K. (2012). Aging of human supraspinal locomotor and postural control in fMRI. *Neurobiology of Aging*, 33 (6), 1073-1084.

## 9 PŘÍLOHY

### Příloha č. 1 – Naměřená data

os.	M/Ž	věk	pomalá (°)	rychlá (°)	běh (°)	rotace	pomalá (°)	rychlá (°)	běh (°)
1	M	23	-2.99	1.27	2.86	po	5.78	0	1.4
2	M	27	2.99	-1.4	-0.13	proti	10.91	3.5	1.46
3	M	26	-4.13	0.13	3.88	proti	13.35	13.34	8.23
4	M	27	-0.51	2.29	0.25	po	0.95	-3.24	-9.63
5	M	26	0.06	-1.85	-1.27	proti	27.05	23.4	19.59
6	M	26	5.02	-2.23	0	po	-17.32	9.27	-2.48
7	M	21	9.83	-2.04	2.74	po	-21.91	-15.28	-11.33
8	M	27	-8.36	-0.83	-1.78	proti	-9.29	-7.79	3.56
9	M	27	3.82	0.38	-5.02	po	-22.75	-19.07	-22.15
10	M	26	4.77	-1.59	-2.99	proti	10.36	6.72	10
11	Ž	24	-6.47	-9.04	-4.13	proti	24.54	0.51	-1.91
12	Ž	25	-7.48	-4.07	-3.24	proti	11.62	-0.64	8.94
13	Ž	23	3.31	-1.34	1.15	po	-7.04	6.41	-1.27
14	Ž	29	7.35	1.15	1.85	po	-20.91	-6.85	-11.38
15	Ž	23	-3.82	-3.94	-0.32	proti	14.11	-7.6	-12.75
16	Ž	25	6.16	2.99	2.86	po	-43.93	-17.26	3.82
17	Ž	24	-12.1	-1.59	1.46	proti	15.07	6.85	-2.23
18	Ž	30	-6.6	4.26	-1.59	po	-30.17	-14.82	-13.89
19	Ž	23	4.13	-0.25	-1.4	po	60.08	5.78	1.72
20	Ž	23	2.35	4.83	0.32	proti	24.32	11.38	-10.03
21	Ž	23	-1.59	-2.35	-2.29	po	-13.19	-12.53	-4.13
22	Ž	24	-4.13	1.02	1.72	proti	14.2	-4.89	7.6
23	Ž	25	-2.04	-2.86	1.78	proti	33.3	18.42	12.41
24	Ž	23	-4.58	-2.16	0	po	-18.61	-1.65	-0.45
25	Ž	23	0	-2.23	-2.16	proti	-8.12	6.41	7.41
26	Ž	23	-1.65	1.97	0.51	proti	13.82	-20.58	-0.13
27	Ž	25	-9.21	-3.94	1.59	po	-21.14	-5.59	-3.5
28	Ž	23	-8.42	-2.86	-2.42	proti	0.83	0.32	-1.85
29	Ž	23	-5.4	1.15	2.67	po	-18.63	0.95	-4.58
30	Ž	24	11.74	1.85	-1.59	proti	1.78	15.82	21.95

**Tabulka 12.** Naměřená data – odchylka od přímého směru u mladší skupiny

Tabulka znázorňuje získaná data – věk, pohlaví, směr rotace a hodnotu odchylky od přímého směru v úhlových stupních při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu s vyloučením zrakové kontroly před (levá strana tabulky) i po rotační stimulaci labyrintu. Kladná hodnota značí, že se jedinec odchyloval směrem doprava, záporná, že se odchyloval směrem doleva. Uveden je i směr rotace – po nebo proti směru chodu hodinových ručiček. Červená hodnota značí osobu, která byla vyřazena z důvodu odlehle hodnoty odchylky při pomalé chůzi po rotační stimulaci.

os.	M/Ž	věk	pomalá (°)	rychlá (°)	běh (°)	rotace	pomalá (°)	rychlá (°)	běh (°)
31	M	51	-8.79	-3.56	-5.52	po	2.04	-6.91	1.27
32	M	47	6.85	-0.57	0.25	proti	-6.97	-5.90	6.47
33	M	43	9.24	-3.69	0.64	proti	-12.71	-4.89	-0.89
34	M	42	-8.17	0	4.83	po	-20.53	-12.80	-12.39
35	M	55	4.01	-4.07	-3.62	proti	-34.02	-15.92	-16.82
36	M	41	4.45	-0.64	5.65	proti	5.97	-1.02	-1.85
37	M	47	5.78	0.51	0.57	po	15.33	5.40	-4.96
38	M	41	-6.85	0.13	-0.70	po	-15.18	-2.29	-6.22
39	Ž	48	-1.46	-2.29	-0.89	proti	-13.24	6.35	4.83
40	Ž	50	-10.31	2.04	1.53	proti	15.24	1.53	-5.27
41	Ž	46	1.08	4.20	-1.08	po	2.35	-5.90	-16.31
42	Ž	44	-8.17	7.04	3.12	proti	-20.58	4.39	3.05
43	Ž	41	-1.02	-3.24	0.45	po	-6.97	-9.29	-3.94
44	Ž	44	0.32	-1.34	-3.37	proti	25.59	6.22	-2.48
45	Ž	41	10.97	-4.58	-0.95	po	-14.70	-5.71	-4.89

**Tabulka 13.** Naměřená data – odchylka od přímého směru u starší skupiny

V tabulce je uvedeno pohlaví a věk testovaných a hodnoty odchylek od přímého směru v úhlových stupních při pomalé chůzi, rychlé chůzi a běhu - nalevo před rotační stimulací, vpravo po rotační stimulaci. Uveden je i směr rotace - po nebo proti směru hodinových ručiček. Kladná hodnota značí odchylku doprava, záporná doleva.

## 10 SEZNAM ZKRATEK

ANOVA – analýza rozptylu

b - běh

CI – konfidenční interval, interval spolehlivosti

CLR – cerebelární (mozečková) lokomoční oblast

CNS – centrální nervový systém

fMRI – funkční magnetická rezonance

GVS – galvanická vestibulární stimulace

M – muž

ml – mladší skupina

MLR – mezencefalická lokomoční oblast

Os. - osoba

p – pomalá chůze

PET – pozitronová emisní tomografie

PMRF – pontomedulární retikulární formace

PPN – pedunkulo-pontinní jádro

r – rychlá chůze

st – starší skupina

SD – směrodatná odchylka

subj. - subjektivní

SLR – subthalamická lokomoční oblast

SPECT - jednofotonová emisní výpočetní tomografie

SpinalCPG – míšní centrální generátory lokomočních vzorců

VOR – vestibulo-okulární reflex(y)

VCR – vestibulo-kolický(é) reflex(y)

VSR – vestibulo-spinální reflex(y)

Ž - žena