

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
FAKULTA TĚLESNÉ VÝCHOVY A SPORTU

**Fylogenetické souvislosti lidské lokomoce realizované  
prostřednictvím ramenního pletence**

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce:

**Doc. PaedDr. Bronislav Kračmar, CSc.**

Vypracovala:

**Lenka Ryšánková**

Praha, prosinec 2013

Prohlašuji, že jsem závěrečnou diplomovou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne

.....10.12.2013.....

podpis diplomanta

### Evidenční list

Souhlasím se zapůjčením své diplomové práce ke studijním účelům. Uživatel svým podpisem stvrzuje, že tuto diplomovou práci použil ke studiu a prohlašuje, že ji uvede mezi použitými prameny.

Jméno a příjmení:

Fakulta / katedra:

Datum vypůjčení:

Podpis:

---

## Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu práce Doc. PaedDr. Bronislavu Kračmarovi, CSc. za laskavé odborné vedení diplomové práce, cenné rady a připomínky, jež vedly k vytvoření této diplomové práce.

## **Abstrakt**

**Název:** Fylogenetické souvislosti lidské lokomoce realizované prostřednictvím ramenního pletence

**Cíle:** Deskripce fylogenetické souvislosti lidské lokomoce realizované prostřednictvím ramenního pletence

**Metody:** Studium a analýza dostupných literárních pramenů

Analyticko-syntetická komparace poznatků na současné úrovni evolučního poznání

Studium dostupných zdrojů fylogeneze lokomoce suchozemských obratlovců

**Výsledky:** Byla nalezena podobnost v základním řízení lidské bipedální lokomoce s řízením kvadrupedální lokomoce jiných živočichů a podoba specifik lidské lokomoce s lokomocí jiných primátů

**Klíčová slova:** bipedální lokomoce, kvadrupedální lokomoce, řízení lokomoce, koordinace končetin

## **Abstract**

**Title:** Phylogenetical consequences of human locomotion realized during the shoulder girdle

**Objectives:** Description of phylogenetic context of human locomotion realized through the shoulder girdle

**Methods:** Study and analysis of the available literature  
Analytic-synthetic comparison of the current knowledge of evolution  
Study of available sources of phylogeny of locomotion in terrestrial vertebrates

**Results:** It was found similarity in the basic control of human bipedal locomotion to control of quadrupedal locomotion of other animals and similarity in the specific form of human locomotion to locomotion of non-human primates

**Keywords:** Bipedal locomotion, quadrupedal locomotion, control of locomotion, interlimb coordination

## Obsah

1. Úvod .....	9
2. Současný stav bádání.....	11
3. Cíle a úkoly.....	14
4. Metodika práce .....	15
5. Deskriptivně-analytická část práce.....	16
5.1 Evoluce pletence ramenního obratlovců .....	16
5.2 Evoluční změny lokomoce při přechodu na souš.....	19
5.2.1 Vývoj končetin.....	22
5.3 Evoluční změny postavení končetin.....	23
5.4 Evoluce lokomočních strategií.....	24
5.4.1 Lokomoce bezčelistnatců.....	24
5.4.2 Lokomoce ryb .....	24
5.4.3 Lokomoce tetrapodů .....	25
5.5 Lokomoce obojživelníků.....	25
5.6 Lokomoce plazů .....	27
5.7 Lokomoce savců.....	27
5.7.1 Režimy lokomoce savců .....	28
5.7.2 Strategie volby režimu lokomoce savců .....	30
5.7.3 Charakteristika lokomoce savců .....	31
5.8 Lokomoce primátů .....	33
5.8.1 Typy lokomoce primátů.....	33
5.8.2 Odlišnosti lokomoce primátů od lokomoce ostatních savců .....	35
5.8.3 Odlišnosti lokomoce pozemních a stromových primátů.....	36
5.9 Člověk v rámci taxonomie .....	37
5.10 Vývoj bipedální lokomoce .....	38
5.10.1 Zvláštnosti lidské bipedální lokomoce .....	38
5.10.2 Bipedální lokomoce u Homininů.....	38
5.10.3 Možné důvody vzniku bipedální lokomoce.....	39
5.10.4 Modely lokomoce raných homininů .....	40
5.10.5 Teorie vzniku bipedální lokomoce .....	41
5.11 Vývoj moderního člověka .....	43

5.12	Ontogeneze lidské lokomoce .....	44
5.12.1	První trimenon .....	45
5.12.2	Druhý trimenon.....	46
5.12.3	Třetí trimenon .....	46
5.12.4	Vertikalizace do stoje a chůze .....	47
5.13	Reflexní lokomoce .....	48
5.13.1	Reflexní plazení .....	48
5.13.2	Reflexní otáčení .....	49
5.14	Bipedální lokomoce .....	49
5.15	Role horní končetiny při chůzi.....	50
5.16	Koordinace končetin .....	52
5.17	Srovnání lidské bipedální a kvadrupedální lokomoce .....	54
5.18	Srovnání lidské kvadrupedální lokomoce s lokomocí ostatních obratlovců....	54
5.19	Řízení lokomoce – generátory vzorů pohybu .....	56
5.19.1	Fylogenetický vývoj řízení lokomoce.....	57
5.19.2	Společné řízení různých forem lokomoce .....	59
5.19.3	Řízení bipedální lokomoce .....	59
5.20	Lokomoce přes pletenec ramenní.....	61
6.	Závěr.....	64
7.	Seznam literatury .....	66
8.	Seznam obrázků.....	76



## **Seznam zkratek a vybraných cizích pojmů**

CPG- Central pattern generator – generátor vzorů pohybu

endochorální kost- kost vzniklá osifikací chrupavky, která původně vznikla z vaziva

dermální kost – kost vzniklá přímou osifikací buněk vaziva ve škáře

kleitrum – kost pletence ramenního vyskytující se u ryb a obojživelníků

interklavikula - nepárová kost spojující klíční kosti

skapulokorakoid – kost s kloubní jamkou pro připojení prsní ploutve

prokorakoid – kost vyskytující se u plazů, je spojená s lopatkou a uložena anteriorně od korakoidu

zygapofýza – výběžek vybíhající z obratle na místě srůstu báze neurálních oblouků s centrem

apofomorfní znak - vývojově odvozená forma znaku nenacházející se u předka dané skupiny.

plesiomorfní znak - vývojově původní forma znaku nacházející se u předka dané skupiny

Epaxiální svaly – svaly vyvíjející se z dorzálních částí myotomů

Hypaxiální svaly – svaly vyvíjející se z ventrálních částí myotomů

# 1. Úvod

Typickou a převažující formou lokomoce člověka je bipedální chůze, která je svou podobou unikátní v rámci všech savců. Předpokládá se, že se bipedální lokomoce vyvinula z kvadrupedální lokomoce suchozemských tetrapodů. Pro bipedální chůzi je typická polarizace lokomoce ve prospěch pánevních končetin. Při chůzi pracují dolní končetiny střídavě v otevřeném a uzavřeném kinematickém řetězci. Noha v kontaktu s podložkou se stává místem opory, přes které se přenáší váha těla a od kterého je realizován odraz. Odvíjením chodidla ztrácí ploska kontakt s podložkou a noha nakračuje do další pohybové fáze kroku. Horní končetiny pracují během bipedální lokomoce pouze v otevřeném kinematickém řetězci. Přestože je pohyb horních končetin při chůzi přirozený, není pro chůzi nezbytný. Pro efektivní chůzi však nutný je.

I v ontogenezi, kdy dozrávají rámcové pohybové programy, se původní kvadrupedie transformuje do ryze individuální podoby bipedie. V průběhu prvního roku života dítěte zajišťuje pletenec ramenní primárně lokomoci. V průběhu ontogeneze je pletenec ramenní zapojen do posturálně lokomoční funkce především při plazení, lezení po čtyřech, či chůzi s oporou. Při těchto způsobech lokomoce pracuje pletenec ramenní a pánevní i v režimu uzavřeného kinematického řetězce podobně, jak je tomu v případě dolní končetiny při bipedální chůzi. Ve čtvrtém trimenonu života se pletenec ramenní osvobozuje od lokomoce, což umožňuje dokončení vývoje úchopové funkce ruky a manipulace horní končetinou.

Samostatnou kapitolou v lidské lokomoci je reflexní plazení z Vojtova principu. Ten se dotýká celé evoluce a ukazuje, že se v lidských rozvíjených pohybových programech v průběhu posturálně pohybové ontogeneze nachází primitivní forma lokomoce obratlovců, bazální kvadrupedie. Pohybový vzor reflexní plazení sice není v lidské ontogenezi přímo zakomponován, ale jeho podoby lze nalézt například ve sportovních aktivitách, především pak ve spontánním plazení. Globální pohybové vzory jsou uloženy jako předloha určité funkce.

Volná bipedální chůze je vyvrcholením posturálně pohybové ontogeneze lidského jedince. Původní lokomoční funkce pletence ramenního nemizí, je pouze překryta funkcí manipulace a úchopu. Fylogeneticky determinovaná lokomoce zajišťovaná přes pletenec ramenní není funkcí dominantní, lze ji však uplatnit v mnoha aspektech lidského života. Často bývá využívána především v různých formách sportovních a

rekreačních aktivit, kdy je lokomoce zajišťována přes pletenec ramenní. K těmto aktivitám patří například lezení na umělé stěně, plavání, pádlování, šplhání, běh na lyžích, severská chůze. Tyto aktivity umožňují přímé zapojení pletence horní končetiny do lokomoce vytvořením uzavřeného kinematického řetězce. Další uplatnění nabízí léčebná rehabilitace nebo alternativní způsoby chůze. K alternativním formám lokomoce patří např. chůze o francouzských holích, kdy se úloha horních končetin při lokomoci výrazně zvyšuje. Při chůzi o berlích dochází k zatěžování především pletence ramenního, horních končetin a trupu.

## 2. Současný stav bádání

Předpokládá se, že se bipedální lokomoce vyvinula z kvadrupedální lokomoce (Hosoido et al., 2013). Kvadrupedální lokomoce obratlovců je uskutečňována pohyby dvěma páry končetin, předním a zadním. Způsob lokomoce vychází ze společného základního vzorce kontrolujícího koordinaci předních končetin, zadních končetin a vztah mezi těmito dvěma páry končetin. Lokomoci lze rozlišovat na symetrickou, kam patří chůze a klus a asymetrickou, což je např. cval a trysk (Abourachid et al., 2007). Lokomoce primitivních tetrapodů byla pravděpodobně symetrická. To znamená, že každý pár končetin se pohybuje střídavě se stejným intervalem. Sled na jedné straně je zrcadlovým obrazem na straně druhé. U asymetrické lokomoce je časová prodleva mezi působením předních končetin odlišná od prodlevy zadních končetin. Tento způsob lokomoce je typický pro savce, protože je nejrychlejší a vyžaduje velkou přesnost v nastavení rovnováhy, je závislý na vzpřímeném stoji umožňujícím velkou délku kroku, posloupnosti opor jednotlivých chodidel a dorzoventrální flexi páteře (Gasc, 2001). Primáti pohybující se kvadrupedálně obvykle využívají diagonální sekvenci kroků, kdy dopadá na zem přední končetina na jedné straně a zadní končetina na kontralaterální straně. Oproti tomu někteří jiní savci využívají laterální sekvenci kroků, kdy se pohybuje současně přední a zadní končetina na stejné straně (Schmitt, 2003).

Lidská bipedální lokomoce, stejně jako lezení po čtyřech, jsou kvalitativně značně podobné diagonálnímu vzorci lokomoce jiných primátů. Horní končetiny se pohybují vpřed a vzad téměř ve stejný čas jako kontralaterální dolní končetiny (Webb a Sparrow, 2007). Přestože nejsou horní končetiny pro chůzi člověka nezbytné, pohyb paží během chůze je fázicky typicky sladěn s pohybem dolních končetin (Patrick et al., 2009). Ačkoliv je znakem lidí bipedální lokomoce, lidé se mohou pohybovat i po všech čtyřech končetinách. Batolata lezou po čtyřech předtím, než se začnou pohybovat bez opory horních končetin. Koordinace končetin lidí při lezení vykazuje podobné znaky jakou koordinace končetin u dalších primátů i ostatních savců. Střídavá aktivita cervikální a lumbosakrální intumescence člověka při lezení poukazuje na diagonální původ koordinace končetin v lokomoci primátů, ačkoliv lidé vykazují velkou variabilitu ve fázování končetin (MacLellan et al., 2012).

V průběhu ontogeneze člověka se lokomoce vyvíjí postupně od starších primitivních vzorů kvadrupedální lokomoce až do vertikálního bipedálního vzoru chůze (Véle, 2006). Kontrola postury a řízení lokomoce je u člověka složitá a má základy ve

fylogenezi. Během fylogeneze horní končetiny získávaly stále více manuální funkci a současně se méně účastnily posturální kontroly. Kvadrupedální stoj a chůze se změnily na bipedální stoj a chůzi. Tento posun přinesl důležitý důsledek pro posturální kontrolu, protože je spojen s podstatným snížením báze opory. Prakticky všechny části nervového systému se začaly podílet na kontrole postury (Hadders-Algra, 2005).

Během evoluce sílil vliv přímého kortikospinálního řízení současně s vývojem funkce ruky, jež se stále více specializovala. Toto řízení by mohlo nahradit fylogeneticky starší systémy, které řídí pohyby při lokomoci (Dietz, 2002). V posledních letech se však objevily důkazy, že bipedální lokomoce je založena na kvadrupedální koordinaci končetin. Nervové spojení horních a dolních končetin závisí na konkrétních požadavcích pohybu a umožňuje zapojit paže do chůze a zároveň odpojit toto spojení při volném řízení pohybu horní končetiny. Navzdory evoluci kortikospinálního řízení pohybu horní končetiny u lidí, během lokomoce tedy přetrvává kvadrupedální koordinace (Dietz, 2011). V mnoha směrech je kvadrupedální i bipedální lokomoce kontrolována stejným spinálním nervovým mechanismem. Tak jako u kvadrupedů i u lidí spojují cervikální i lumbární intumescenci dlouhé propriospinální neurony. Navíc koordinace pohybů končetin při chůzi je podobná u dospělých, dětí i kvadrupedů (Dietz & Michel, 2009). U kvadrupedů je posun předních končetin v rámci krokového cyklu o  $\frac{1}{4}$  (Griffin et al., 2004). Nicméně existují i zřetelné rozdíly, protože horní končetina primátů získala manipulační funkci. Evoluce vzpřímeného stoje a chůze ve spojení s diferenciací pohybů horní končetiny jsou základními podmínkami pro vývoj moderního člověka (Dietz a Michel, 2009).

Chůze je komplikovaný motorický úkon vyžadující koordinaci svalů končetin a trupu. Koordinační vzorce horních a dolních končetin při lidské bipedální lokomoci vykazují společné znaky s koordinací při kvadrupedální lokomoci. Dnes je existence sítě nervových buněk produkujících specifický rytmický pohyb bez vědomého úsilí a bez pomoci periferní aferentní zpětné vazby nesporná pro velké množství obratlovců. Tyto specializované nervové okruhy jsou známé jako centrální generátory vzorů pohybu (CPG – central pattern generator) (MacKay-Lyons, 2002). Motorické vzory jsou zachovány i přes značný fylogenetický odstup a morfologické rozdíly obratlovců. Podobná aktivace vzorů se nachází i u živočišných druhů, které se oddělily před více než sto miliony let. Lokomoce u lidí i jiných druhů pravděpodobně staví na společných,

převážně vrozených základech (Dominici et al., 2011). U člověka je však pochopení pohybových vzorů založeno pouze na nepřímých důkazech (Dietz, 2003).

Rytmické motorické aktivity u živočichů jsou z velké části tvořeny aktivitou CPG v míše, jež vytváří množství rozdílných lokomočních rytmů a vzorů. Pokud podobná organizace působí i u člověka, společný mechanismus nervové kontroly bude aktivní u mnoha různých rytmických pohybů končetin. Lidé používají rozmanité rytmické motorické vzorce během pozemní i vodní lokomoce při chůzi, běhu, jízdě na kole, lezení, plazení a plavání. Ukazuje se, že několik vzorů rytmického pohybu by mohlo být regulováno podobnými okruhy. Vzor kontroly patrně přísluší všeobecně všem formám rytmického pohybu horních a dolních končetin (Zehr et al., 2004). Pohyby zahrnující koordinovanou rytmickou aktivitu jednoho či obou párů končetin tak mají pravděpodobně společnou nervovou kontrolu, přestože se mechanika různých pohybů značně liší (Klimstra et al., 2009). Úzká koordinace mezi končetinami se prokázala při rozmanitých lokomočních způsobech. Koordinace mezi horními a dolními končetinami se nejspíše uskutečňuje zásluhou nervových spojení mezi cervikálními a lumbosakrálními generátory vzorů pohybu v míše (MacLellan et al., 2012). Nervové spojení mezi horními a dolními končetinami koordinuje vzorce svalové aktivity při různých způsobech lokomoce. Aktivita svalů horních i dolních končetin je dobře koordinována během chůze, lezení po čtyřech či plavání (Dietz, 2003). U některých z těchto pohybových aktivit se objevuje původní lokomoční funkce pletence ramenního, která vznikem bipedální lokomoce nemizí, pouze je zasunuta za funkci manipulace a úchopu (Véle, 2006). Lokomoční funkce pletence ramenního bývá využívána především v různých formách sportovních a rekreačních aktivit, např. plavání, běh na lyžích, nordic walking, pádlování či lezení na stěně (Kračmar et al., 2007).

### **3. Cíle a úkoly**

Téma diplomové práce zpracovává fylogenetické souvislosti lidské lokomoce a lokomoce jiných obratlovců. Východiskem práce je skutečnost, že lidská bipedální lokomoce má základ řízení společný s řízením kvadrupedální lokomoce. Pochopení obecných fylogenetických závislostí pohybu a jeho řízení je důležité v léčebné rehabilitaci, jejímž úkolem je obnova a zachování kvalitní pohybové funkce.

Cílem práce je deskripce fylogenetické souvislosti lidské lokomoce realizované prostřednictvím ramenního pletence.

Z uvedeného cíle vyplývají tyto úkoly:

1. Vyhledání, popis a srovnání evolučního vývoje lokomoce obratlovců.
2. Popis průběhu lidské ontogeneze a srovnání některých lokomočních způsobů vyskytujících se během prvního roku ontogeneze dítěte s fylogenetickým vývojem.
3. Stanovení role horní končetiny v lidské lokomoci.
4. Srovnání lidské lokomoce s lokomocí jiných obratlovců.
5. Aplikace získaných poznatků na způsoby lidské lokomoce, při kterých má pletenec ramenní lokomoční funkci.

## 4. Metodika práce

Práce je analyticko-syntetickou komparací poznatků na současné úrovni evolučního poznání. Nebyl prováděn žádný experiment, pouze bylo využito dílčích experimentů, jejichž výsledky jsou v práci citovány a zobecněny.

Metody práce:

- studium pramenů a odborné literatury
- analýza kvadrupedální a bipedální lokomoce dle světově dostupných zdrojů
- analýza dosavadních experimentů
- syntéza souboru současně dostupných poznatků o kvadrupedii a bipedii vybraných suchozemských obratlovců v kontextu s neurofyziologickými aspekty lidské motoriky
- zobecnění a formulace závěrů



## 5. Deskriptivně-analytická část práce

### 5.1 Evoluce pletence ramenního obratlovců

Adaptace živočichů ke způsobu lokomoce může být považovaná za hlavní proces během evoluce. Tato adaptace vyplývá z interakce mezi tvarem těla a pohybovým vzorem. To znamená, že živočichové produkují pohyb podle jejich tvaru těla a tvar těla je přizpůsoben typu pohybu. Opakování tohoto procesu přináší „hladší“ pohybový vzor a „lepší“ tvar těla (Hase et al., 2004).

Pletenec ramenní spojuje přední končetinu s osovou kostrou u všech suchozemských obratlovců s párovými předními končetinami. Struktura pletence a jeho poloha vzhledem k osově kostře se výrazně měnila během evoluce obratlovců. Podle současných i vymřelých druhů obratlovců je zřejmé, že od vzniku pletence ramenního a předních končetin u bezčelistnatců se pletenec postupně posouval posteriorně a směrem od lebky (McGonnell, 2001).

Ačkoliv párové končetiny jsou specializací čelistnatých obratlovců (Gnathostomata), jejich počátky sahají až k bezčelistnatcům (Agnatha). Podle fosilních nálezů, první výskyt párových ploutví se objevil u Anaspidy, jedné z vyhynulých skupin bezčelistnatců vyvíjející se minimálně před 450 miliony let. Avšak chybí důkaz, že by tyto ploutve byly připojeny k osově kostře; vnitřní kostra těchto ploutví, pokud nějaká existovala, není známa (Coates a Cohn, 1998). Nejstarší důkazy přítomnosti párových prsních ploutví s primitivní vnitřní kostrou vykazuje skupina Osteostraci. Tato skupina bezčelistnatců vykazuje propojení kostry předních ploutví s hlavovým štítem. Hlavový štít se skládá z dermálních plátů, ze kterých se pravděpodobně vyvinuly části ramenního pletence. Tuto teorii podporuje experimentální embryologie, která dokazuje, že ramenní pletenec pochází z mesodermu (McGonnell, 2001).

Párové končetiny jsou specializací čelistnatých obratlovců a jejich předků (Coates a Cohn, 1998). U čelistnatých ryb, tedy kostnatých ryb (osteochthytes) a paryb (chondrichthytes) je pletenec ramenní umístěn na zadním okraji lebky. U ryb se skládá z několika částí. Skapulokorakoid, kde se nalézá kloubní jamka pro skloubení s kostrou ploutve, je obklopen několika velkými dermálními kostmi, dorzálně jsou posttemporale a postkleitrum, jež upevňují pletenec k lebce, a ventrálně kleitrum, klavikula a interklavikula. Kostra lopatky paryb je redukována pouze na skapulokorakoid tvořený zvápenatělou chrupavkou (McGonnell, 2001). Břišní ploutve, ve srovnání s prsními,

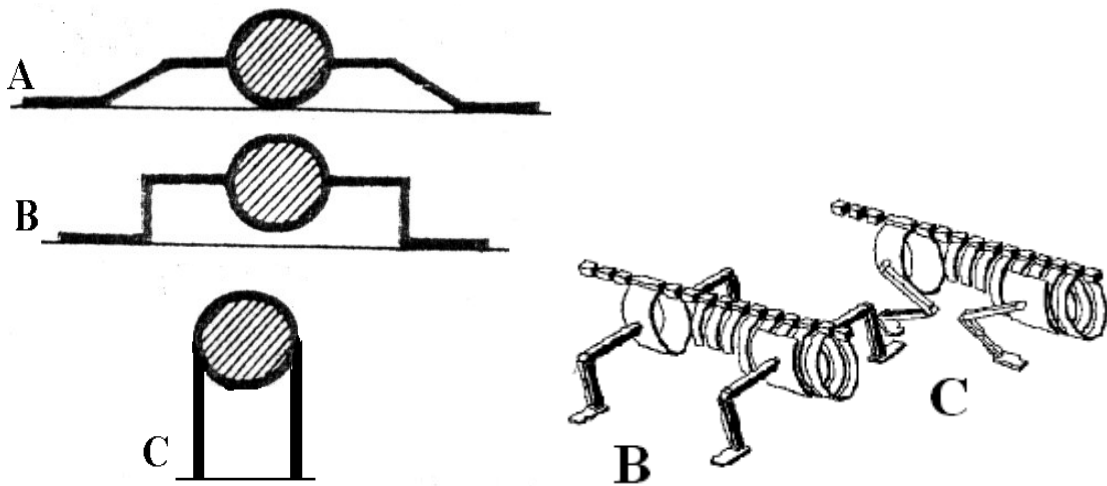
jsou menší a anatomicky jednodušší. Navíc není znám případ, kdy by pánevní končetiny byly homologní s hrudními (Coates a Cohn, 1998).

První změna mezi pletencem ramenním a hlavou zřejmě proběhla u obojživelníků. Důsledkem přechodu na souš bylo větší působení váhy na končetiny, ale i nutnost rozvinutí schopnosti orientace. Rozdílné působení sil při pohybu na souši přineslo značné změny ve skladbě pletenců. Zánikem žáber a skřelí se vytvořil prostor, následně proběhla přeměna prvních hrudních obratlů v nový typ obratlů, v obratle krční, a pletenec ramenní byl přesunut více posteriorně. Největší změnou anatomie ramenního pletence obojživelníků byla ztráta kostí připojujících pletenec k lebce. Toto vše umožnilo větší rozsah pohybu hlavou a nezávislost pohybu mezi hlavou a končetinami, což je zřejmá výhoda pro život na suchozemském prostředí (McGonnell, 2001).

V plazí linii nastala další modifikace obratlů do pěti odlišných typů. Změna byla doprovázená velkou variací v počtu krčních obratlů u jednotlivých druhů. Rozdílnost v délce krční páteře zapříčinila odlišnou polohu ramenního pletence a končetin vzhledem k postavení hlavy, vždy se však nachází laterálně od přechodu krční a hrudní páteře. Největší změnou v ramenním pletenci plazů bylo zvětšení a zvýraznění endochorálních elementů oproti částem vzniklých při dermální osifikaci (McGonnell, 2001). Ramenní pletenec plazů se skládá z dermálně osifikovaných elementů, párového kleitra a klavikuly a nepárové interklavikuly, a endochondriálně vzniklého skapulokorakoida (Clark a Carroll, 1973). U většiny plazů jsou však skapula a prokorakoid oddělené struktury (Torrey, 1978). Kleitrum během evoluce plazů brzy vymizelo, interklavikula u většiny plazů přetrvala. U synapsidních plazů, tedy linie plazů vedoucí k savcům, se většinou vyskytuje fixní počet krčních obratlů. Z dermálních elementů přetrvaly pouze klavikula a interklavikula, které měly tendenci se zmenšovat (Tíkalová, 2012).

Postupné ztráty ventrálních částí pletence souvisí se změnami v postoji těla a poloze končetin. Obojživelníci a plazi mají končetiny postaveny laterálně (z lidského hlediska se nacházejí v abdukci), vyžadují tak ventrální podporu. Končetiny savců jsou postaveny přímo pod tělem (addukovány pod trup), potřebují tedy laterální podporu pomocí lopatky. Jedná se o ekonomickou posturu – vzpěr, namísto vektorové podpory semiaddukované končetiny. Lopatka se tak stává dominantní částí pletence ramenního (Young, 1981). Zdá se, že každá specifická modifikace ramenního pletence je kompromisem mezi vyžadovanou pohyblivostí a potřebnou silou (možností vykonávat

sílu generovanou prostřednictvím svalstva), zatímco oba faktory mají hlavní vliv na stabilitu pletence. Jednotlivé části pletence se vyvinuly u různých druhů suchozemských obratlovců odlišně v závislosti na specifické funkci přední končetiny konkrétního druhu (Veeger a van der Helm, 2007).



**Obrázek 1: Schematické znázornění polohy končetin u obojživelníka (A), primitivního plaza (B) a pokročilého plaza nebo savce (C) (Špínar, 1984; Roček, 1985)**

Recentní savci jsou pozoruhodně stálí v uspořádání osově kostry. Hlava je skloubena s krční páteří, která se skládá ze sedmi obratlů, před prvním žebrem, jež je vázáno k ramennímu pletenci prostřednictvím žeber. Výjimky jsou velmi řídké. Hrudní koš formuje 13-22 obratlů funkčně spojených s dýcháním, které není v rozporu s lokomocí tak, jak je tomu u většiny plazů skupiny diapsidy (Gasc, 2001). Nejprimitivnější savci, ptakořitní, mají pletenec ramenní velmi podobný pletenci plazů (Young, 1981). Ramenní pletenec vačnatců a placentálů je vysoce apomorfní. Zůstala pouze lopatka, korakoid je redukován na jednoduchou apofýzu. Klavikula je skloubena s acromionem a může být spojena s hrudním košem. Proto je lopatka dorzálně uvolněna a s tělem spojena jen prostřednictvím svalů (Gasc, 2001). Savčí klavikula je utvářena oběma typy osifikace. Laterální část vzniká dermální osifikací, mediální část je endochonrálního původu (Hall, 2001). U člověka je lopatkový pletenec tvořen lopatkou a klíční kostí. U některých skupin savců byly klavikuly zmenšeny, či úplně redukovány, což umožnilo větší pohyblivost pletence dorzoventrálním směrem. Tyto změny proběhly například u kopytníků a šelem jakožto adaptace k běhu (Tíkalová, 2012). Primáti vykazují morfologické charakteristiky, které se odlišují od jiných savců. Morfologie ramenního pletence primátů je přizpůsobena k velkému rozsahu přední končetiny všemi směry.

Znaky pletence ramenního primátů jsou dobře vyvinutá klavikula, lopatka s nápadným akromionem a výraznou spinou, dolní úhel lopatky bývá často ostrý. Lopatka je posunuta dorzálně na širokém hrudníku a humerus má kulovitou hlavici (Preuschoft et al., 2010). Morfologie lopatky primátů se značně druhově liší v závislosti na funkci přední končetiny. Velké rozdíly v morfologii lopatky se nacházejí mezi pozemními kvadrupedálními druhy primátů, u nichž se pohyb přední končetiny omezuje na sagitální rovinu, a druhy primátů, kteří jsou specializováni na život ve stromech, pohybují se v závěsu pod větvemi a jejichž přední končetina má velký rozsah pohybu ve všech rovinách (Young, 2006). Podobně i hominidé se odlišují od rodů s více vyjádřenými pozemními znaky. Pozice lopatky úzce souvisí s širokým, dorzoventrálně zploštělým tvarem hrudníku a je orientována spíše ve frontální rovině než v rovině sagitální. Tyto znaky jsou nejvíce vyvinuty u člověka (Preuschoft et al., 2010). Ramenní pletenec člověka je výborným kompromisem mezi mobilitou a stabilitou a liší se od ostatních živočichů. Tento zvláštní kompromis mohl hrát důležitou roli při evoluci (Veeger a van der Helm, 2007).

V rámci vývoje svalstva prsní končetiny, nejvýraznější změny se odehrály během vzniku tetrapodů. Zatímco dosud žijící lalokoploutvé ryby mají pouze abduktory a adduktory ploutví a víceméně nerozlišené hypaxiální a epaxiální svalstvo, recentní mloci jako jsou *Ambystoma* a *Taricha* mají více než 40 svalů pletence ramenního a přední končetiny. Nárůst počtu svalů během evolučního přechodu vedoucího ke vzniku savců není zřetelný. Počet svalů ale určitě nevzrostl u primátů a moderního člověka. Ve skutečnosti má člověk v rámci amnioty menší počet svalů horní končetiny, celkem 59 (Diogo et al., 2009).

## **5.2 Evoluční změny lokomoce při přechodu na souš**

Pletenec ramenní je přítomen u všech obratlovců, kteří mají párové přední končetiny, a účastní se lokomoce. Síla působící při lokomoci a rozsah pohybu končetin se značně liší u vodních a suchozemských obratlovců (McGonnell, 2001). Nástup suchozemských tetrapodů vyústil v evoluční změnu v lokomočních strategiích. Zatímco většina druhů ryb vytváří propulsivní sílu působením svalů osového skeletu, tetrapodi vytváří pohyb výhradně pomocí svalů končetin (Haines a Currie, 2001). Avšak i při lokomoci tetrapodů hraje důležitou roli axiální svalový systém. Poskytuje stabilní základ

končetinám při produkci pohybu, je klíčový při kontrole postury a integruje činnost končetin s trupem (Schilling a Carrier, 2010). Navíc, během evoluce tetrapodů byly končetiny mnohokrát redukovány nezávisle u různých druhů živočichů a pro lokomoci tak bylo používáno opět výhradně jen axiální svalstvo (O' Reilly et al., 2000).

Přechod obratlovců na souš je jedním z největších milníků evoluce. Se změnou způsobu života došlo ke změně struktury těla a fyziologie živočichů. Vodní obratlovci jsou vodou nadnášeni, což jim usnadňuje pohyb, z vody získávají kyslík a potravu. S přechodem na souš se toto vše muselo změnit, aby byl živočich schopen mimo vodní prostředí přežít.

Mnohé dispozice pro pobyt na souši, např. plynový měchýř, respektive plíce a choany měly již lalokoploutvé ryby (Liška, 2010; Vacková, 2004).

Molekulární a morfologické doklady ukazují, že počátky vývoje tetrapodů nesahají dále než do času pozdního devonu či spodního karbonu, do doby přibližně před 360 miliony let. V této době se oddělovala skupina tetrapodů od rybích předků, přičemž prodělávala mnoho změn. Tyto změny, vedle přeměny ploutve v končetinu, zahrnují rozšíření ramenních a pánevních pletenců, vznik křížové kosti, upevnění obratlů a žeber, vznik krku, změny v proporcích lebky, redukcii žaberního oblouku, změnu v dýchacím systému a ztrátu některých ploutví. Existují přesvědčivé důkazy, že tyto změny byly zahájeny a z velké části i dokončeny u živočichů původně vodních (Coates et al., 2002).

Fylogenetická posloupnost od lalokoploutvých ryb, jako je *Eusthenopteron*, k primitivním tetrapodům je doložen fosilními nálezy z období pozdního devonu a spodního karbonu (Carrol et al., 2005). *Eusthenopteron* je živočich, jenž je kvůli svým znakům často zařazován na počátek vzniku tetrapodů. Endoskeletální část pletence ramenního *Eusthenoptera* je malá (Coates et al., 2008). Ventrální plocha pletence se skládá pouze z kostí dermálního původu, které značně limitují umístění svalů pocházejících z endochondrální části pletence a upínajících se na humerus (Carrol et al., 2005). Přibližně ze stejné doby jako *Eusthenopteron* pochází *Panderichthys*. Mezi znaky tetrapodů *Panderichthyse* patří ztráta dorzální a anální ploutve, plošší lebka, delší tlama, větší a více dorzálně uložený oční důlek. Některé znaky tetrapodů *Panderichthyse* jsou více vyjádřeny než u *Eusthenoptera*. Jeho humerus a pletence ramenní jsou relativně větší a jejich morfologie se blíží více znakům tetrapodů, například je zde větší plocha pro úpony svalů. *Tiktaalik* vykazuje mnoho rybích znaků,

např. jeho tělo je kosodélníkového tvaru. Jeho hlava je podobná hlavě *Panderichthyse*, delší tlama a větší oči vykazují větší podobnost tetrapodům. Navíc, zdá se, že pletenec ramenní nebyl spojen se zadní částí lebky tak, jak je tomu u ryb včetně *Panderichthyse* (Clack, 2009b). Endochondrální části pletence ramenního, tedy skapulokoracoid byly prodlouženy a dermální části kleitrum, klavikula byly relativně redukovány (Shubin et al., 2006). Oddělení hlavy od pletence naznačuje, že hlava byla mobilnější než u ostatních ryb. Tiktaalik je však ještě považován za rybu, protože jsou u něj stále zachovány ploutve s paprsky (Clack, 2009b). Devonských tetrapodů, u kterých byly objeveny, či alespoň nepřímo vyjádřeny končetiny, existuje asi tucet druhů. Druhy, u nichž se vyvinuly končetiny s prsty, jsou známy pouze tři: *Acanthostega*, *Ichtyostega* a *Tulerpeton* (Coates et al., 2008). *Acanthostega* je nejpůvodnější známý tetrapod s prsty. Prsty nahradily původní dermální paprsky ploutve. Dalším odlišením je relativní velikost ramenních a pánevních končetin: u *Acanthostegy* jsou zadní končetiny stejné nebo dokonce větší než přední. Humerus i femur nesou několik velkých výběžků, což dokazuje větší vývoj svalů končetin, než tomu je u nižších živočichů. Pletenec ramenní je plně oddělen od lebky, část dermálních kostí je dorzálně redukována. Při orientaci na pevném povrchu již nemusí hlava směřovat nutně do směru lokomoce. Endochondrální lopatka je spojena s velkým dermálním kleitrem. Pletence obou párů končetin *Ichtyostegy* jsou povšechně podobné těm u *Acanthostegy*. (Coates et al., 2002). Pletenec ramenní a předloktí jsou větší a robustnější, což naznačuje značnou muskulaturu končetiny. Páteř je rozčleněna na několik různých oblastí, včetně lumbární části, což by mohlo značit dorzoventrální flexi páteře během lokomoce (Clack, 2009b). *Ichtyostegalia* je přechodná forma mezi lalokoploutvými rybami a obojživelníky. Podle zachovalého ocasního lemu u *Ichtyostegy* a jeho stavbě končetin, kde chyběly karpální a tarzální elementy, lze předpokládat, že vodní prostředí bylo hlavní pro pobyt přechodných forem živočichů. Jejich končetiny zřejmě sloužily pouze k posunování těla po zemi podobně jako je tomu u mořských želv při pohybu na souši. Diferenciace záprstí a zánártí proběhla až později, kdy vznikla skutečná kráčivá končetina (Roček, 2002).

U *Acanthostegy* a *Ichtyostegy* je endochondrální část pletence ramenního vystavěna výrazně ventrálně, tak jako u pozdějších tetrapodů, u kterých tato část slouží k úponu mnoha svalů, např. coracobrachialis brevis et longus, biceps brachii, pectoralis a supracoracoidus, jenž táhnou přední končetinu mediálně a zdvihají trup. Takto časné

získání pokročilých končetin lze vysvětlit jako předpoklad pro selektivní výhodu při vzniku suchozemského pohybu (Carroll et al., 2005). Nicméně *Acanthostega* a *Ichthyostega* byli primárně vodní živočichové a jejich končetiny se nejspíše vyvinuly pro lokomoci ve vodě (Coates et al., 2008).

Třetí devonský tetrapod se nazývá *Tulerpeton*. Kosti jeho končetin jsou delší a užší než u *Acanthostegy* a *Ichthyostegy*, což značí větší možnost suchozemského života. Kosti zápěstí a nártů nejsou srovnatelné s kostmi pozdějších tetrapodů.

Proces přechodu na souš nekončil devonem, ale pozvolna pokračoval do spodního karbonu přibližně dalších 30 milionů let. Jedním z živočichů spodního karbonu je *Pederpes*. Tento živočich vykazuje některé znaky podobné devonským formám, ale má další znaky, jež ukazují na počátky suchozemského života. Jeho chodidla směřují dopředu, jako u suchozemských živočichů, oproti chodidlům *Acanthostegy*, jehož chodidla směřují do strany. Prvním nesporným plně suchozemským živočichem je *Casineria* z období spodního karbonu (Clack, 2009b).

Jelikož pohyb ve vodním prostředí byl primární funkcí končetiny tetrapoda (Coates et al., 2008), stabilizace trupu proti lokomočním silám vytvářeným prostřednictvím vnějších svalů končetin je evolučně starší než stabilizace proti gravitačním silám. Tudíž přechod na souš, tedy přechod z vysoké viskozity téměř nulové a z nízkého gravitačního zatížení do vysokého byl původně spojen se snížením setrvačnosti během švihové fáze končetiny a zvýšením gravitačního zatížení těla, což později vyústilo v nárůst posturální činnosti svalů trupu a končetin (Schilling, 2011).

### 5.2.1 Vývoj končetin

Vznik tetrapodů a přechod z vody na souš se neodehrávaly ve stejnou dobu, ale obě události jsou spojené s globálními klimatickými, atmosférickými a tektonickými změnami (Coates et al., 2008). Jako tetrapoda lze označit živočicha, jenž má končetinu s prsty (Clack, 2009b). Paleontologické nálezy naznačují, že končetiny tetrapodů vznikly v době přibližně před 360 miliony let u vodních živočichů žijících v mělkých pobřežních vodách. Končetiny se vyvinuly z párových ploutví lalokoploutvých ryb doplněním o distální segment, autopodium, což je chodidlo a zápěstí s prsty (Metscher et al., 2005). Přeměna ploutví v končetiny se značně lišila u pletence ramenního a pánevního a neprobíhala současně. Avšak někteří autoři (Clack, 2009b, Coates et al., 2008) se neshodují, zda dříve probíhaly změny u předních, či zadních končetin. Pletenec

ramenní byl zpočátku připojen k zadnímu okraji lebky. Jeho oddělením vznikla krční páteř a byla umožněna větší pohyblivost hlavy (Coates et al., 2008). Změny v pletenci ramenním a předloktí se odehrávaly ve stejné době. Humerus se prodlužoval a postupně se stával robustnější a poskytoval více prostoru k úponům svalů. Končetina tak získávala stále větší předpoklady stát se oporou. Měnila se také pozice končetiny – z posteriorně postavené sestoupila více laterálně (Clack, 2009b). Ve srovnání s pletencem ramenním je pletenec pánevní evolučně relativně stabilní. Zadní končetiny jsou k trupu připojeny horizontálně uloženým pánevním pletencem, jenž vzniká endochondrálně (Clack, 2009a).

Vývoj autopodia usnadnil zvedání a pohyb těla na zemi, ale efektivní suchozemská lokomoce vyžadovala zvýšení opory axiálním svalstvem a oddělení lebky od trupu. To bylo doprovázeno vytvořením pevného spojení mezi páteří a pánví živočichů pozdního devonu, velkým zmnožením končetinového svalstva a zvětšením ploch k jeho úponům na ventrálních plochách ramenního a pánevního pletence. Tak byla zajištěna podpora trupu. Poslední fáze vzniku efektivní suchozemské lokomoce byla evoluce účinného zápěstí a hlezenního kloubu u živočichů spodního karbonu (Carroll et al., 2005).

### **5.3 Evoluční změny postavení končetin**

Na rozdíl od rychlých živočichů s addukovanými končetinami, kteří mění nohosled a mechaniku lokomoce s rychlostí, primitivní kvadrupedi s abdukovanými končetinami, jako například ocasatí obojživelníci či hatérie, používají pouze diagonální dvoutaktový krok a při přechodu chůze v běh není patrná významná změna v celkové mechanické energii. Možnosti výrazného zvýšení rychlosti u těchto živočichů jsou tedy omezené (Reilly et al., 2006)

Dynamika těžiště živočichů s abdukovanými i addukovanými končetinami je při lokomoci podobná navzdory velké odlišnosti postavení končetin a jejich pohybu (Griffin et al., 2004). Podobná je i aktivita homologních svalů končetin během chůze u různých živočichů. Během evoluce tetrapodů motorické vzorce homologních svalů byly zachovány a prvotní organizace nervové kontroly přetrvala u odvozených skupin živočichů navzdory odlišné morfologii. Například při srovnání chůze tak odlišných druhů, jako jsou ještěrka a vačice, byla prokázána podobná aktivace ramenních svalů. Navzdory odlišné orientaci končetin a jiné struktuře ramenního pletence, čtyři hlavní



skupiny svalů ramenního pletence vykazovaly podobnou aktivaci. Podobné vzorce pohybu vykazují i ostatní kvadrupedi (Larson a Stern, 2007).

## **5.4 Evoluce lokomočních strategií**

### **5.4.1 Lokomoce bezčelistnatců**

Pozorování plavající mihule ukázala rytmickou, střídavou a posteriorně se šířící aktivaci axiálního svalstva, adekvátní pro vznik a postup laterálního, tedy pravolevého vlnění. Celé tělo je tak zapojeno do produkce vlnivého pohybu. Při posouzení velkých podobností v uspořádání myotomu u bezlebečních (Cephalochordata) a bezčelistnatých lebečnatců (Agnata, Craniata) lze předpokládat, že morfologie a funkce axiálního svalstva (tedy produkce laterálního vlnění, čímž dochází k mobilizaci trupu) je plesiomorfni pro lebečnatce (Schilling, 2011).

### **5.4.2 Lokomoce ryb**

Při evoluci párových končetin u čelistnatých ryb se zvýšila schopnost manévrovat. Do té doby párové ploutve sloužily pouze pro deceleraci a regulaci směru pohybu. Tím však narostl i požadavek na stabilizaci trupu axiálním svalstvem proti síle produkované pohyby ploutví a torznímu momentu vycházejícího z pohybu ocasu. Na lokomoci mají vliv především horizontální a laterální složky propulzní síly produkované ploutvemi. Horizontální složky vyvolávají rotační moment na pletence, tudíž laterální vlnění, zatímco laterální složky způsobují torzi dlouhé osy (Schilling, 2011). Podstatná laterální složka propulsní síly připomíná dynamiku lokomoce suchozemských živočichů s abdukovanými končetinami. Tak jako u suchozemské lokomoce, mohou i čelistnaté ryby měnit aspekty lokomoce k zachování účinnosti pohybu, mohou měnit rychlost pohybu a jsou schopny manévrovat (Dickinson et al., 2000). Rovnoměrné laterální vlnění celého těla při lokomoci mihulí či úhořů je neefektivní. Při laterálním vlnění vzniká velké množství víru, což má na výsledný pohyb brzdivý efekt. Většina ryb proto nevlne celým tělem rovnoměrně. Amplituda vlnění stoupá posteriorně k ocasní části, kde je amplituda vlnění největší (Liška, 2010).

Rozsáhlé výzkumy na mihulích poskytují informace o řízení pohybu, podobné nervové mechanismy působí pravděpodobně i u jiných obratlovců bez vyvinutých končetin. Nervový okruh se skládá z excitačních a inhibičních neuronů komunikujících

s rozmanitými neurotransmitery a neuromodulátory, produkujících střídavou aktivaci a relaxaci svalů na pravé a levé straně trupu. Tyto okruhy jsou označovány jako centrální generátory lokomočních vzorů (Central Pattern Generator – CPG) a nachází se v každém segmentu trupu. Zpoždování v jejich aktivaci vyvolává kranio - kaudální posun svalové kontrakce, vlnivý pohyb a tím i posun celého těla. Mediálně descendentní projekce z mozku, analogní k retikulospinální dráze u savců, vyvolává počátek i konec těchto pohybů a tak může zvyšovat či snižovat rychlost pohybu prostřednictvím změny časového zpoždění při aktivaci příslušného CPG (Gramsbergen, 2005).

### **5.4.3 Lokomoce tetrapodů**

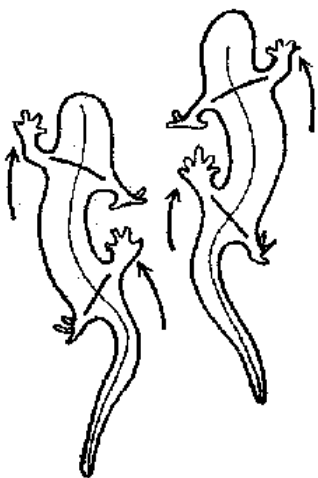
Přechod z vodního prostředí na zem byl jednou z nejdůležitějších změn během evoluce obratlovců (Ijspeert, 2002). Oproti lokomoci vystavěné převážně na účasti axiálního svalstva u vodních lebečnatců, lokomoce tetrapodů je výsledkem společného působení svalů trupu a končetin (Schilling, 2011). Ačkoliv jsou u tetrapodů primárními motory lokomoce končetiny, axiální svaly vykonávají rozhodující úlohu v udržení postury, přenosu sil mezi končetinami a osou těla (O' Reilly et al., 2000) a integrují koordinovanou činnost končetin u všech tetrapodů (Schilling, 2011). Během lokomoce vytváří končetiny uzavřený kinematický systém, který musí zachovávat tři základní funkce: propulzi, oporu a absorpci nárazů (Błaszczuk a Dobrzecka, 1989). Chůze všech tetrapodů je cyklus skládající se z oporné a švihové fáze končetin. Během oporné fáze je končetina v kontaktu se zemí, fáze začíná došlapem končetiny. V průběhu oporné fáze je končetina pasivně flektována v ramenu, loktu, kolenu a hlezenním kloubu, přičemž jsou extenzory aktivní, ačkoliv jsou protaženy. Následně jsou dané klouby emendovány. Trvání oporné fáze klesá se vzrůstající rychlostí. Švihová fáze je započata odrazem končetiny, následuje aktivní flexe v ramenu, loktu, kolenu a hlezenním kloubu, zatímco v proximálních kloubech dochází k protrakci a addukci. Následuje extenze všech kloubů a distální části končetiny zpomalují, než se dotknou země. Pohyb každé ze čtyř končetin je v souladu s pohybem tří ostatních. Střídavý pohyb končetin tvoří plynulý přesun celkového těžiště těla (Gasc, 2001).

## **5.5 Lokomoce obojživelníků**

Ocasatí obojživelníci jsou současní tetrapodi, kteří jsou považováni za nejbližší živočichy prvních suchozemských obratlovců a tudíž slouží jako ilustrativní „bazální

tetrapodi“ (O’ Reilly et al., 2000). Ocasatí obojživelníci se pohybují ve vodě podobně jako mihule. Vlnění se šíří posteriorně od hlavy (Ijspeert, 2002), amplituda narůstá postupně směrem k ocasu. Končetiny jsou přitom drženy na straně u těla, pravděpodobně kvůli větší efektivitě pohybu (O’ Reilly et al., 2000).

Po souši se ocasatí obojživelníci pohybují vlněním celého těla (Liška, 2010). Končetiny původně sloužily jako jednoduché body opory těla při pohybu pomocí laterálního vlnění. Diferenciací svaloviny a prodloužením kosterních částí se však postupně končetiny transformovaly ve složité páky a při lokomoci zastávaly stále větší a aktivnější úlohu. Přední končetiny se pohybují vpřed s opačným ohnutím přední části těla, tedy na konvexní straně, zadní končetiny vykračují vpřed na konkávní straně těla. Přední končetiny tělo táhnou a zadní končetiny ho tlačí vpřed. Při pohybu na souši mají hlavní význam zadní končetiny. Koordinace pohybu končetin a laterálního ohýbání těla vede ke značnému zvětšení šířky kroků (Vacková, 2004). Při pomalejší rychlosti lokomoce jsou stále v kontaktu se zemí alespoň tři končetiny. Načasování protrakce končetiny a laterálního ohýbání trupu je takové, že délka každého kroku je prodloužena, jakmile je pletenec natahované končetiny rotován dopředu. Jakmile rychlost narůstá, klesne počet oporných končetin na dvě a to diagonálním způsobem (pravá přední, levá zadní a naopak). Ve vyšších rychlostech je patrná vyšší amplituda laterálního vlnění. (O’ Reilly et al., 2000). Laterální vlnění je aktivně produkováno prostřednictvím trupových svalů, aby usnadnilo přemístění oporné končetiny, což přispívá k délce kroku. Vlnění však může být i vedlejším výsledkem aktivace končetinových svalů prostřednictvím pletenců (Schilling, 2011). Dodatečná aktivita svalů pletenců stabilizuje trup proti vnitřním i vnějším silám působícím z končetin (Schilling a Carrier, 2010).



**Obrázek 2: Pohyb primitivního tetrapoda (Roček, 1985)**

## 5.6 Lokomoce plazů

Vyšší obratlovci přestali být závislí na vodním prostředí, s čímž se pojí několik změn, které vyšší obratlovci prodělali. Tyto změny se týkaly celkových proporcí těla, anatomie lebky, stavby obratlů a pletenců končetin. Obratle se svojí stavbou adaptovaly na zvýšení zátěže, jež je způsobena nesením těla nad podložkou. Stejně tak zvýšené nároky byly kladeny na posturální svalstvo. Pro lepší manipulaci s končetinami se začaly vytvářet nové svalové skupiny. Končetiny plazů jsou již zcela přizpůsobeny chůzi po zemi. Pro nadzdvížení těla nad zem je spotřebováno menší množství energie než u obojživelníků (Liška, 2010). Ve srovnání s ocasatými obojživelníky jsou plazi rychlejší a hbitější. Rychlejší pohyby a zvýšený výkon jsou spojeny s rychlejším zrychlením a zpomalením končetin a těžiště těla, tedy i větším zatížením končetin a trupu. Plazi a amniota obecně mají tudíž větší potřebu dynamické stabilizace těla ve srovnání s živočichy skupiny anamnia. Stejně jako u obojživelníků i u primitivních plazů se setkáváme s abdukovanými končetinami, kdy se chodidla nachází hodně laterálně od osy těla. Ve srovnání s addukovaným způsobem lokomoce vzniká větší laterální složka propulzivní síly a větší horizontální složka síly vnějších svalů končetin, což vede k laterálnímu ohýbání těla. U plazů hrají končetiny při vzniku lokomoce větší roli než u obojživelníků (Schilling, 2011).

Suchozemský způsob života obojživelníků a plazů přinesl změny v nervovém řízení pohybu. K fylogeneticky starším mediálním descendentním projekcím se vyvinuly laterální descendentní projekce, které aktivují motoneurony svalů končetin. Projekce vychází z jader mozkového kmene. Nejdůležitější je červené jádro a rubrospinalní dráha. Její aktivita se u obojživelníků a plazů překrývá s mediálními descendentními systémy, z čehož vyplývá, že postup těchto živočichů je uskutečňován prostřednictvím vzorců pohybu trupu. Aktivace antigravitačních svalů končetin zvedá tělo a zvyšuje účinnost lokomoce. Mediální descendentní jádra vycházející z retikulárních, vestibulárních a tectálních jader vstupují do motoneuronů svalů trupu a jejich aktivace souvisí s posturálními aktivitami a postupem (Gramsbergen, 2005).

## 5.7 Lokomoce savců

Kvadrupedální lokomoce u obratlovců se vyvinula z abdukovaného postavení končetin u ocasatých obojživelníků a ještěřů do vzpřímeného addukovaného postavení končetin u savců. Během této evoluce se končetiny postupně posunovaly pod tělo a pohyby těla se

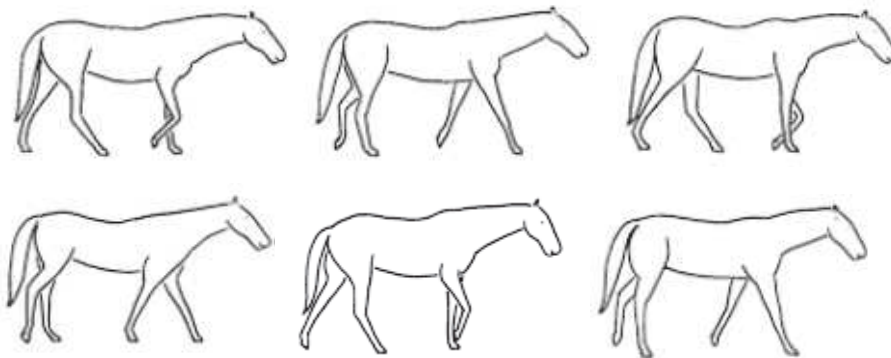
změnily především na sagitální (tj. dorzoventrální) vlnění (Ijspeert, 2002). Sagitální vlnění je jednou z nejnápadnějších apomorfních charakteristik lokomoce savců. Pohyby v sagitální rovině doplnily plesiomorfnní pohyby v horizontální a transverzální rovině. Oba pohyby, laterální vlnění a torze podél dlouhé osy, vznikly během symetrické chůze. Schopnost dorzoventrální flexe a extenze umožnila vznik asymetrického kroku jako je například cval (Schilling, 2011). Laterální flexe trupu v lumbární oblasti se stále vyskytuje u většiny savců při pomalé chůzi. Změna v sagitální flexi trupu je spojena se schopností náhlé změny režimu lokomoce v asymetrickou chůzi (Gasc, 2001). Během fylogeneze savců byla zvýšená potřeba svalové stabilizace v sagitální rovině spojena se změnami ve výstavbě epaxiálního svalstva. Ve srovnání s plazy a jejich primitivnější morfologií trupu, savci například disponují relativně většími mm. multifidus a longissimus (Schilling a Carrier, 2010). Ve srovnání s živočichy s abdukovánými končetinami je u savců sice menší laterální, ale větší sagitální složka propulzivní síly produkované končetinami. Navíc, plazi mají horizontálně orientované zygapofýzy, proti vertikálním momentům působícím na trup setrvačností je tedy zajištěna pasivní stabilizace. Zygapofýzy savců jsou více vertikálně orientované, tudíž je u nich větší potřeba aktivní stabilizace (Schilling, 2011). Prostřednictvím muskuloskeletárního systému však síly nejsou jen přenášeny, ale jsou i vytvářeny a podílí se na délce kroku, když končetiny kmitají (Gasc, 2001).

### **5.7.1 Režimy lokomoce savců**

Silné a dlouhé končetiny kvadrupedálních savců jim umožňují rychlý a účinný pohyb. Kvadrupedální savci jsou schopni chodit pomalu stejně tak, jako se pohybovat klusem či cvałem. Vše záleží na jemném nastavení koordinace končetin (Gramsbergen, 2005). Savci obvykle tyto režimy lokomoce umí velmi rychle měnit (Ijspeert, 2002). Kvadrupedální lokomoce obratlovců je uskutečňována pohyby dvěma páry končetin, předním a zadním. Způsob lokomoce vychází ze společného základního vzorce kontrolujícího koordinaci předních končetin, zadních končetin a vztah mezi těmito dvěma páry končetin. Lokomoci lze rozlišovat na symetrickou, kam patří chůze a klus a asymetrickou, což je např. cval a trysk (Abourachid et al., 2007). Lokomoce primitivních tetrapodů byla pravděpodobně symetrická. To znamená, že každý pár končetin se pohybuje střídavě se stejným intervalem. Sled na jedné straně je zrcadlovým obrazem na straně druhé. U asymetrické lokomoce je časová prodleva mezi působením předních končetin odlišná od prodlevy zadních končetin. Tento způsob lokomoce je

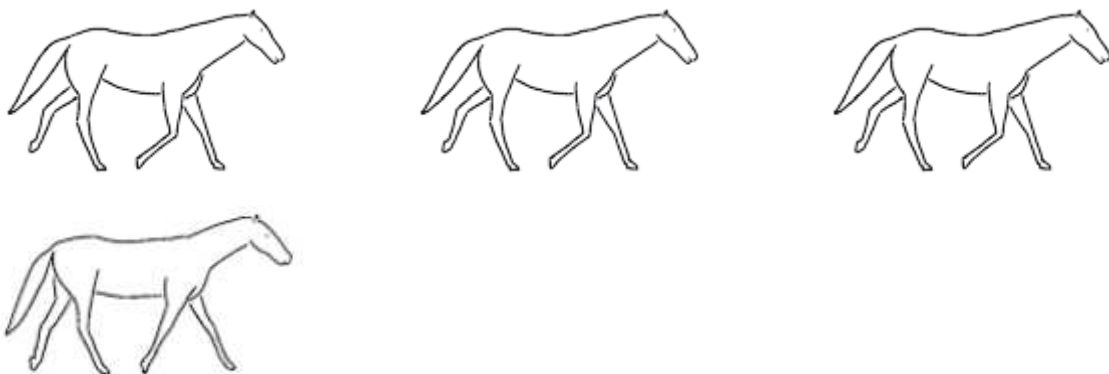
typický pro savce, protože je nejrychlejší a vyžaduje velkou přesnost v nastavení rovnováhy, je závislý na vzpřímeném stoji umožňujícím velkou délku kroku, posloupnosti opor jednotlivých chodidel a dorzoventrální flexi páteře. Avšak s určitými náznaky asymetrické lokomoce byli pozorováni i u některých zástupců diapsidy při únikovém chování (Gasc, 2001).

Nejpomalejším způsobem lokomoce je chůze. Kroky probíhají v pravidelném čtyřfázovém taktu v pořadí končetin levá přední, levá zadní, pravá přední, pravá zadní. Pořadí může být i opačné. Homolaterální končetiny mohou být posunuty o jednu nebo tři čtvrtiny krokové fáze. Přední končetiny jsou potom posunuty o jednu polovinu krokové fáze (Vojta a Peters, 1995 in Liška, 2010).



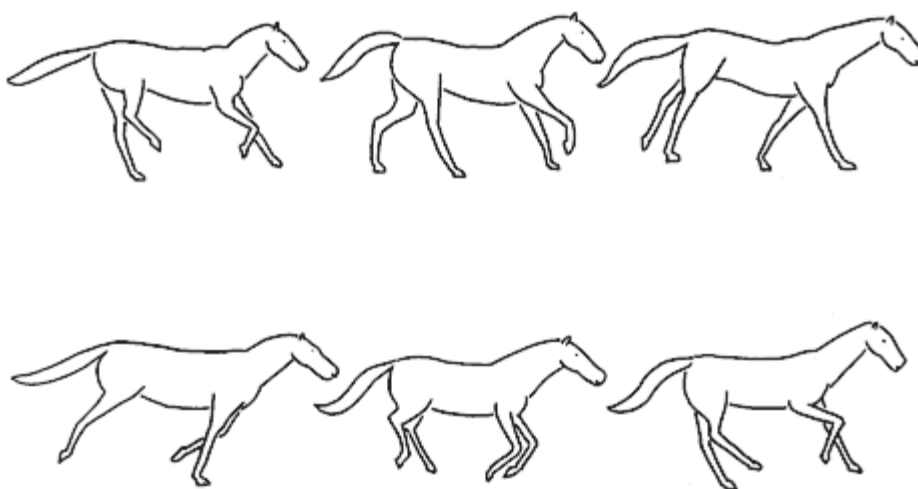
**Obrázek 3: Chůze koně (Dunbar et al., 2008)**

Kvadrupedální běh se od chůze liší zrychlením frekvence pohybu končetin a různou kombinací střídavého pohybu jako je klus a cval (Vacková, 2004). Klus je rychlejší způsob lokomoce než chůze. Je to aktivní dvoufázový chod, kdy se končetiny pohybují diagonálně v párech, tedy levá zadní s pravou přední a pravá zadní s levou přední, s krátkou fází vznosu, kdy má živočich všechny končetiny nad zemí. Při klusu je dosaženo největší stability a kroky jsou v tomto způsobu lokomoce nejdelší (Liška, 2010).



**Obrázek 4: Klus koně (Dunbar et al., 2008)**

Cval je ještě rychlejší, třífázovým chodem, při němž se živočich pohybuje pravidelnými skoky. U cvalu se rozlišuje vodící přední noha. Pokud je to noha levá, potom je pořadí končetin následující: pravá zadní, současně levá zadní a pravá přední, levá přední a následuje moment vznosu, kdy je zvíře všemi končetinami nad zemí. Trysk je nejrychlejším způsobem lokomoce savců. Je to vystupňovaný cval s čtyřfázovým tempem. Pokud je vedoucí nohou levá přední, pak je sled končetin pravá zadní, levá zadní, pravá přední, levá přední a následuje vznos, který je mnohem delší než u cvalu (Liška, 2010).



**Obrázek 5: Cval koně (Dunbar et al., 2008)**

Různé způsoby lokomoce savců jako je chůze, klus nebo cval se nápadně liší v rovinách těla, ve kterých pohyby probíhají. Navíc se v těchto režimech podstatně liší amplituda pohybů trupu. Během chůze jsou pohyby trupu omezeny primárně na laterální vlnění a torzi podél dlouhé osy působící v transverzální a frontální rovině. Při klusu trup vykazuje bimodální sagitální flexe a extenze s nízkou amplitudou. Cval je typický značným unimodálním vlněním v sagitální rovině tj. jedna flexe a extenze za lokomoční cyklus (Schilling a Carrier, 2010).

### **5.7.2 Strategie volby režimu lokomoce savců**

Při volbě režimu lokomoce se uplatňují dvě odlišné strategie. Strategie, která minimalizuje spotřebu energie a strategie, která maximalizuje rychlost. To, jaká

strategie bude použita, závisí na behaviorálním kontextu. Za běžných podmínek a zvláště při lokomoci na dlouhou vzdálenost volí živočichové první strategii. Strategie maximalizace rychlosti je použita během lovu, či při útěku před predátorem, kdy je přežití důležitější než uchování energie (Błaszczuk a Dobrzecka, 1989).

Změně rychlosti se musí přizpůsobit i koordinace končetin. Kvadrupedální lokomoce je z velké části založena na diagonální opoře. Diagonální opora je relativně stabilnější při vyšších rychlostech, kde se těžiště těla pohybuje dopředu s dostatečnou rychlostí. V pomalejších rychlostech je tento způsob opory nestabilní, takže se zvířata snaží při pomalejším pohybu udržovat tři končetiny na zemi (Błaszczuk a Dobrzecka, 1989).

### **5.7.3 Charakteristika lokomoce savců**

Důležitá charakteristika chůze kvadrupedů obecně, která pomáhá šetřit výdej energie, je kyvadlová změna potenciální a kinetické energie během krokového cyklu. Během švihové fáze, pokud se končetina pohybuje jako kyvadlo, svalová práce je potřeba pouze ke zdvižení končetiny od podložky a ke zpomalení končetiny na konci švihové fáze (Raichlen, 2004). Na začátku kroku, když těžiště těla zpomaluje a dostává se nahoru, kinetická energie je přeměněna na gravitační potenciální energii. Během druhé části kroku, když se tělo dostává dopředu a dolů, potenciální energie je přeměněna zpět na energii kinetickou. Uchování energie prostřednictvím této přeměny není nikdy stoprocentní (Griffin et al., 2004). Švihová fáze kroku tedy není pouze pasivní, ale je řízena svalovou aktivitou. Tato aktivita je nejvyšší právě na začátku a na konci švihové fáze (Raichlen, 2004). Zatímco chůzi bipedálních živočichů lze přirovnat k jednoduchému inverznímu kyvadlu, zdá se, že chůze kvadrupedů funguje spíše jako dvě inverzní kyvadla s jedním kyvadlem umístěným na pletenci ramenním a druhým na pánevním pletenci (Griffin et al., 2004).

Načasování pohybu končetin je rozhodující k udržení stability a mění se s velikostí živočicha (Herr et al., 2002). Způsob, jakým živočichové vytváří pohyb, je, mimo jiné, závislý na velikosti živočicha. Někteří autoři považují hranici mezi malými a velkými suchozemskými savci na 100 kg hmotnosti. Rychlost může být navýšena zvýšením frekvence nebo zvětšením délky kroku. Změna z nejrychlejšího symetrického režimu, klusu, na asymetrický cval je dosažena ve frekvenci, jež má vztah k hmotnosti živočicha (Gasc, 2001). Zatímco velcí živočichové prodlužují délku kroku, malí živočichové navyšují frekvenci kroků, přičemž spotřebují více energie (Herr et al., 2002). Podobně



velcí bipedi a kvadrupedi spotřebují přibližně stejné množství energie k běhu navzdory velké rozdílnosti v morfologii těla a mechanice běhu. Míra spotřebované energie závisí pouze na času potřebném k tvorbě síly, což se projevuje na době trvání kontaktu chodidla se zemí, a váze těla (Roberts et al., 1998).

Kvadrupedi se vzpřímenou posturou projevují odlišnou funkci končetin při rychlých režimech lokomoce. Během konstantní rychlosti klusu, přední i zadní končetiny produkují zrychlení i zpomalení, ale při snižování rychlosti mají hlavní vliv na zpomalení přední končetiny. Během cvalu a u skoků přední končetiny koní, psů, ale i malých živorodých savců produkují především brzdivé síly, zatímco zadní končetiny zrychlují tělo (Chen et al., 2006). Tato funkční diferenciací předních a zadních končetin je zesílena při pohybu z kopce a do kopce (Lee, 2010). Při zobecnění, přední i zadní končetiny produkují podobné síly (Lee et al., 2004). Někteří kvadrupedi nemají rovnoměrně rozloženou váhu těla. U psů je většina váhy nesena předními končetinami, vertikální pohyby těžiště těla se tedy odehrávají blíže k přední polovině těla. Těžiště těla se nepohybuje po rovné trajektorii. Přední a zadní čtvrtiny těla se přenášejí přes opornou končetinu na jejich straně a jsou na sobě mechanicky nezávislé (Griffin et al., 2004).

Kvadrupedální živočichové často nevyužívají přední končetiny pouze k lokomoci. Další účely využití předních končetin se týkají např. uchopení a sběru potravy, hrabání apod. Takovéto funkční využití předních končetin posílilo odlišnost funkční role předních končetin od končetin zadních. Funkční rozdíly jsou často patrné i v morfologii končetin. Rozdíly v morfologii předních a zadních končetin lze sledovat už u nejprimitivnějších savců. Pro další vývoj specifické funkce přední končetiny je nezbytné osvobození přední končetiny od lokomoce (Hosoido et al., 2013).

U kvadrupedálních savců je pohon zprostředkováván spíše pohybem končetin než pohybem trupu. Kvadrupedální savci mají laterální i mediální descendentní motorické projekce v míše, avšak význam laterálního descendentního systému zahrnující rubrospinalní dráhu, kortikospinalní dráhu a centrální motorickou areu, které se účastní řízení pohybu končetin, rapidně vzrostl (Gramsbergen, 2005).

## 5.8 Lokomoce primátů

Lokomoční aparát většiny druhů primátů má nesespecializovaný charakter a zachovává klasickou savčí kvadrupedální stavbu těla. Původně je zřejmě přizpůsoben hlavně k pohybu ve stromech. Jeho biomechanické vlastnosti však také umožňují pohyb na zemi i ve vodě. Primáti tedy mohou praktikovat nejrůznější typy lokomoce od klasické kvadrupedální stromové lokomoce přes lokomoci pozemní, šplhání, skákání, zavěšování a bipedii. Na rozdíl od ostatních savců mají končetiny primátů, ruka a noha, velmi dobré uchopovací schopnosti. Lokomoční aparát primátů má mnoho funkcí. Kromě základní funkce pohybu z místa na místo jsou významné funkce manipulační, obranná, útěková, funkce potravní a kognitivní (Vančata, 2002).

Primáti vykazují pozoruhodnou rozmanitost lokomočních pohybů. U některých hominidů, zástupců čeledi primátů zahrnující šimpanze, gorily, orangutany, gibbony, se můžeme setkat například s kotníkochoďectvím, pěstní chůzí, brachiací, šplháním nebo i s krátkými epizodami bipedální lokomoce. Avšak kvadrupedální lokomoce je nejběžnějším způsobem lokomoce v rámci primátů (Schmitt, 2003). Všichni primáti mohou potenciálně vykonávat množství rozmanitých pohybů a mohou se specializovat v jakémkoliv lokomočním způsobu (Thorpe et al., 1999). Kromě nesespecializovaného skeletu umožňuje takovou lokomoci také výkonný svalový systém a rozvinutý centrální nervový systém (Vančata, 2002). U primátů se nejdůležitější descendentní motorickou dráhou stala kortikospinální dráha vycházející z několika kortikálních oblastí (Gramsbergen, 2005). Přestože je obecné hierarchické uspořádání řízení motoriky podobné u všech obratlovců, kortikospinální struktury, zajišťující řízení jemné motoriky prstů při manipulaci, loktů a zápěstí, se zásadně liší mezi primáty a ostatními savci i v rámci primátů samotných (Christel a Billard, 2002).

### 5.8.1 Typy lokomoce primátů

Lokomoce primátů může být rozdělena na pronográdní, ve které převažuje horizontální pozice trupu, a antipronográdní, kdy je výrazná nebo i převažující vertikální pozice trupu. Příkladem antipronográdní lokomoce je lidská bipedie, lokomoce gibbonů a orangutanů. Příkladem kombinované antipronográdní lokomoce je lokomoce šimpanzů, u nichž se poloha trupu pohybuje mezi šikmou a vertikální, vždy podle daného lokomočního typu. Podle prostředí, ve kterém se primáti převážně pohybují, může být lokomoce rozdělena na dva základní typy, tedy na lokomoci pozemní a stromovou. Toto rozdělení není absolutní, protože většina stromových primátů samozřejmě běžně

sestupuje na zem a pozemní primáti tráví poměrně dost času ve stromech. Primáti s pozemní adaptací jsou však méně obratní při pohybu ve stromech a naopak, stromoví primáti jsou pomalejší a méně obratní při pohybu po zemi (Vančata, 2002).

Podle Vančaty (2002) lokomoce primátů zahrnuje pět základních lokomočních typů: stromovou kvadrupedii, pozemní kvadrupedii, vertikální lpění a skákání, stromovou nebo kombinovanou antipronográdní lokomoci a bipedii.

Při stromové kvadrupedii jsou přední i zadní končetiny v úchopové pozici s osou vytočenou vně. Pokud průměr větve nedovoluje plný úchop, úchop je alespoň naznačován a přední i zadní končetiny mají pozici velmi podobnou jako při úchopu (Vančata, 2002).

Pozemní kvadrupedie zahrnuje několik typů pohybu, plantigrádní, digitigrádní, kotníkochodectví a pěštní chůzi. Digitigrádní primáti se opírají o prsty a hlavičky metakarpů, zatímco palmigrádní primáti našlapují na celou plochu dlaně i prstů. Kotníkochodectví se vyznačuje oporou o dorzální stranu středních článků prstů na rozdíl od pěštní chůze, kdy se primáti opírají o dorzální plochu proximálních článků prstů (Richmond et al., 2001).

Vertikální lpění a skákání je specializovaná lokomoce některých poloopic pohybujících se dlouhými skoky. Prodloužené zadní končetiny těchto primátů slouží jako odrazové a většinou i přistávací končetiny (Vančata, 2002).

Stromová antipronográdní lokomoce je typická vysokým podílem brachiace, ručkování, přemostování, šplhání a bipedie. V čisté podobě se vyskytuje u gibbonů. U velkých lidoopů se vyskytuje v souvislosti s kvadrupedálním kotníkochodectvím, kdy je však poloha trupu vždy šikmá, proto je přesnější označení kombinovaná antipronográdní lokomoce (Vančata, 2002).

Bipedie je nejspecializovanější způsob lokomoce primátů. Je unikátní mezi primáty i savci celkově. V efektivní formě se bipedie vyskytuje pouze u homininů. Bipedální lokomoce se přímo účastní pouze prodloužené dolní končetiny, horní končetiny však hrají důležitou roli při udržování rovnováhy, tempa a dynamičnosti bipedální lokomoce. Zásadní roli při tomto způsobu lokomoce hraje rozvinutá motorická a senzitivní mozková kůra a mozeček (Vančata, 2002).

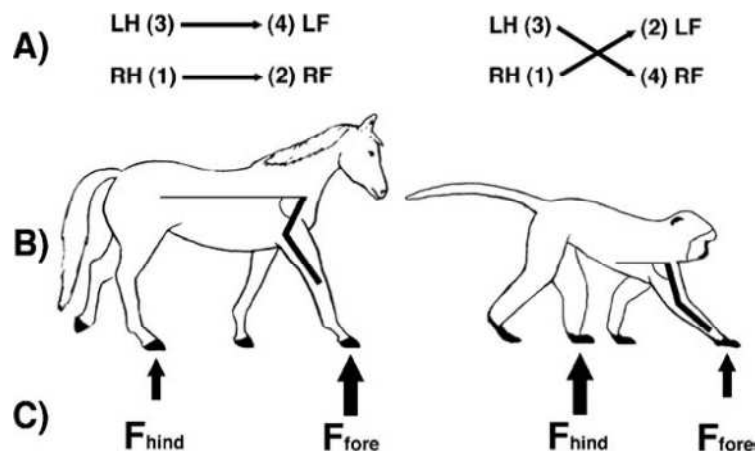
### 5.8.2 Odlišnosti lokomoce primátů od lokomoce ostatních savců

Kvadrupedální lokomoce primátů se liší od lokomoce ostatních savců (Raichlen, 2005). Primáti mají delší končetiny vzhledem ke hmotnosti těla než většina ostatních savců (Polk, 2002) a hmotnost jejich končetin je koncentrována více distálně oproti ostatním savcům (Raichlen, 2006). Primáti provádějí kroky s většími rozsahy protrakce přední končetiny a retrakce zadní končetiny (Polk, 2002). Při dané rychlosti primáti provádí relativně delší kroky s nízkou frekvencí. Oporná fáze končetiny trvá relativně delší dobu ve srovnání s ostatními kvadrupedálními savci (Raichlen, 2005). Tyto kinematické znaky chůze umožňují efektivní pohyb po tenkých pružných větvích stromů a pravděpodobně se vyvinuly jako vedlejší produkt adaptace končetin k úchopu při přesunu nejstarších primátů do korun stromů nebo pro usnadnění pohybu v nestabilním prostředí větví (Raichlen, 2004). V prostředí stromů nízká frekvence kroků a prodloužená fáze opory snižují nebezpečí kmitání větví. Kvadrupedální primáti však výše zmíněné jedinečné kinematické znaky chůze zachovávají i při pohybu po zemi (Raichlen, 2005). Navzdory zvláštnostem lokomoce primátů je jejich výdej energie při lokomoci srovnatelný s ostatními savci (Raichlen, 2006).

Kromě odlišné kinematiky se kvadrupedální lokomoce savců se od lokomoce ostatních savců odlišuje jiným zapojením svalů pletence ramenního. Zatímco u ostatních savců se během stojné fáze přední končetiny zapojují retrakční svaly latissimus dorsi, teres major a kaudální část pectoralis major, čímž táhnou tělo přes stojnou končetinu a pomáhají tak pohybu těla dopředu, u primátů se daná skupina svalů na tomto pohybu nepodílí. Vysvětlení této odlišnosti primátů od ostatních savců se nabízí dvojí. Jedním z nich je diferenciací předních a zadních končetin u primátů. Přední končetina postupně získala manipulační funkci a nároky na vyšší mobilitu přední končetinu vyústily ve snížení schopnosti snášet zatížení během lokomoce. Druhou možností je, že absence aktivity retrakčních svalů pletence ramenního při vzniku pohybu je vedlejším výsledkem změny nervového řízení pohybu. U primátů se více uplatňuje kortikální řízení předních končetin (Larson a Stern, 2007).

Na rozdíl od ostatních savců primáti obvykle používají diagonální sekvenci kroků, kdy se diagonální končetiny pohybují společně, tedy zadní končetina s kontralaterální přední končetinou (Schmitt, 2003). Chodidlo končetiny ve švihové fázi může být přítom od ipsilaterální přední končetiny umístěno mediálně (vnitřní krok) nebo laterálně (vnější krok). Většina ostatních kvadrupedů používá laterální sekvenci chůze (D'Août et al.,

2004). Při vyšších rychlostech se primáti vyhýbají klusu a používají spíše cval. Biomechanika stromové chůze se trochu odlišuje od pozemní lokomoce (Preuschoft, 2004).



**Obrázek 6: Lokomoční odlišnosti primátů a ostatních savců. Laterální a diagonální sekvence kroků (A), větší protrakce humeru primátů při došlapu (B), větší zatížení zadních končetin primátů (C) (Schmitt, 2003).**

Jedním z dalších rysů, který odlišuje chůzi většiny primátů od většiny ostatních savců je rozložení váhy mezi předními a zadními končetinami. Ostatní savci vykazují větší zatížení předních končetin než zadních. Oproti tomu primáti absorbují většinu reakční síly od podložky zadními končetinami. Tato odlišnost v mechanice lokomoce primátů je patrná v režimu chůze i cvalu, i když v případě cvalu může být rozdíl v zatížení předních a zadních končetin méně výrazný (Hanna et al., 2006). Větší zatížení zadních končetin je výsledkem vzniku manipulační funkce předních končetin a požadavky na větší pohyblivost předních končetin (Larson a Stern, 2007). Při pohybu po nakloněném povrchu je většina váhy nesena párem končetin v pozici blíže k zemi. Při pohybu ve vertikálním prostředí může být téměř celá váha nesena dolními končetinami, zatímco horní končetiny malou silou přitahují tělo k podložce, aby zabránily rozhoupání trupu (Preuschoft, 2004).

### 5.8.3 Odlišnosti lokomoce pozemních a stromových primátů

Kvadrupedální lokomoce primátů je kinematicky neměnná, pohyby jsou relativně omezené a tato lokomoce je používána v souvislosti s pohybem po zemi i na stromech. U čistě pozemních kvadrupedálních primátů je hlavním atributem přední končetiny účinnost lokomoce, u ostatních primátů je to všestrannost využití. Na rozdíl od

kvadrupedálních primátů, primáti, kteří nevyužívají čistě kvadrupedální režim lokomoce, používají přední končetinu flexibilněji a s větším rozsahem pohybu ve všech rovinách a tomu odpovídá větší variabilita morfologie lopatky u jednotlivých druhů v rámci této skupiny primátů (Young, 2006). Strukturální zesílení zadních končetin je patrné při srovnání více pozemních primátů a spíše stromových primátů, třebaže blíže příbuzných (Preuschoft, 2004). U jednotlivých zástupců patřících k pozemním primátům se vyskytuje menší odlišnost proporcí končetin, což značí menší variabilitu využívání končetin (Young et al., 2009). Způsob lokomoce pozemních primátů se podobá lokomoci ostatních kvadrupedálních savců více než lokomoci primátů přizpůsobených životu ve stromech. Pletenec ramenní zástupců čeledi hominidů je velice podobný pletenci stromových opic. To není v rozporu s chůzí po rozsáhlých rovinných plochách u velkých opic, protože během kvadrupedální chůze je většina váhy nesena zadními končetinami. Zvláštní adaptace ke kvadrupedální chůzi není nutná ani u afrických opic, ačkoli během jejich pohybu v závěsu pod větví je většina jejich váhy nesena předními končetinami (Preuschoft et al., 2010).

Všechny tyto znaky, které odlišují primáty od ostatních savců, mohly nakonec hrát důležitou roli v evoluci bipedální lokomoce (Schmitt, 2003).

## **5.9 Člověk v rámci taxonomie**

Člověk, i přes značnou odlišnost od ostatních zástupců, je řazen do nadčeledi hominoidea, což je skupina velmi nehomogenní, s fylogeneticky nejasnou definicí. Do této skupiny jsou dále zařazeni velcí lidoopi (šimpanzi, gorily a orangutani) a gibboni, starobylá a zároveň velmi specializovaná skupina (Vančata, 2003). Gibboni se liší od opic starého světa v několika postkranálních znacích, které souvisí s jejich antipronográdním způsobem lokomoce, vertikálním šplháním a brachiací (Isler et al., 2006).

Nadčeď hominoidea se člení na dvě čeledi, čeď Hylobatidae (gibonovití zahrnující rod gibbon) a čeď Hominidae (hominidé) se třemi podčeděmi Ponginae (orangitanovití s rodem orangutan), Paninae (šimpanzovití s rody gorila a šimpanz) a Homininae (lidé) (Vančata, 2003).

## 5.10 Vývoj bipedální lokomoce

Předpokládá se, že se bipedální lokomoce vyvinula z kvadrupedální lokomoce. Jelikož je lokomoce závislá především na muskuloskeletárním a nervovém systému u kvadrupedálních živočichů i u bipedálních lidí, evoluční přechod z kvadrupedální lokomoce na bipedální by se měl projevit nejprve na těchto dvou systémech. Ukazuje se, že ačkoliv kvadrupedální živočichové nemají skeletální systém vhodný k bipedální lokomoci, využívají nervový systém v mnohém podobný nervovému systému vyvinutému k řízení bipedální lokomoce (Hosoido et al., 2013).

### 5.10.1 Zvláštnosti lidské bipedální lokomoce

Bipedální chůze a běh jsou běžné režimy lidské lokomoce. Bipedální lokomoce se vyskytuje i u jiných živočichů, například u ptáků, klokanů, některých hlodavců či ještěřů. Taktéž lidoopi a populace makaků japonských se někdy pohybují bipedálně (Alexander, 2004). Běžná lidská lokomoce člověka se vzpřímenou posturou je však unikátní v rámci všech savců (Niemitz, 2010). Lidoopi se po zemi pohybují převážně kvadrupedálně. Bipedalismus používají pouze příležitostně. Bipedalismus lidoopů se vyznačuje flexí kolenních a kyčelních kloubů. Ačkoliv je v tom případě trup vzpřímenější než při kvadrupedální lokomoci, je mnohem méně napřímený než u člověka (Alexander, 2004). Při běžné chůzi končetiny kvadrupedálních primátů kmitají v sagitální rovině pod téměř horizontálním trupem a ramenní i kyčelní kloub dosahují průměru přibližně 90°. Při zvyšujícím se antipronográdním postavení trupu má úhel ramenního kloubu tendenci se snižovat a úhel kyčelního kloubu naopak zvyšovat. Do extrému je tato tendence uvedena při bipedální lokomoci člověka (Webb a Sparrow, 2007).

### 5.10.2 Bipedální lokomoce u Homininů

Získání bipedalismu jakožto běžného režimu lokomoce je považováno za nejvýraznější milník evoluce homininů a je používáno jako hlavní určující znak homininů (D'Août et al., 2004). Získání běžné pozemní bipedální lokomoce je obecně považováno za znak oddělení homininů od šimpanzů a jejich předků (Thorpe et al., 2007).

Bipedalismus je vysoce specializovaná a výjimečná forma lokomoce primátů. Bipedální lokomoce odlišuje moderního člověka od ostatních žijících primátů, protože člověk je jediným výlučným bipedem v rámci více než dvě stě dosud existujících druhů primátů. Většina vyhynulých zástupců podčeledi Homininé byla bipedální, ale otázkou zůstává

do jaké míry (Harcourt-Smith, 2007). Moderní člověk se rapidně liší od raných homininů, kteří už běžně využívali bipedální lokomoci, a tím pádem i od velkých opic, nejbližších příbuzných homininů (D'Août et al., 2004).

Homininové jsou mezi savci jedineční právě tím, že využívají vzpřímenou bipedální chůzi. Výhody bipedální lokomoce jsou značné a zahrnují například zvýšení dohlednosti, snížení tepelného zatížení organismu a usnadnění manipulace s potravou (Steedel, 1996). Vývoj obligátní bipedální lokomoce je nejvýraznějším znakem, který vznikl v rámci linie homininů. V postkraniální oblasti člověka, obzvláště na dolních končetinách, došlo k vysoce specializovaným adaptacím, které charakterizují unikátní formu lokomoce, bipedalismus (Harcourt-Smith a Aiello, 2004). Přesto jsou u moderního člověka zachovány morfologické znaky (např. kulovitý tvar hlavice humeru, laterálně postavená lopatka či široký hrudník), které jsou spojené se šplháním a zavěšováním vyšších primátů. Tyto znaky jsou pozůstatky předků člověka a moderní člověk je nevyužívá ve funkční roli, pro kterou se vyvinuly (Richmond et al., 2001). Kombinace mnoha anatomických znaků funkčně spjatých s bipedální lokomocí určuje bipedalismus jako rozhodující přirozenou formu lokomoce u moderního člověka. Někdy je však těžké rozlišit, které znaky bipedální lokomoci umožňují a které znaky jsou jejími výsledky (Harcourt-Smith, 2007).

### **5.10.3 Možné důvody vzniku bipedální lokomoce**

Bipedalismus je určujícím znakem brzkých homininů, tudíž vyznačuje rozhodující mezník odklonu linie lidí od ostatních lidoopů. Jedna z klasických teorií vysvětluje důvody k přechodu k bipedální lokomoci tím, že bipedalismus vznikl kvůli snížení výdajů energie při lokomoci vzhledem k poslednímu společnému předku šimpanzů a lidí. Lidská chůze je mnohem méně energeticky náročná než kvadrupedální i bipedální chůze šimpanzů (Sokol et al., 2007). Lidská lokomoce je energeticky specifická. U většiny savců roste výdej energie při lokomoci lineárně s rychlostí. U lidí roste výdej energie nelineárně. Při běhu je výdej energie u člověka vyšší než u většiny ostatních savců. Na druhou stranu je lidská chůze účinnější než chůze kvadrupedálního živočicha se stejnou hmotností a rychlostí. U člověka je tedy účinnější chůze než běh (Steedel, 1996; Alexander, 2004). Z evolučního hlediska je ale nutno vzít v úvahu i fakt, že vytrvalostní běh člověka je výjimečný ve srovnání s ostatními primáty. Jiní primáti mohou rychle sprintovat, ale dělají to výjimečně a pouze na krátkou vzdálenost. Žádný primát kromě člověka není schopný vytrvalostního běhu (Bramble a Lieberman, 2004).



Přesto nemůžeme s jistotou tvrdit, že bipedalismus u brzkých homininů zaručoval jednoznačné úspory energie (Schmitt, 2003). Dalšími hypotézami vysvětlující vznik bipedalismu jsou například snížení teplotního zatížení nebo větší uplatnění předních končetin při pohybových činnostech mimo lokomoci, především při příjmu potravy (Dudley, 2001).

#### **5.10.4 Modely lokomoce raných homininů**

Lokomoce ostatních primátů se stala důležitou oblastí výzkumu pro pochopení evoluce lokomoční specializace primátů a vzniku lidské bipedální lokomoce (Isler et al., 2006). Jako model lokomoce raných homininů slouží lokomoce velkých opic i dalších primátů. Z fylogenetického hlediska jsou nejpřijatelnější šimpanz bonobo (*Pan paniscus*) a šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*), protože jsou nejbližšími příbuznými člověka a mohou být zahrnuti v rámci rodu *Homo*. Z těchto dvou druhů se zdá být šimpanz bonobo na základě anatomie a evoluční historie přijatelnější, ačkoliv šimpanz učenlivý je vhodná alternativa. Gorily vykazují známky bipedální postury více než jiné opice. Přestože se jedná spíše o chování ve statických polohách než o lokomoci, gorily se stávají také důležitým zájmem výzkumů (D'Août et al., 2004). Nejdůležitějším aspektem afrických lidoopů je ten, že na rozdíl od člověka či orangutanů se nespécializují buď na stromovou, anebo pozemní lokomoci. Jejich lokomoční způsob se přizpůsobuje situaci a prostředí. Afričtí lidoopi tráví velké množství času ve stromech i na zemi. Základní forma jejich pozemní lokomoce je kotníkochoďectví, kdy zadní končetiny produkují většinu hnací síly a značná část tělesné hmotnosti je přenášena předními končetinami. Afričtí lidoopi používají také bipedální chůzi, ale jen po relativně krátkou dobu (Harcourt-Smith, 2007). Orangutani jsou vzdálenější příbuzní hominidů, avšak v rámci svého lokomočního repertoáru vykazují zajímavé znaky lokomoce, které by mohly být součástí také lokomočního repertoáru předků hominidů (D'Août et al., 2004). Orangutan je téměř výhradně stromový primát, ale jeho lokomoční režim zahrnuje šplhání, zavěšování, vertikální šplhání, brachiaci, pozemní pěštní chůzi, stromový kvadrupedalismus a dokonce i bipedalismus s pomocí předních končetin (Harcourt-Smith, 2007). Ačkoliv se adaptace orangutanů pro stromovou lokomoci začaly rozvíjet patrně až po oddělení orangutanů od ostatních velkých opic, nedávné studie dokládají, že technika bipedalismu orangutanů se podobá té lidské více než technika šimpanzů a goril (Thorpe et al., 2007).

### 5.10.5 Teorie vzniku bipedální lokomoce

Mezi modely, které navrhují hypotézu prvotního vzniku bipedální lokomoce, patří například pozemní kotníkochodectví, vertikální stromové šplhání, stromová brachiace vyúsťující v pozemní kotníkochodectví, pozemní bipedalismus s fakultativním šplháním či stromovou lokomocí a účinná pozemní bipedální chůze (Stanford, 2006). Všechny původní teorie vzniku bipedální lokomoce u kvadrupedálního předka člověka by se však daly shrnout do dvou hlavních, protichůdných modelů. Model kotníkochodectví představuje předka člověka jako živočicha praktikující pozemní kotníkochodectví, což je typ lokomoce hojně využívaný nejbližšími příbuznými člověka, africkými lidoopy. Model stromového šplhání pohlíží na vznik bipedalismu tak, že se vyvinul z rozšířenějšího typu lokomoce, stromového šplhání, což je způsob lokomoce využívaný všemi žijícími opicemi. Oba modely mají důležité a rozdílné důsledky pro pochopení evoluce lidoopí a lidské lokomoce (Kivell a Schmitt, 2009).

#### 5.10.5.1 Model kotníkochodectví

Jelikož šimpanzi a vzdálenější příbuzní člověka, gorily, využívají při pohybu po zemi kvadrupedální kotníkochodectví, model kotníkochodectví předpokládá, že předek člověka, který ještě nevyužíval bipedální lokomoci, se také pohyboval prostřednictvím pozemního kotníkochodectví (Thorpe et al., 2007). Pokud původní lidská bipedální lokomoce vznikla od stromového předka, znamená to, že se kotníkochodectví vyvinulo nezávisle u obou linií afrických lidoopů (goril a šimpanzů). Model pozemního kotníkochodectví podporují nálezy specifických morfologických znaků zejména na zápěstí a ruce, které svědčí o tomto způsobu lokomoce a vyskytují se u všech žijících afrických lidoopů (Kivell a Schmitt, 2009). Některé vědecké práce dokládají, že pozůstatky znaků funkčně spjatých s kotníkochodectvím jsou stále zachovány u fosilních nálezů homininů i u moderního člověka. Anatomické adaptace ke kotníkochodectví jsou soustředěny na přední končetinu kvůli její roli v tomto režimu lokomoce. Srovnávací anatomie vyšších primátů a fosilních nálezů brzkých homininů dokládá, že podle znaků na noze se předek člověka pohyboval pozemní lokomocí. Některé znaky na horní končetině též ukazují na pozemní lokomoci, jiné znaky na horní končetině společně se znaky trupu ukazují na schopnost šplhání. To se shoduje s primáty praktikujícími kotníkochodectví, kteří jsou i schopní lezci. Všechny tyto znaky ukazují na předka člověka pohybujícího se pozemním kotníkochodectvím (Richmond et al., 2001). Proti tomuto modelu svědčí fakt, že vlastní doba oscilace

předních končetin lidoopů, s výjimkou šimpanzů, je při chůzi delší než doba oscilace zadních končetin. To dokazuje, že končetiny hominoideů nejsou optimalizované pro kvadrupedální chůzi, ale spíše jsou přizpůsobené různým lokomočním způsobům. U šimpanzů se nejspíše druhotně přizpůsobilo rozložení váhy končetin k účinnější kvadrupedální lokomoci. To by mohlo naznačovat, že společný předek afrických lidoopů nebyl zběhlým kvadrupedem (Isler et al., 2006).

#### 5.10.5.2 Model stromového šplhání

Pro model vzniku bipedalismu ze stromové lokomoce svědčí fakt, že před dvěma až třemi miliony let raní homininé obývali lesnaté prostředí a ačkoliv se jejich zadní končetiny rychle adaptovaly pozemní bipedální lokomoci, jejich dlouhé přední končetiny si udržely úchopovou funkci. Stromová lokomoce v prostředí štíhlých nestabilních větví může být prováděna s antipronográdní pozicí trupu při zavěšení, kdy je váha nesena přímo pod oporou, nebo pronográdní pozicí trupu při kvadrupedalismu (Thorpe et al., 2007). Stromová kvadrupedální lokomoce se vyznačuje tím, že se končetiny pohybují v sagitální rovině, jsou drženy pod pronográdním trupem, kolena a lokty jsou značně flektované, ramenní a kyčelní klouby prodělávají větší sagitální exkurze. Nejpádňejším dokladem stromového kvadrupedálního předka časných bipedů je fakt, že většina fosilních hominoidů byla adaptována pro nějakou formu stromového kvadrupedalismu (Richmond et al., 2001).

Hypotéza antipronográdního šplhání předpokládá, že bipedalismus se vyvinul od předka, jenž byl původně adaptován na stromovou lokomoci, která vyžaduje značnou mobilitu všech končetin, držení těla v závěsu, častého užívání vertikální podpory. Během vertikálního šplhání a závěsu jsou všechny čtyři končetiny používány k uchopení podpory. Hypotéza vertikálního šplhání je podpořena faktem, že u člověka se vyskytuje mnoho znaků, které souvisejí se šplháním či závěsnou lokomocí a jsou společné i u velkých lidoopů. Početné znaky související se šplháním jsou zachovány i u fosilních nálezů časných homoninů. K takovým znakům lze řadit široký a mělký tvar hrudníku, dorzální pozice lopatky, laterální umístění ramene, kulovitý tvar hlavice humeru. Tyto znaky umožňují větší mobilitu ramenního pletence a jsou společné člověku i velkým lidoopům. Hypotéza vertikálního šplhání je dále podpořena biomechanickými podobnostmi mezi vertikálním šplháním a lidským bipedalismem (Richmond et al., 2001, Bačáková, 2013). Antipronográdní pozice trupu se vyskytuje u mnoha typů stromové lokomoce. Například u goril a šimpanzů se při pohybu ve větvích

dostává trup do vzpřímené polohy oproti spíše pronográdní pozici při pohybu po zemi (Thorpe et al., 2007). Elektromyografické experimenty u primátů (s výjimkou člověka) prokázaly, že jejich bipedální chůze a vertikální šplhání vykazují vzorce svalového zapojení mnohem podobnější, než jsou u kvadrupedální lokomoce. Vzorce se podobaly více i lidské bipedální lokomoci (Richmond et al., 2001).

Jednou z dalších teorií vysvětlujících původ bipedální lokomoce je stromová brachiace. Zastánci této teorie tvrdí, že bipedalismus se vyvinul z předka menšího vzrůstu, který využíval závěsnou lokomoci podobnou gibbonům (Schmitt, 2003). Gibboni jsou téměř výhradně stromovými živočichy. Na rozdíl od větších orangutanů, kteří se pohybují po většinu času s antipronográdní pozicí trupu při zavěšování a vertikálním šplhání pomalu a opatrně, gibboni používají rychlou brachiaci, skoky a velké množství bipedální chůze. Tato bipedální chůze se však dost liší od lidského bipedalismu (Isler et al., 2006). Teorii vyvrací i fakt, že většina hominoidů z období Miocénu nevykazuje velkou adaptaci k brachiaci (Harcourt-Smith, 2007).

## **5.11 Vývoj moderního člověka**

Hominoidi se objevili přibližně před 24 miliony lety (Dudley, 2001). Jedním z nejstarších známých hominoidů je Proconsul, který žil v době před asi 20 – 16 miliony let. Proconsul vykazuje stromové i pozemní adaptace a je obecně považován za předka všech velkých lidoopů a člověka (Niemitz, 2010). Rod homo je odvozen od linie hominoidů, která zahrnuje vymřelé ardipitéky, australopitéky a žijící šimpanzy a gorily. Je prokázáno, že nejbližšími příbuznými moderního člověka jsou šimpanzi, od nichž se rod homo odchýlil před 4, 5-5, 5 miliony let. K dřívějšímu oddělení od goril došlo před 5, 5-7 miliony let. K nejdůležitějším znakům odlišujících člověka od jeho příbuzných rodů z nadčeledi hominoidů patří zvětšení neokortexu, redukce předního chrupu, bipedalismus a sofistikované sociální chování založené na rozvoji frontálních a nefrontálních laloků mozku. Bipedalismus je charakteristický lokomoční znak člověka a tento rys je patrný už u australopitéka, předka člověka z doby před 4 miliony let (Dudley, 2001). Většina výzkumných prací předpokládá, že první bipedi si zachovali některé aspekty adaptace lokomočního způsobu jejich nejbližších kvadrupedálních předků. Existuje i možnost, že takové pozůstatky, třebaže možná pozmeněné, mohou

být přítomny u australopitěka nebo dokonce i u moderního člověka miliony let po vzniku bipedalismu (Richmond et al., 2001).

Znaky nejstaršího známého hominina australopitěka jsou protichůdné. Znaky dolní končetiny značí adaptivitu pro pozemní bipedalismus, zatímco zachování dlouhých horních končetin s možností velkého rozsahu pohybu do abdukce značí adaptivitu pro pohyb ve větvích (Thorpe et al., 2007). Chodidlo, tvar kyčlí, kolen i femuru naznačují, že tito jedinci chodili bipedálně (Gramsbergen, 2005). Není zcela jasné, jak se australopitěkus přesně pohyboval. Některé znaky na jeho kostře ukazují, že se jeho chůze lišila od chůze moderního člověka, některé znaky má společné s nejstarším zástupcem rodu Homo (Homo habilis). Mnoho aspektů bipedální lokomoce časných bipedů je přítomna i u bipedalismu moderního člověka (Schmitt, 2003).

Vývoj bipedální lokomoce by se dal rozdělit do dvou adaptačních posunů. První posun je dán vznikem obvyklého bipedálního chování tak, jak je to patrné u australopitěka, jenž byl sice bipedální, ale zachovával si několik jasných adaptací ke stromovému šplhání. Dalším posunem byl vznik výlučného bipedalismu, který se shoduje se vznikem rodu Homo. Zástupci rodu Homo získali postkraniální znaky svědčící o plném bipedalismu podobném lokomoci moderního člověka (Harcourt-Smith, 2007).

## 5.12 Ontogeneze lidské lokomoce

V průběhu ontogeneze člověka se lokomoce vyvíjí postupně od starších primitivních vzorů kvadrupedální lokomoce až do vertikálního bipedálního vzoru chůze (Véle, 2006). Kontrola postury a řízení lokomoce je u člověka složitá a má základy ve fylogenezi. Během fylogeneze horní končetiny získávaly stále více manuální funkci a současně se méně účastnily posturální kontroly. Kvadrupedální stoj a chůze se změnily na bipedální stoj a chůzi. Tento posun přinesl důležitý důsledek pro posturální kontrolu, protože je spojen s podstatným snížením báze opory. Prakticky všechny části nervového systému se začaly podílet na kontrole postury. Složitost a rozložení organizace lidské posturální kontroly vysvětluje, proč vývoj posturální kontroly a lokomoce u člověka trvá ve srovnání s ostatními obratlovci mnoho let, minimálně do období adolescence (Hadders-Algra, 2005).

Člověk se rodí s kontrolním systémem podobným tomu, jaký mají kvadrupedi. Ontogeneze přitom může reflektovat fylogenetické změny, které se odehrály během

evoluce (Forssberg, 1985). Lidská vývojová dráha se začne odlišovat od vývoje jiných živočichů po období nezávislé lokomoce u batolat, možná kvůli přizpůsobení odděleného pohybu paží (např. úchopu předmětu) během rytmické lokomoce (Dominici et al., 2011).

### **5.12.1 První trimenon**

V novorozeneckém období zaujímá dítě polohu s asymetrickým držením těla. Dítě nemá žádnou opěrnou bázi. Dítě naléhá na podložku od tváře přes hrudník až k oblasti pupku. Horní i dolní končetiny jsou flektovány a zatím nemají opěrnou funkci. Hlava je otočena k jedné straně, v tzv. predilekčním držení. V tomto období se nevyskytují rovnovážné funkce, protože dítě ještě nemá schopnost koaktivace, tedy schopnosti synchronního zapojení antagonistických svalových skupin a jejich vzájemné reciproční spolupráce. Naopak, v tomto období se vyskytují některé primitivní reflexy organizované na spinální, případně kmenové úrovni (Kolář, 2009).

Ve věku mezi 4. a 6. týdnem se objevuje optická fixace. Dítě začíná zvedat hlavu proti gravitaci. Hlavu zvedá mimo opěrnou bázi a předloktí opírá o podložku. Horní končetiny tedy začínají plnit opěrnou funkci. Mění se celkové držení těla. Mizí predilekční postavení hlavy a opora těla se začíná přenášet kaudálním směrem k symfýze. V poloze na zádech je dítě schopno krátkodobě zvednout dolní končetiny nad podložku. V tomto věku jsou spinální motorické vzory překryty vyššími úrovněmi řízení, proto mizí primitivní reflexy jako vzpěrná reakce, chůzový automatismus apod. Prostřednictvím koaktivace se uplatňují rovnovážné mechanismy. Objevuje se posturální aktivita fyzických svalů. Do stabilizačních funkcí zajišťujících držení těla se zapojují svaly, které jsou fylogeneticky, respektive ontogeneticky mladší (m. serratus anterior, zevní rotátory ramene, supinátory předloktí, abduktory kyčelního kloubu apod.) (Kolář, 2009).

Věk tří měsíců může být považován za hlavní věk neuromotorického vývoje. V tomto věku značně roste funkční aktivita bazálních ganglií, cerebella a parietální, temporální a okcipitální kůry. To má, mimo jiné, za následek vývojovou změnu posturální kontroly. Též se začíná objevovat cílená motorika horní končetiny (Hadders-Algra, 2005). V době přelomu prvního a druhého trimenonu je dokončena první opora; opěrnou bázi v poloze na břiše tvoří lokty a symfýza, v poloze na zádech linea nuchae, úroveň dolních úhlů lopatek a zevní kvadrant hýždřových svalů. Zásluhou vyvážené funkce mezi antagonisty

dochází v oblasti páteře i periferních kloubů k nastavení polohy umožňující nejuvhodnější statické zatížení kloubů. Objevuje se možnost úchopu, přičemž je ruka v ulnární dukci. V této fázi vývoje je dítě ještě bez lokomoce (Kolář, 2009).

Již v období prvního trimenonu jsou však vybavitelné globální pohybové vzory reflexního plazení a reflexního otáčení, které lokomočně nadprůměrně dotovaným jedincům dovolují tento pohyb provést i spontánně po reflexní stimulaci (Kračmar, 2002).

### **5.12.2 Druhý trimenon**

Uprostřed druhého trimenonu jsou hlava, horní končetina a rameno drženy proti gravitaci, oporu tvoří loket, spina iliaca anterior jedné strany a epicondylus medialis femoris opačné strany. Při úchopu se objevuje radiální uzavření ruky (Kolář, 2009). Dítě umí přemístit těžiště do strany na jeden loket a uvolnit druhou ruku k úchopu. Primitivní reflexy jsou již vyhaslé kromě reflexního úchopu na dolních končetinách (Cíbochová, 2004).

Koncem druhého trimenonu je dítě v poloze na bříše opřeno o kořen ruky a přední stranu stehna, po šestém měsíci se dítě opírá o celou dlaň a přední část kolen. Koncem druhého trimenonu je dítě schopno otočit se ze zad na břicho. V poloze na bříše i na zádech se začíná diferencovat nákročná a opěrná funkce, ale dítě je ještě bez lokomoce. Během otáčení ze zad na břicho se stává jedna dolní končetina opěrnou a druhá nákročnou, stejně tak i je tomu i u horních končetin. Vzniká reciproční vzor nároku a opory (Kolář, 2009).

### **5.12.3 Třetí trimenon**

V sedmém měsíci se objevuje první lokomoce. Dítě se začíná plazit (Cíbochová, 2004). Při plazení se dítě opírá střídavě o lokty a táhne za sebou trup, jenž je většinou přední plochy opřen o zem. Dolní končetiny se do tohoto pohybu zapojují jen velmi málo (tzv. tulenění). Plazení se u dítěte vyskytuje jen krátce a brzy přechází do plíživého pohybu, při kterém je trup opřen o zem menší plochou a dolní končetiny se již začínají aktivně podílet na pohybu (Véle, 2006). Dítě se dostává do polohy na čtyřech, ze které se může začít dostávat do šikmého sedu, jenž však v této době není stabilní (Cíbochová, 2004). Lokomoční přechod do polohy na čtyřech vychází z polohy, kdy je opora o dlaň, mediální kondyl kolena a přední stranu stehna druhostranné dolní končetiny. Vzpřimovací a nákročné končetiny jsou umístěny kontralaterálně. Tedy v případě, že je

nákročná levá horní končetina a opěrná pravá horní končetina, levá dolní končetina bude opěrná a pravá dolní končetina nákročná (Kolář, 2009, Vojta a Peters, 2010).

V osmém a devátém měsíci se objevuje vzpřímený klek a dítě začíná dostávat přes šikmý sed do vzpřímeného sedu (Cíbochová, 2004). Šikmý sed slouží pro úchop i jako přechodná lokomoční poloha. Přes tuto polohu se dítě dostává do polohy na čtyřech. V devátém měsíci se objevuje lezení po čtyřech (Kolář, 2009). Při plazení, časné fázi lokomoce, je koordinace pohybů horních i dolních končetin značně variabilní. Při lezení se však variabilita koordinace končetin snižuje ve prospěch diagonálního pohybu končetin, kdy se společně pohybují pravá horní končetina a levá zadní končetina (Hadders - Algra, 2000). Při lezení, na rozdíl od plazení, dítě zvedá trup od podložky. Končetiny se pohybují ve zkříženém vzoru chůze, paže a stehna se pohybují v sagitální rovině. Opora probíhá přes ruce a kolena (Vojta a Peters, 2010).

#### **5.12.4 Vertikalizace do stoje a chůze**

Hlavním cílem vývoje v dětství je posturální kontrola ústí v schopnost stát a chodit bez opory. Vývoj nezávislé chůze je úzce závislý na vývoji posturální kontroly (Hadders - Algra, 2010). Ve čtvrtém trimenonu se vyvíjí schopnost stát bez opory (Hadders-Algra, 2005). Od čtvrtého trimenonu se dítě vertikalizuje do stoje. Příprava na vertikalizaci probíhá již v osmém a devátém měsíci nárokem v poloze na čtyřech a vzpřímeným klekem. Ze stoje se nejprve vyvíjí chůze ve frontální rovině, tzv. ipsilaterální lokomoční model, na niž navazuje samostatná bipedální lokomoce (Kolář, 2009). Zprvu se jedná o primitivní nezralou chůzi, kdy mají horní končetiny balanční funkci a jsou drženy v abdukci a flexi, nedochází k souhybu končetin. Nedochází ke švihů dolní končetiny, dolní končetina se flektuje pouze v kyčelním a kolenním kloubu a dítě našlapuje na plná chodidla. Kroky jsou krátké a chůze není stabilní (Cíbochová, 2004). S vývinem CNS a muskuloskeletárního systému se mění charakteristický vzor chůze. Šířka kročné báze se postupně snižuje. Frekvence kroků se snižuje, zatímco délka kroku se prodlužuje. Prodlužuje se též délka oporné fáze kroku (Vaughan, 2003). Během prvních deseti týdnů chození děti snižují držení paží z vysoké flektované pozice. Souhyb horních končetin se objevuje kolem osmnáctého měsíce dítěte, nedílnou součástí chůze se souhyb horních končetin stává ve věku kolem tří a půl let (Ledebt, 2000). Chůzi lze považovat za vyzrálou ve věku asi čtyř let (Vojta a Peters, 2010).



## 5.13 Reflexní lokomoce

Existují dva komplexy pohybu vpřed (globální vzory). Jsou to reflexní plazení a reflexní otáčení. Jako spontánní vzory pohybu vpřed se tyto koordinační komplexy nevyskytují. Reflexní plazení se ve své komplexní podobě spontánně neobjevuje, obsah reflexního otáčení je srovnatelný se spontánním otáčením vyskytujícím se v průběhu motorického vývoje. Globální vzory reflektoricky vyvolatelné a výbavné jen z určité polohy těla a jen pod jistou danou stimulací. Reflexní lokomoce se skládá z dílčích vzorů motorické ontogeneze. Dílčí vzory reflexního plazení a reflexního otáčení se uskutečňují v motorickém vývoji během prvního roku života až k dosažení bipedální lokomoce (Vojta a Peters, 2010). V motorické ontogenezi se vyskytují komponenty cílené motoriky vzpřímení a pohyb vpřed, které lze charakterizovat jako částečné vzory reflexního pohybu vpřed. Jednotlivé komponenty pohybových vzorů jsou součástí každodenní motoriky člověka, ale i činnosti vrcholových sportovců (Kračmar, 2001).

### 5.13.1 Reflexní plazení

Reflexní plazení se u člověka se spontánně nevyskytuje a musí být reflektoricky vyvolané z určité definované výchozí polohy vybavovací zóny. Přestože reflexní plazení není pravým pohybem vpřed, podle svalové souhry lze vysledovat jasný lokomoční vektor, jenž směřuje kraniolaterálním směrem (Vojta a Peters, 2010).

Výchozí polohou pro reflexní plazení je poloha na břicho s hlavou rotovanou na stranu. Reflexní plazení charakterizuje pohyb vpřed ve zkříženém vzoru ve směru oporných končetin (Husárová, 2005). Hlava a krční páteř se stávají cílovým a výkonným orgánem. Vedle intersegmentálních pohybů kaudálnějších částí páteře následují pohyby ramenního a pánevního pletence a přes klíčové klouby se uskutečňuje pohyb končetin až do periferie (Vojta a Peters, 2010). Hlava se začíná otáčet na opačnou stranu, přičemž zůstává v prodloužené ose páteře. Tělo se opírá o jednu dolní končetinu a protilehlou paži, trup je nadlehčen nad podložku a připraven pro pohyb vpřed. Vyvolaný pohybový vzor aktivuje svaly celého těla a vytváří předpoklady pro vzpřimovací proces. Aktivují se mechanismy potřebné k opoře, úchopu, vzpřímení a chůze (Zounková a Šafářová, 2009).

Existují určité vývojové analogie mezi reflexním plazením a pohyby tetrapodů. Při reflexním plazení i při pohybu plazů dochází k pohybu trupu vpřed, při kterém se břicho nadzvedne lehce od podložky, a končetiny se pohybují ve zkříženém vzoru. Pohyb

probíhá přes proximální segmenty končetin směrem vpřed, opora je realizována přes distální články končetin. Hlava a krční páteř se stávají cílovým a výkonným orgánem (Vojta a Peters, 2010). U člověka chybí laterální vlnění nižších suchozemských obratlovců.

### **5.13.2 Reflexní otáčení**

Reflexní otáčení lze rozdělit do čtyř fází (Husárová, 2005). Terapeuticky se využívá těchto fází průběhu pohybu v poloze na zádech a na boku. Pohyb začíná otáčením z polohy na zádech, přechází do polohy na boku a končí v lezení po čtyřech. Reflexní otáčení je ipsilaterální model, kdy jsou stejnostranné končetiny nákročné a stejnostranné se stávají opěrnými (Zounková a Šafářová, 2009). Průběh pohybu odpovídá pohybům, jež se vyskytují v průběhu spontánního otáčení z polohy na zádech do polohy na břicho a u zdravého dítěte se objevují v průběhu šestého měsíce. Vzor reflexního otáčení zasahuje do období lezení po čtyřech, ale i k vertikální chůzi do strany, jelikož obsahuje také komponenty vertikalizace (Vojta a Peters, 2010).

## **5.14 Bipedální lokomoce**

Bipedální lokomoci moderního člověka lze přirovnat k pohybu inverzního kyvadla, kdy se těžiště postupně pohybuje nahoru a dolů. Tento způsob pohybu pomáhá zajistit efektivní změnu potencionální a kinetické energie. Stejný způsob výměny energie používají i ostatní bipedální živočichové a většina kvadrupedů (Schmitt, 2003). Ve srovnání s kvadrupedálními živočichy je takovýto přenos energie u bipedálních živočichů zvláště účinný (Steudel, 1996).

Chůze je rytmickým transitorním pohybem kyvadlového charakteru. Chůze začíná v určité výchozí poloze a přes nulové postavení prochází obloukem do jedné krajní polohy a pokračuje do druhé krajní polohy. Avšak oproti kyvadlu nepokračuje zpět, nýbrž stále dopředu a celý systém se tak rytmicky posunuje vpřed, protože je ve směru pohybu vytvářeno vždy nové kontralaterální punctum fixum. Pro každou dolní končetinu lze popsat tři oddělené pohybové fáze. Během švihové fáze postupuje končetina vpřed bez kontaktu s podložkou, během oporné fáze je končetina po celou dobu v kontaktu s podložkou a při fázi dvojí opory jsou obě končetiny ve styku s podložkou (Véle, 2006). Střídání švihové a oporné fáze končetin lze také vyjádřit jako

pohyb kyvadla. Pohyb během chůze je podobný u obou párů končetin, navzdory odlišnému rozložení váhy horních a dolních končetin a rozdílné délce končetin (Gasc, 2001). Člověk používá k pohybu vpřed zkřížený vzor chůze (Vojta a Peters, 2010). Horní končetiny se pohybují v opačném směru než homolaterální dolní končetiny (Gasc, 2001). Udržení polohy a pohyb při lokomoci zajišťují antigravitační svaly (Véle, 2006).

Kontrola postury je základem bipedální lokomoce. U člověka hraje klíčovou roli při lokomoci motorický kortex a mozeček. Význam těchto struktur je mnohem větší než u nižších obratlovců. Tak jako je tomu u ostatních obratlovců, zdá se, že i u lidí jsou lokomoční vzorce vytvářeny na spinální úrovni, nejpravděpodobněji s řízením z retikulospinálních drah. Zvýšené posturální nároky však vyžadují zapojení mozečku a kortikospinální dráhy k modifikaci každého kroku v rámci lokomočního cyklu (Ijspeert, 2002).

### **5.15 Role horní končetiny při chůzi**

Lidé mají tendenci při chůzi kývat horními končetinami. Při běžné a rychlé chůzi se horní končetina pohybuje s kontralaterální dolní končetinou, zatímco při velmi pomalé chůzi se obě horní končetiny pohybují dopředu a dozadu současně s frekvencí dvakrát rychlejší než je frekvence dolních končetin (Li et al., 2001; Whittlesey et al., 2000). Pohyb horních končetin, třebaže přirozený, není pro chůzi nutný. Člověk je schopen chodit i při provádění různých manipulačních činností, které zabraňují pažím se kývat (Park, 2008). V takových situacích zajišťuje vyrovnávací torzní činnost pletenec ramenní nebo pouze trup. Jinak však horní končetiny vykonávají pohyb podle daného vzorce.

Teorií vysvětlujících důvody vzniku pohybu horních končetin a jeho roli při bipedální lokomoci je několik. Rytmické pohyby paží při chůzi mohou být jednoduše výsledkem pasivní lokomoční dynamiky a mohou sloužit jako pasivní setrvačné tlumiče, které snižují rotaci trupu a hlavy, nebo se podílet na redukci výdeje metabolické energie. Další možnost je, že pohyby horních končetin jsou výsledkem aktivního nervového řízení prostřednictvím subkortikálního či spinálního generátoru lokomočních vzorů. To by mohl být systém, jenž se vyvinul, aby pomáhal při unikátní lidské lokomoci, nebo pozůstatek kvadrupedického období ontogenetického či fylogenetického vývoje (Blouin

a Fitzpatrick, 2010). Přesto neurologickým základem zřejmě bude princip reciproční inervace na segmentální úrovni, který je laterálně fázicky posunut o 50% krokového cyklu v intumescenci míšní pletence ramenního a podobně, ale laterálně otočen v organizaci pohybu v oblasti intumescence míšní pletence pánevního v podobném režimu, což napomáhá naší představě kvadrupedálního diagonálního lokomočního vzoru.

Ačkoliv byl pohyb paží často přirovnáván k pohybu kyvadla, není to pouze pasivní jev. Pohyb je řízen aktivací svalů ramenního pletence (Pontzer et al., 2009). I když jsou paže zavázány, aby bylo zamezeno jejich pohybu při chůzi, stále se vyskytuje aktivace svalů ramenního kloubu (Huang a Ferris, 2009). Pohyby paží jsou nejspíše výsledkem především pasivní dynamiky s využitím svalové aktivity k zahájení pohybu a opravě případných nepřesností (Collins et al., 2009). Svalová aktivita řídí rozsah pohybu paží a načasování pohybu během lokomoce. Při změnách rychlosti lokomoce nervový systém upravuje aktivaci svalů, aby se pohyb paží přizpůsobil odpovídající frekvenci. Při běhu se zvyšuje aktivace svalů horních končetin (důkazem je svalová hypertrofie horních končetin běžců sprinterů) a paže se kývají v mnohem rychlejším tempu než při běžné chůzi. Během pomalé chůze je pohyb paží ovládán prostřednictvím nízko úrovně fázové svalové aktivity (Ferris et al., 2006).

Lidé přirozeně spojují pohyby končetin. Je jednodušší pohybovat dvěma končetinami ve stejném směru s použitím homologních svalů než v opačném směru s použitím nehomologních svalů. Lidé také využívají vzory koordinace, které zachovávají nedílnou frekvenci mezi horními a dolními končetinami během rytmických aktivit jakými jsou chůze, plavání a plazení. Vzory svalové aktivace a reflexních odpovědí během aktivit zaměstnávajících více kloubů a více končetin dokazují, že spojení pohybů končetin má řídicí centrální nervovou složku. Koordinaci pohybů končetin pravděpodobně zajišťují propriospinální spojení mezi nervovými sítěmi horní a dolní končetiny (Huang a Ferris, 2009).

Nedostatek vědomého úsilí potřebného k vyvolání rytmického pohybu paží a význam automacie při chůzi podporují možnost, že je pohyb paží výsledkem řízení spinálního generátoru lokomočních vzorů (viz níže). Avšak ukazuje se, že motorický kortex a kortikospinální trakt jsou integrované části centrální nervové sítě účastníci se vzniku elektromyografické aktivity svalů paže při chůzi tak, jak to bylo dříve prokázáno pro dolní končetinu (Barthelemy a Nielsen, 2010).

Při pohybu končetin se zapojují svaly ramenního pletence, což poukazuje na spotřebu určitého množství energie. Výdej energie by proto měl být vyvážen jinými účinky pro celkový prospěch. Ačkoliv byl navržen i fakt, že pohyb paží při chůzi může být pouze evoluční pozůstatek kvadrupedalismu bez velkého účelu, je zřejmé, že pohyb paží při chůzi má nějaký fyziologický přínos. Objasnění přínosu pohybu paží při bipedální chůzi se nabízí několik (Collins et al., 2009).

Pohyb horních končetin při chůzi může stabilizovat tělo tím, že redukuje laterální výchylky trupu. Při střední rychlosti chůze se paže pohybují společně s protilehlými dolními končetinami, čímž působí proti momentu hybnosti dolních končetin a redukují tak pohyby trupu kolem dlouhé osy (Ortega et al., 2008). Snížením krouticího momentu působícího na klouby a kostní struktury souhyby končetin při chůzi optimalizují i pohyb dolních končetin. Lidé mohou chodit i bez souhybu paží, vyžaduje to však větší námahu dolních končetin kvůli většímu reakčnímu momentu chodidel (Park, 2008). Když se horní končetina pohybuje společně s kontralaterální dolní končetinou, moment hybnosti končetin se navzájem částečně vyváží a tím se sníží reakční moment mezi chodidlem a zemí (Ferris et al., 2006; Collins et al., 2009). Pokud člověk při chůzi eliminuje souhyby paží, vzroste jeho spotřeba metabolické energie (Ortega et al., 2008; Umberger, 2008). Souhyby horních končetin pravděpodobně snižují spotřebu energie při chůzi tím, že tak klesá potřeba vytvářet energeticky náročnější stabilizační strategie (Ortega et al., 2008), nebo je potřeba neutralizovat menší moment hybnosti kolem vertikální osy (Bruijn et al., 2010; Collins et al., 2009), či že jsou sníženy vertikální výchylky těžiště těla při chůzi (Umberger, 2008).

## **5.16 Koordinace končetin**

Úzká koordinace mezi končetinami se prokázala při rozmanitých lokomočních způsobech. Koordinace mezi horními a dolními končetinami se nejspíše uskutečňuje zásluhou nervových spojení mezi cervikálními a lumbosakrálními generátory vzorců pohybu v míše (MacLellan et al., 2012) s možnou účastí supraspinálního řízení suplementární motorické arey (Dietz, 2003). Některé práce poukazují na podobnosti koordinace mezi horními a dolními končetinami u lidí a mezi předními a zadními končetinami u kvadrupedů. Zdá se, že lidé mají nervové spojení mezi horními a dolními končetinami, které koordinuje vzorce svalové aktivity při různých způsobech lokomoce.

Aktivita svalů horních i dolních končetin je dobře koordinována během chůze, lezení po čtyřech či plavání (Dietz, 2003). Princip kvadrupedálního zkříženého lokomočního vzoru při šplhu na laně bez dopomoci DKK prokázala Bačáková (2013) u vrcholových závodníků tzv. olympijského šplhu na laně. Každému kroku horních končetin odpovídala kontralaterální odpověď dolních končetin pracujících v otevřeném kinematickém řetězci, nápadně připomínající chůzový vzor po virtuálním vertikálním chodníku.

Během chůze, lezení po čtyřech či plavání se horní i dolní končetiny pohybují v nedílné frekvenci, jež zachovává koordinaci končetin. Jelikož pohyb paží při plavání není kyvadlový, tento způsob lokomoce vyžaduje větší kontrolu nervového systému ve srovnání s chůzí. Nicméně i se zvýšenou nervovou kontrolou a sníženou pasivní dynamikou základní vzorec koordinace mezi horními a dolními končetinami zůstává stejný (Ferris et al., 2006). Na důležité nervové propojení mezi horními a dolními končetinami poukazuje fakt, že rytmická aktivita jednoho páru končetin postihuje elektromyografickou a reflexní aktivitu druhého páru (Patrick et al., 2009). Například při cvičení na stepperu, kdy jsou aktivně zapojovány pouze horní končetiny, které řídí pasivní pohyb dolních končetin, dojde k facilitaci aktivace svalů dolních končetin. Načasování náborů svalů dolních končetin je navíc stejné jako při cvičení s aktivním zapojením horních i dolních končetin. To podporuje existenci excitační nervové dráhy spojující motoneurony horních končetin s motoneurony dolních končetin (Ferris et al., 2006). Některé výsledky výzkumu vykazují, že časová vazba mezi cervikálními a lumbosakrálními generátory je flexibilní a závisí na způsobu chůze. Je pozoruhodné, že cervikální motoneurony projevují odlišné načasování během lidské chůze než při běhu. Pravděpodobně proto, že při těchto způsobech lokomoce jsou odlišné nastavení a pohyby horních končetin, např. flektované lokty při běhu (MacLellan et al., 2012). Nervové spojení je, pravděpodobně závislé na konkrétní činnosti. Pokud je mechanický či elektrický impuls aplikovaný na jedné dolní končetině, vznikne výrazná bilaterální elektromyografická reakce svalů paže, ale pouze během chůze. Elektromyografická reakce proximálních svalů paže chybí, pokud je impuls aplikovaný při stoje s volným kyvem paže či při sezení během psaní. Tato pozorování poukazují na flexibilní spojení horních a dolních končetin závislé na prováděném úkolu (Dietz, 2003).

## **5.17 Srovnání lidské bipedální a kvadrupedální lokomoce**

Při lezení hrají horní končetiny v mnoha směrech podobnou roli jako končetiny zadní; nesou váhu těla, stabilizují, řídí a iniciují pohyb. Při přechodných formách lokomoce mezi lezením a chůzí (dětská bipedální chůze s oporou, chůze s holemi, chůze do schodů s pomocí zábradlí) paže nenesou váhu těla, ale pomáhají stabilizovat, iniciovat a řídit pohyb. Při chůzi a běhu je podíl horních končetin na pohonu těla vpřed nulový, role pohybu horních končetin je omezena na stabilizaci torzí trupu (Harrison et al., 2013).

## **5.18 Srovnání lidské kvadrupedální lokomoce s lokomocí ostatních obratlovců**

Ačkoliv je znakem lidí bipedální lokomoce, lidé se mohou pohybovat i po všech čtyřech končetinách. Batolata lezou po čtyřech předtím, než se začnou pohybovat bez opory horních končetin. Koordinace končetin lidí při lezení vykazuje podobné znaky jakou koordinace končetin u dalších primátů i ostatních savců (MacLellan et al., 2012). Primáti pohybující se kvadrupedálně obvykle využívají diagonální sekvenci kroků, kdy dopadá na zem ruka na jedné straně a chodidlo na kontralaterální straně. Oproti tomu někteří jiní savci využívá laterální sekvenci kroků, kdy se pohybuje současně přední a zadní končetina na stejné straně (Schmitt, 2003). Kvadrupedi vykazují odlišné formy koordinace končetin při rozdílných lokomočních rychlostech a režimech (pomalá chůze, rychlá chůze, klus, cval). Koordinace má vztah také k morfologii končetin. Živočichové s krátkými končetinami využívají spíše diagonální koordinaci končetin, zatímco živočichové s dlouhými končetinami laterální koordinaci. Koordinace končetin se mění i s množstvím stability. Méně stabilní stav vyžaduje koordinaci, kdy slouží jako opora tři končetiny nebo dvě diagonální končetiny. Změny koordinace končetin v závislosti na vnějších podmínkách provádí primáti a ostatní savci, ale i člověk (Patrick et al., 2009).

Lidské lezení po čtyřech je v mnoha ohledech podobné kvadrupedální lokomoci ostatních živočichů. Přitom se ale objevuje několik znaků specifických člověku zahrnujících flexibilní spojení mezi aktivitou cervikální a lumbosakrální intumescence, rozdíly mezi reakční silou působící na horní a dolní končetiny a úroveň aktivace motoneuronu v míše (MacLellan et al., 2012). Podobnost v koordinaci pohybu mezi lidmi a ostatními kvadrupedy ukazuje, že organizace základního řízení pohybu je pravděpodobně podobná (Patrick et al., 2009). Bipedální a kvadrupedální lokomoce má

některé společné spinální neuronální kontrolní mechanismy. Tak jako u kvadrupedů, i u lidí spojují cervikální a lumbární intumescenci dlouhé propriospinální neurony. Nicméně jsou zde i zřetelné rozdíly spojené s diferenciací končetin člověka a specializací horních končetin k manipulační funkci (Dietz, 2003). Koordinace mezi cervikálními i lumbárními okruhy je dosaženo právě prostřednictvím dlouhých propriospinálních neuronů a prostřednictvím mechanického spřažení pohybu končetin a trupu. Koordinace mezi intumescencemi je závislá na režimu chůze a vnějších podmínkách. Střídavá aktivita cervikální a lumbosakrální intumescence člověka při lezení poukazuje na diagonální původ koordinace končetin v lokomoci primátů, ačkoliv lidé vykazují velkou variabilitu ve fázování končetin (MacLellan et al., 2012). Při chůzi po čtyřech se jedná o téměř čistou diagonální souhru, při velmi obtížně realizovatelném běhu po čtyřech člověk přechází do fázového posunu  $\frac{1}{4}$ , resp.  $\frac{3}{4}$  krokového cyklu.

Lidé při lezení po čtyřech používají stejnou diagonální koordinaci končetin jako kvadrupedální primáti. Mimoto, i lidská chůze a běh vykazují podobný vzor koordinace (Webb a Sparrow, 2007). Ačkoliv nejsou horní končetiny pro chůzi člověka nezbytné, pohyb paží během chůze je typicky sladěn s pohybem dolních končetin (Patrick et al., 2009). Horní končetiny se pohybují vpřed a vzad téměř ve stejný čas jako kontralaterální dolní končetiny. Rozdílem je fakt, že horní končetina obvykle není v kontaktu s podložkou. Lidská bipedální lokomoce, stejně jako lezení po čtyřech, jsou kvalitativně značně podobné diagonálnímu vzorci lokomoce jiných primátů (Webb a Sparrow, 2007).

Děti vykazují odlišnou koordinaci končetin od dospělých. Děti při lezení mají tendenci k pohybu diagonálních končetin jako páru. Vyskytuje se u nich ale i koordinace, kdy se končetiny nepohybují v páru vůbec. Mláďata jiných kvadrupedů mají též tendenci k pohybu končetin v diagonálním vzoru či úplně bez párování. Děti tedy prokazují podobnou koordinaci jako jiní mladí kvadrupedi. Ve srovnání s dětmi vykazují dospělí větší flexibilitu v koordinaci končetin. Dospělí jsou schopni i laterálního párování končetin a cvalu v závislosti na vnějších podmínkách. Absence tohoto druhu koordinace u dětí je zřejmě dána nevyzrálostí jejich nervového systému (Patrick et al., 2009). Navzdory tomu, že děti lezou po čtyřech pouze krátkou dobu jejich vývoje a nemají stavbu těla optimalizovanou pro kvadrupedalismus, lezení dětí má mnoho podobných znaků jako lokomoce kvadrupedálních savců, a zvláště primátů. K takovým znakům patří pozitivní korelace mezi trváním stojné fáze a rychlostí (to je společné pro většinu



savců), protrakce končetiny při došlapu, poměrná extenze horních končetin během lokomoce a koordinace páteře s došlapem končetin. Ačkoliv mají děti odlišnou funkční geometrii končetin, režim chůze a kinematické charakteristiky běžného lezení dětí jsou velice podobné lokomoci jiných kvadrupedálních savců (Righetti et al., 2009).

Z energetického hlediska primáti spotřebují méně metabolické energie při kvadrupedální lokomoci než při bipedální lokomoci. Lidé naopak spotřebují více energie při lezení, což souvisí s vysokou specializací nervosvalového aparátu a tělesných proporcí k specifické bipedální chůzi (MacLellan et al., 2012).

## **5.19 Řízení lokomoce – generátory vzorů pohybu**

Lidská vzpřímená lokomoce je unikátní v rámci všech žijících primátů. Během evoluce se vyvinuly specifické biomechanické znaky, které činí lidskou lokomoci mechanicky účinnou. Tyto znaky jsou spojeny s motorickými vzorci produkovanými v CNS. Kontrola postury a lokomoce jsou navzájem závislé na mnoha různých úrovních CNS od motorického kortexu k bazálním gangliím, mozkovému kmeni a míše (Grasso et al., 2000).

Chůze je komplikovaný motorický úkon vyžadující koordinaci svalů končetin a trupu. Koordinační vzorce horních a dolních končetin při lidské bipedální lokomoci vykazují společné znaky s koordinací při kvadrupedální lokomoci. Dnes je existence sítě nervových buněk produkujících specifický rytmický pohyb bez vědomého úsilí a bez pomoci periferní aferentní zpětné vazby nesporná pro velké množství obratlovců. Tyto specializované nervové okruhy jsou známé jako centrální generátory vzorů pohybu (CPG – central pattern generator) (MacKay-Lyons, 2002).

Termín CPG poukazuje na funkční síť tvořenou neurony umístěných v odlišných částech CNS. Obecně se předpokládá, že povel k začátku a konci rytmické aktivity přichází ze supraspinální úrovně (Duysens a Van der Crommert, 1998). Při řízení pohybu neurčuje mozek přesně každou kontrakci svalu, ale využívá repertoár pohybových vzorů s předem strukturovanými motorickými příkazy (Hadders-Algra, 2005). Pohybový vzor je časoprostorové schéma svalové aktivace. Pohyb se skládá z flexibilní kombinace jednoduchých dílčích pohybových vzorů (Dominici et al., 2011; Véle, 2006). Ačkoliv je často obecně přijímáno, že CPG kontrolují vzory svalové

aktivity, přijatelná je i teorie, že místo toho CPG kontrolují vzory pohybu segmentu končetiny (Grasso et al., 2000).

### **5.19.1 Fylogenetický vývoj řízení lokomoce**

Mnoho druhů živočichů využívá sítě nervových buněk specializovaných v opakování konkrétní činnosti k cyklickým vzorům, jakým jsou chůze, respirace, žvýkání a jiné rytmické aktivity (Duysens a Van der Crommert, 1998). Obecné uspořádání generátorů vzorců pohybu je podobné pro všechny sledované druhy, což je vskutku překvapivé, pokud se uváží značná odlišnost různých lokomočních způsobů od plavání, chůzi, běh, skákání až k létání (MacKay-Lyons, 2002). Motorické vzory jsou zachovány i přes značný fylogenetický odstup a morfologické rozdíly obratlovců. Podobná aktivace vzorů se nachází i u živočišných druhů, které se oddělily před více než sto miliony let. Lokomoce u lidí i jiných druhů pravděpodobně staví na společných, převážně vrozených základech. Geny, proteiny, typy buněk a sítě jsou uchovány u různých druhů s odlišným původem, kde tvoří rozmanitou formu a funkci. Staré složky nejsou vyřazeny ve prospěch úplně nové stavbě, ale přizpůsobí se k efektivnímu řešení nového problému (Dominici et al., 2011). Všichni živočichové projevují rozmanité chování a většina svalových skupin je přitom zapojena v mnoha odlišných pohybech. Daný okruh propojených neuronů může produkovat množství různých pohybů. Nejjednodušší koordinace vzniká u živočichů, kteří se pohybují prostřednictvím několika segmentů těla. Například mihule se pohybuje vlněním celého těla, které vzniká změnou pravolevého nastavení jednotlivých segmentů těla. U takových živočichů vytváří fiktivní pohybový vzor, jenž organizuje lokální pohyby při plavání, jednotlivá ganglia či malé množství ganglií nebo segmentů míchy (Marder a Bucher, 2001). Ačkoliv se pohyby při plavání vodních obratlovců značně liší od pohybů pomocí končetin suchozemských obratlovců, celková organizace lokomočního systému je pozoruhodně zachována. Proto je možné použít znalosti organizace motorického systému ryb k objasnění struktury lokomočních CPG u pozemních obratlovců a jejich zapojování končetin k pohybu (Goulding, 2009). Chápání základních principů funkce CPG je založeno na výzkumu bezobratlých a primitivních ryb, jako je mihule. Se savci však nelze ostatní živočichy srovnávat. To platí především pro člověka, u něhož je pochopení pohybových vzorců založeno pouze na nepřímých důkazech (Dietz, 2003). U člověka přináší největší důkazy studie novorozenců, u nichž ještě není descendentní supraspinální kontrola plně vyvinuta (Zehr a Duysens, 2004). Většina studií

zkoumajících zapojení nervových okruhů při kvadrupedální lokomoci byla prováděna na kočkách a krysách (Goulding, 2009).

Přechod obratlovců z vody na zem vyústil ve značnou změnu ve způsobu lokomoce. Ačkoliv je laterální vlnění trupu výborným mechanismem pohybu ve vodě, tato forma pohonu je velmi neefektivní na zemi či ve vzduchu. Většina pozemních obratlovců, kromě hadů, využívá k pohybu primárně končetin, přičemž pohyby trupu chůzi podporují. Přenášení váhy, změny postury a změny v postavení končetin hrají roli při pozemní lokomoci. Spinální okruhy potřebné pro pozemní lokomoci jsou proto složitější než ty, potřebné pro plavání (Goulding, 2009). Při chůzi či plazení během pozemní lokomoce obratlovců nastávají případy, kdy se různé klouby, končetiny či segmenty těla musí zapojovat nezávisle. V takovém případě mohou být různé segmenty, končetiny nebo skupiny antagonistických svalů podél osy těla řízeny samostatnými generátory pohybu, které mohou být spojeny proměnlivým způsobem (Marder a Bucher, 2001).

#### 5.19.1.1 Řízení lokomoce savců

Předpokládá se, že pro většinu kvadrupedálních savců je nervová kontrola lokomoce založena na CPG v rámci míchy. Například kočka má pravděpodobně alespoň jeden CPG pro každou končetinu (Dietz, 2003). Předpokládá se, že též člověk má alespoň jeden CPG pro každou končetinu (Zehr a Duysens, 2004). Spinální CPG u savců je síť s centry v cervikální a lumbární úrovni, které kontrolují přední, respektive zadní končetiny. Síť CPG pro každou končetinu zahrnuje několikanásobně propojené moduly, které kontrolují pohyb každého kloubu. Komisurální a propriospinální spojení zajišťují koordinaci mezi oběma stranami míchy a mezi předními a zadními končetinami (Goulding, 2009). Dostupné studie ukazují, že CPG mohou vytvářet koordinované motorické vzorce v izolaci, avšak výborná funkční regulace příslušných motorických vzorců vyžaduje aferentní a supraspinální vstup (Zehr a Duysens, 2004). Aferentní informace ovlivňuje centrální spinální vzorec a naopak, CPG vybírá odpovídající informaci v závislosti na vnějších podmínkách. Spinální lokomoční centrum i reflexy, které zprostředkují aferentní vstup do míchy, jsou pod kontrolou mozkového kmenu. U lidí a kočky je navíc kortikospinální kontrola lokomoce. Volní povely musí být v součinnosti se spinálním lokomočním generátorem, aby došlo ke změně chůze, například změně směru. To umožní jedinci obcházet překážky bez ztráty stability (Dietz, 2003).

### **5.19.2 Společné řízení různých forem lokomoce**

Nervové sítě produkující vzorce pohybu jsou nesmírně přizpůsobivé, schopné vytvářet odlišné motorické chování. Různé neuromodulátory a výstupy z periferní a supraspinální části nervového systému mohou přispívat ke změně motorických vzorců (Lamb a Yang, 2000). Přímý důkaz v případě mihule podporuje hypotézu, že jeden CPG vytváří různé směry plavání. Nepřímý důkaz v případě koček dokládá, že různé formy lokomoce (chůze dopředu i dozadu, klus, cval, chůze po nakloněné podložce) mohou být vytvářeny nepatrnou změnou stejného generátoru vzorců pohybu. Studie u dětí i dospělých osob též nepřímo dokládají, že stejný nervový okruh kontroluje odlišné směry chůze (Pang a Yang, 2002). Rytmické motorické aktivity u zvířat jsou z velké části tvořeny aktivitou CPG v míše, jež vytváří množství rozdílných lokomočních rytmů a vzorů. Pokud podobná organizace působí i u člověka, společný mechanismus nervové kontroly bude aktivní u mnoha různých rytmických pohybů končetin. Lidé používají rozmanité rytmické motorické vzorce během pozemní i vodní lokomoce při chůzi, běhu, jízdě na kole, lezení, plazení a plavání. Ukazuje se, že několik vzorů rytmického pohybu by mohlo být regulováno podobnými okruhy. Vzor kontroly patrně přísluší všeobecně všem formám rytmického pohybu horních a dolních končetin (Zehr et al., 2004). Pohyby zahrnující koordinovanou rytmickou aktivitu jednoho či obou párů končetin tak mají pravděpodobně společnou nervovou kontrolu, přestože se mechanika různých pohybů značně liší (Klimstra et al., 2009).

### **5.19.3 Řízení bipedální lokomoce**

U kvadrupedů má reflexní propojení předních a zadních končetin funkční význam pro rychlý přenos informací o terénu. Avšak je nejasné, v jakém rozsahu zůstávají takové dráhy u bipedálního člověka (Haridas a Zehr, 2003). Nelze očekávat, že se nervový systém u různých druhů živočichů zásadně mění s evolucí. Proto není překvapivé, že mezi bipedy a kvadrupedy není žádný zásadní rozdíl v základním mechanismu řízení vlastní lokomoce. Základní míšní nervový mechanismus je s největší pravděpodobností podobný u kvadrupedální i bipedální lokomoce (Dietz, 2003). Ačkoliv jsou lidé bipedi, bylo prokázáno, že využívají zbytkový kvadrupedální mechanismus koordinace (Zehr a Duysens, 2004). Koordinace horních a dolních končetin člověka při chůzi, plazení či plavání je zajištěna díky spojení centrálních generátorů pohybových vzorců, z nichž dva kontrolují horní končetiny a dva dolní končetiny (Balter a Zehr, 2007). Nicméně také existují rozdíly v některých aspektech řízení, pokud jde o vztah mezi centrálním

mechanismem a periferním vstupem. Například regulace bipedální chůze vyžaduje specifické nervové mechanismy k udržení vzpřímené polohy těla. Navíc, automacie izolované míchy k vytváření lokomočních pohybů je značně větší u kočky nebo krysy než u opic či lidí (Dietz, 2003). Rozdíl může být dán zvýšeným vlivem kortikospinální dráhy u primátů. Chůze primátů závisí více na supraspinálním řízení. Spinální okruh pro lokomoci je utlumen supraspinálním vstupem. Příčinou tohoto útlumu je pravděpodobně osvobození rukou a paží od lokomočních pohybů (Dietz, 2003; Duysens a Van der Crommert, 1998). Jednoduché pohybové vzory, jako je zkřížený pohyb končetin při chůzi, jsou uloženy v míše. Složitější posturální úkony zajišťující vzpřímenou polohu těla při lokomoci se nacházejí v podkorových centrech. Složitě ideomotorické programy jsou uloženy v asociačních oblastech mozkové kůry. Ideomotorické programy jsou odeslány do výstupních motorických drah a integrují se s posturální aktivitou v míšní neuronové síti (Véle, 2006). Motorický kortex, kortikospinální dráha a míšní okruhy včetně potenciálního centrálního generátoru vzorců pohybu v míše nepracují odděleně, ale spíše jako integrované okruhy, které vzájemně zajišťují optimální kontrolu za všech okolností (Barthelemy a Nielsen, 2010).

Ačkoliv člověk může chodit i bez pohybu paží, během lokomoce se paže přirozeně rytmicky pohybují. Paže se pohybují, aniž by tomu člověk věnoval vědomou pozornost. Lokomoční aktivity jako je chůze, běh či plavání všechny zahrnují zřetelné rytmické vzorce pohybu paží a aktivity svalů paže. Rytmický pohyb paží je během lokomoce koordinovaný s dolními končetinami. Pohyb paží během chůze je kontrolován spinálními CPG okruhy. Spinální okruhy pro rytmický pohyb paží (CPG) pomáhají koordinovat horní a dolní končetiny během lokomoce. Aktivita CPG se překrývá se supraspinálními a periferními vstupy, které mohou dotvářet základní pohybový vzorec pro konkrétní potřeby jedince během lokomoce (Zehr et al., 2004). Nervová kontrola rytmického pohybu paží u člověka je řízena proprioreceptivně regulovanou aktivitou CPG podobnou jako u dolních končetin při chůzi a vykazuje podobné znaky koordinace mezi končetinami jako při lokomoci u kočky. U člověka se síla spojení mezi horními končetinami zdá být slabší než mezi dolními končetinami. To je pravděpodobně způsobeno potřebou udržovat rovnováhu a rytmicky přenášet váhu z jedné nohy na druhou při lokomoci (Ustinova et al., 2006) či zvýšenou potřebou používat horní končetiny při běžných denních činnostech jednotlivě ve srovnání s dolními končetinami (Zehr a Duysens, 2004).

## 5.20 Lokomoce přes pletenec ramenní

Pletenec ramenní primárně zajišťuje lokomoci v průběhu prvního roku života člověka (Vystrčilová et al., 2006). Dítě během svého ontogenického vývoje prochází kvadrupedálními formami lokomoce, kdy je lokomoce zajišťována pletencem pánevním i ramenním. Jedná především o plazení a lezení po čtyřech. Poslední fází vývoje lidské kvadrupedální lokomoce je stoj a chůze dítěte s oporou o předměty, tedy kvadrupedální lokomoce ve vertikále (Kračmar et al., 2011). Ve čtvrtém trimenonu života dítěte se pletenec ramenní od lokomoce osvobozuje. Původní kvadrupedální model lokomoce, kdy pracují v uzavřených kinematických řetězcích pletenec pánevní i ramenní, je transformován v bipedální formu lokomoce. Primární funkcí pletence pánevního zůstává lokomoce (Kračmar et al., 2007).

Bipedální lokomoci pletenec ramenní přímo nezajišťuje (Vystrčilová et al., 2006). Hlavní funkcí pletence ramenního se stává manipulace a úchop (Véle, 2006). Původní lokomoční funkce pletence ramenního však nemizí, pouze je zasunuta za funkci manipulace a úchopu (Véle, 2006). Lokomoční funkce pletence ramenního bývá využívána především v různých formách sportovních a rekreačních aktivit, např. plavání, běh na lyžích, nordic walking, pádlování či lezení na stěně (Kračmar et al., 2007). U sportů využívajících lokomoční funkci horních končetin k pohybu vpřed (běh na lyžích, nordic walking, pádlování) byly nalezeny jisté podobnosti s reflexním plazením Vojtova principu (Škopek et al., 2012).

Ačkoliv se globální pohybové vzory reflexní lokomoce spontánně nevyskytují, zdá se, že jejich komponenty jsou zahrnuty nejen v lidské ontogenezi, ale i ve sportovních aktivitách (Kračmar et al., 2008)

Při plavání lze kvadrupedální vzor lokomoce využít pouze u plavání po hladině, kdy je možné přenášet paže pro následující záběr vzduchem, bez odporu vodního prostředí (Dvořák et al., 2005). Na kvadrupedálním zkříženém vzoru jsou založeny techniky kraul a znak. V těchto technikách jsou hlavním generátorem propulzní síly paže. Symetrické techniky prsa a motýlek využívají vertikální vlnění. U motýlka jsou paže přenášeny vzduchem, u techniky prsa jsou vedeny pod vodní hladinou. Při pohybu pod hladinou nelze provádět nárok vzduchem, proto zkřížený lokomoční vzor ztrácí na významu. Pro plavání pod hladinou je proto využito vertikální vlnění těla podobné

tomu, jaké využívají kytovci (Kračmar et al., 2009). Propulzní síla je generována především trupem a dolními končetinami. Vzniká alternativní lidská lokomoce, protože tento pohyb není obsahem lidské lokomoce (Dvořák et al., 2005).

Při běhu na lyžích je tvořena propulzní síla horními končetinami prostřednictvím odpichu hůlek a dolními končetinami prostřednictvím odrazu lyže. I přes mechanickou odlišnost běhu na lyžích od kvadrupedální i bipedální chůze lze sledovat kinematickou podobu těchto způsobů lokomoce. Rytmičké pohyby paží a dolních končetin jsou podobně pohybům končetin při chůzi i běhu. Při běhu na lyžích je využíváno několik technik lišících se, mimo jiné, odlišnou koordinací končetin. V technice střídavého běhu se uplatňuje diagonální koordinace končetin, kdy dochází k odpichu hole současně s odrazem kontralaterální dolní končetiny. Soupažný běh je charakterizován odrazem z jedné dolní končetiny následovaným odpichem obou holí. Techniku oboustranné bruslení tvoří cyklus složený ze soupažného odpichu a dvou odrazů a skluzů dolních končetin. Koordinace končetin je přizpůsobována sklonu terénu. (Cignetti et al., 2009).

Během chůze s holemi (nordic walking) dochází k značnému nárůstu aktivity zádových svalů a svalů pletence ramenního a vzniká kontralaterální svalové propojení spodní poloviny těla s pletencem ramenním, jež posiluje tento svalový řetězec zásluhou zapojení horních končetin do lokomoce (Škopek et al., 2012). Při chůzi s holemi se mění koordinace svalů pletence ramenního z režimu práce při pohybu končetin během volné chůze do režimu práce pro vytváření propulzní síly (Kračmar et al., 2008). Při tomto způsobu lokomoce pletenec ramenní nepřebírá antigravitační funkci, pouze se jí účastní. Proto nemůže být chůze s holemi brána jako kvadrupedální lokomoce ve vertikále, ale jen jako lokomoce, která využívá kvadrupedální vzor (Škopek et al., 2012).

Pohyb při záběru vpřed na kajaku je lokomoce zajišťovaná především pletencem ramenním a trupem. Dolní končetiny a pletence pánevní v tomto případě mají především funkci fixační, přenosnou a rovnovážnou (Kračmar, 2001).

U sportovních činností, u kterých je lokomoce zajišťována přes pletenec ramenní, jako jsou lezení na lezecké stěně, šplh, pádlování na kajaku, klasická technika běhu na lyžích, chůze s holemi a plavecké techniky kraul a znak lze spatřit tvarové ekvivalenty pohybu při reflexním plazení (Vystrčilová et al., 2006). Tyto pohybové aktivity se vyznačují tím, že je vytvořeno další punctum fictum na akru horní končetiny. Obecně se

ukazuje, že hlavním svalem zajišťujícím lokomoci v oblasti pletence ramenního je m. latissimus dorsi. Ten v reflexní lokomoci pracuje ve fyzické shodě s dlouhými hlavami svalů m. triceps brachii a m. biceps brachii (Kračmar et al., 2008).



## 6. Závěr

V úkolu č. 1 byla popsána lokomoce obratlovců od bezčelistnatých obratlovců, přes pohyb ryb, obojživelníků, plazů až k pohybu savců. Současně byla řešena otázka změny morfologie trupu a končetin, které se pojí s vývojem lokomoce. Zvláštní pozornost byla věnována lokomoci primátů.

Úkol č. 2 byl splněn. Byl popsán průběh lidské lokomoce během prvního roku života. Ze spontánních lokomočních vzorů vyskytujících se během prvního roku života bylo vybráno lezení po čtyřech, které bylo srovnáno s lokomocí kvadrupedálních živočichů. Byly nalezeny podobné znaky u lezení po čtyřech a lokomoce kvadrupedálních savců, především primátů. Podobné znaky se objevují v kinematické charakteristice lokomoce a v koordinaci pohybu končetin, což ukazuje, že organizace základního řízení pohybu je pravděpodobně podobná. U reflexních komplexů pohybu vpřed, které sice nejsou součástí spontánní motoriky člověka, ale lze je reflexně vyvolat, byly nalezeny určité vývojové analogie mezi reflexním plazením a pohyby tetrapodů.

Úkol č. 3 byl splněn. Role horní končetiny v bipedální lokomoci se ukázala být důležitá. Horní končetiny jsou sice osvobozeny od lokomoce a při chůzi lze vykonávat manipulační funkci horních končetin, jinak však horní končetiny vykonávají pohyb podle určitého vzorce. Pohyb horních končetin snižuje spotřebu energie při chůzi a pomáhá stabilizovat trup.

Pro úkol č. 4 byla lidská lokomoce rozdělena na lokomoci bipedální, jež je hlavním typem lokomoce v dospělém věku, a lokomoci kvadrupedální, která se vyskytuje v ontogenezi především během prvního roku života, avšak člověk ji je schopen vykonávat i později. Kvadrupedální lokomoce byla srovnávána s lokomocí ostatních obratlovců při úkolu č. 2. Při srovnání kvadrupedální lokomoce dětí a dospělých se ukázalo, že ve srovnání s dětmi vykazují dospělí větší flexibilitu v koordinaci končetin. Tento jev se vyskytuje i při srovnávání lokomoce mláďat a dospělých jedinců kvadrupedálních živočichů a souvisí pravděpodobně s nevyzrálostí nervové soustavy mladých jedinců. Bipedální lokomoce vyžaduje specifické nervové mechanismy k udržení vzpřímené polohy těla. Bylo však zjištěno, že bipedální i kvadrupedální lokomoce vykazují podobný vzor koordinace. Srovnání lidské bipedální lokomoce s lokomocí jiných obratlovců bylo tedy řešeno především z evolučního pohledu. Bylo

představeno několik modelů lokomočního chování, které má podobné znaky jako bipedální lokomoce a které mohlo být počátkem bipedalismu raných homininů.

V úkolu č. 5 byly popsány sportovní aktivity, u nichž přebírá pletenec ramenní lokomoční funkci. Tyto aktivity využívají kvadrupedální vzor lokomoce a uplatňuje se u nich koordinace končetin podobná jako u kvadrupedální lokomoce. Sportovní aktivity realizované přes pletenec ramenní obsahují tvarové ekvivalenty pohybu při reflexním plazení.

Na základě zjištěných informací lze utvořit závěr, že lidská lokomoce má stejný základ řízení jako lokomoce kvadrupedálních živočichů. Nicméně také existují rozdíly v některých aspektech řízení, pokud jde o vztah mezi centrálním mechanismem a periferním vstupem. Například regulace bipedální chůze vyžaduje specifické nervové mechanismy k udržení vzpřímené polohy těla. Odlišnosti od lokomoce ostatních kvadrupedů jsou patrné i u jiných primátů. Rozdíl může být dán zvýšeným vlivem kortikospinální dráhy u primátů. Chůze primátů závisí více na supraspinálním řízení. Spinální okruh pro lokomoci je utlumen supraspinálním vstupem. Příčinou tohoto útlumu je pravděpodobně osvobození rukou a paží od lokomočních pohybů a získání manipulační funkce horních končetin.

Společný základ řízení lidské lokomoce je patrný i u bipedální lokomoce, projevuje se však především ve způsobech lokomoce, kdy pletenec ramenní přebírá původní lokomoční funkci. Ukazuje se, že vazba mezi cervikálními a lumbosakrálními generátory pohybu je flexibilní a závislá na způsobu lokomoce. Tohoto faktu lze využít v léčebné rehabilitaci při obnově pohybové funkce.

## 7. Seznam literatury

ABOURACHID, A., HERBIN, M., HACKERT, R., MAES, L., MARTIN, V. Experimental study of coordination patterns during unsteady locomotion in mammals. *The Journal of Experimental Biology*, 2007, vol. 210, p. 366-372.

ALEXANDER, R. M. Bipedal animals, and their differences from humans. *Journal of Anatomy*, 2004, vol. 204, p. 321-330.

BAČÁKOVÁ, R. *Deskripce kvadrupedálního lokomočního diagonálního vzoru při specifické sportovní lokomoci (šplh, chůze, šlyb) : disertační práce*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, Fakulta tělesné výchovy a sportu, 2013.

BALTER, J. E., ZEHR, E. P. Neural coupling between the arms and legs during rhythmic locomotor-like cycling movement. *Journal of neurophysiology*, 2007, vol. 97, p. 1809-1818.

BARTHELEMY, D., NIELSEN, J. B. Corticospinal contribution to arm muscle activity during human walking. *The Journal of Physiology*, 2010, vol. 588, no. 6, p. 967-979.

BŁASZCZYK, J. W., DOBRZECKA, C. Speed control in quadrupedal locomotion: principles of limb coordination in the dog. *Acta neurobiologie experimentalis*, 1989, vol. 49, p. 105-124.

BLOUIN, J.-S., FITZPATRICK, R. C. Swing those arms: automatic movement controlled by the cerebral cortex. *The Journal of Physiology*, 2010, vol. 588, no. 7, p. 1029-1030.

BRAMBLE, D. M., LIEBERMAN, D. E. Endurance running and the evolution of Homo. *Nature*, 2004, vol. 432, p. 345-352.

BRUIJN, S. M., MEIJER, O. G., BEEK, P. J., VAN DIEËN, J. H. The effects of arm swing on human gait stability. *The Journal of Experimental Biology*, 2010, vol. 213, p. 3945-3952.

CARROL, R. L., IRWIN, J., GREEN, D. M. Thermal physiology and the origin of terrestriality in vertebrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2005, vol. 143, p. 345-358.

CÍBOCHOVÁ, R. Psychomotorický vývoj dítěte v prvním roce života. *Pediatric pro praxi*, 2004, roč. 6, s. 291-297.

CIGNETTI, F., SCHENA, F., ZANONE, P. G., ROUARD, A. Dynamics of coordination in cross-country skiing. *Human movement science*, 2009, vol. 28, p. 204-217.

- CLACK, J. A. The Fin to Limb Transition: New Data, Interpretations, and Hypotheses from Paleontology and Developmental Biology. *Earth and Planetary Sciences*, 2009a, vol. 37, p. 163-179.
- CLACK, J. A. The Fish–Tetrapod Transition: New Fossils and Interpretations. *Evolution: Education and Outreach*, 2009b, vol. 2, p. 213–223.
- CLARK, J., CAROLL, R. L. Romeriid reptiles from the Lower Permian. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 1973, p. 353-407.
- COATES, M. I., COHN, M. J. Fins, limbs, and tails: outgrowths and axial patterning in vertebrata evolution. *BioEssays*, 1998, vol. 20, p. 371-381.
- COATES, M. I., JEFFERY, J. E., RUTA, M. Fins to limbs: what the fossils say. *Evolution & Development*, 2002, vol. 4, no. 5, p. 390-401.
- COATES, M. I., RUTA, M., FRIEDMAN, M. Ever since owen: Changing perspectives on the early evolution of tetrapods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2008, vol. 39, p. 571-592.
- COLLINS, S. H., ADAMCZYK, P. G., KUO, A. D. Dynamic arm swinging in human walking. *Proceeding of the royal society B*, 2009, vol. 276, p. 3679-3688.
- D'AOUÛT, K., VEREECKE, E., SCHOONAERT, K., DE CLERCQ, D., VAN ELSACKER, L., AERTS, P. Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. *Journal of Anatomy*, 2004, vol. 204, p. 353-361.
- DICKINSON, M. R., FARLEY, C. T., FULL, L. R., KOEHL, M., KRAM, R., LEHMAN, S. How Animals Move: An Integrative View. *Science*, 2000, vol. 288, p. 100-106.
- DIETZ, V. Do human bipeds use quadrupedal coordination? *Trends in Neurosciences*, 2002, vol. 25, no. 9, p. 462-467.
- DIETZ, V. Spinal cord pattern generators for locomotion. *Clinical Neurophysiology*, 2003, vol. 114, p. 1379-1389.
- DIETZ, V., MICHEL, J., Human Bipeds Use Quadrupedal Coordination during Locomotion. *Annals Of The New York Academy Of Science*, 2009, vol. 1164, no. 9, p. 97-103.
- DIETZ, V. Quadrupedal coordination of bipedal gait: implications for movement disorders. *Journal of Neurology*, 2011, vol. 258, no. 8, p. 1406-1412.
- DIOGO, R., ABDALA, V., AZIZ, M. A., LONERGAN, N., WOOD, B. A. From fish to modern humans – comparative anatomy, homologies and evolution of the pectoral and forelimb musculature. *Journal of Anatomy*, 2009, vol. 214, p. 694-716.

DOMINICI, N., IVANENKO, Y. P., CAPPELLINI, G., D'AVELLA, A., MONDÌ, V., CICCHESE, M., FABIANO, A.; SILEI, T.; DI PAOLO, A.; GIANNINI, C.; POPPELE, R. E.; LACQUANITI, F. Locomotor Primitives in Newborn Babies and Their Development. *Science*, 2011, vol. 334, p. 997-999.

DUDLEY, R. Limits to human locomotor performance: phylogenetic origins and comparative perspectives. *The journal of experimental biology*, 2001, vol. 204, p. 3235-3240.

DUNBAR, D. C., MACPHERSON, J. M., SIMMONS, R. W., ZARCADES, A. Stabilization and mobility of the head, neck and trunk in horses during overground locomotion: comparisons with humans and other primates. *The Journal of Experimental Biology*, 2008, vol. 211, p. 3889-3907.

DUYSENS, J., VAN DER CROMMERT, H. W. Neural control of locomotion; Part 1: The central pattern generator from cats to humans. *Gait and Posture*, 1998, vol. 7, no. 3, p. 131-141.

DVOŘÁK, T., KRAČMAR, B., SMOLÍK, P. Vliv alternativní lidské lokomoce na pohybovou soustavu. *Česká kinantropologie*, 2005, roč. 9, č. 2, p. 29-40.

FERRIS, D. P., HUANG, H. J., KAO, P. Moving the arms to activate the legs. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 2006, vol. 34, no. 3, p. 113-120.

FORSSBERG, H. Ontogeny of human locomotor control I. Infant stepping, supported locomotion and transition to independent locomotion. *Experimental brain research*, 1985, vol. 57, p. 480-493.

GASC, J. P. Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 2001, vol. 131, no. 1, p. 121-133.

GOULDING, M. Circuits controlling vertebrate locomotion: moving in a new direction. *Nature Reviews Neuroscience*, 2009, vol. 10, no. 7, p. 507-518.

GRAMSBERGEN, A. Postural Control in Man: The Phylogenetic Perspective. *Neural plasticity*, 2005, vol. 12, no. 2-3, p. 77-88.

GRASSO, R., ZAGO, M., LACQUANITI, F. Interactions Between Posture and Locomotion: Motor Patterns in Humans Walking With Bent Posture Versus Erect Posture. *Journal of Neurophysiology*, 2000, vol. 83, p. 288-300.

GRIFFIN, T. M., MAIN, R. P., FARLEY, C. T. Biomechanics of quadrupedal walking: how do four-legged animals achieve inverted pendulum-like movements? *The Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, p. 3545-3558.

HADDERS - ALGRA, M. The Neuronal Group Selection Theory: a framework to explain variation in normal motor development. *Developmental Medicine & Child Neurology*, 2000, vol. 42, p. 566-572.

- HADDERS - ALGRA, M. Variation and Variability: Key Words in Human Motor Development. *Physical therapy*, 2010, vol. 90, no. 12, p. 1823-1837.
- HADDERS-ALGRA, M. Development of postural control during the first 18 months of life. *Neural plasticity*, 2005, vol. 12, no. 2-3, p. 99-108.
- HAINES, L., CURRIE, P. D. Morphogenesis and evolution of vertebrate appendicular muscle. *Journal of Anatomy*, 2001, vol. 199, p. 205-209.
- HALL, B. K. Development of the clavicles in birds and mammals. *Journal of Experimental Zoology*, 2001, vol. 289, no. 3, p. 153-161.
- HANNA, J. B., POLK, J. D., SCHMITT, D. Forelimb and Hindlimb Forces in Walking and Galloping Primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006, vol. 130, p. 529-535.
- HARCOURT-SMITH, W. E. The origins of bipedal locomotion. In: Henke, W., Tattersall, I. (eds.). *Handbook of paleoanthropology. Phylogeny of hominids*. 3rd edition. Berlin: Springer, 2007. p. 1483-1518.
- HARCOURT-SMITH, W. E., AIELLO, L. C. Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy*, 2004, vol. 204, p. 403-416.
- HARIDAS, C., ZEHR, E. P. Coordinated interlimb compensatory responses to electrical stimulation of Cutaneous Nerves in the Hand and Foot During Walking. *Journal of Neurophysiology*, 2003, vol. 90, p. 2850-2861.
- HARRISON, S. J., KUZNETSOV, N., BREHEIM, S. Flexible Kinesthetic Distance Perception: When Do Your Arms Tell You How Far You Have Walked? *Journal of Motor Behavior*, 2013, vol. 45, no. 3, p. 239-247.
- HASE, K., KHANG, G., EOM, G. A simulation study on the evolution of hopping motions in animals. *IEEE Transitions on Systems, Man and Cybernetics - Part C*, 2004, vol. 34, no. 3, p.353-362.
- HERR, H. M., HUANG, G. T., MCMAHON, T. A. A model of scale effects in mammalian quadrupedal running. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, vol. 205, p. 959-967.
- HOSOIDO, T., MORI, F., KIYOTO, K., TAKAGI, T., SANO, Y., GOTO, M., NAKAJIMA, K., WADA, N. Qualitative Comparison between Rats and Humans in Quadrupedal and Bipedal Locomotion. *Journal of Behavioral and Brain Science*, 2013, vol. 3, p. 137-149.
- HUANG, H. J., FERRIS, D. P. Upper and Lower Limb Muscle Activation Is Bidirectionally and Ipsilaterally Coupled. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 2009, vol. 41, no. 9, p. 1778-1789.

Husárová, R. Využití Vojtovy techniky u dospělých. *Rehabilitácia*, 2005, roč. 42, č. 3, s. 138-144.

CHEN, J. J., PEATTIE, A. M., AUTUMM, K., FULL, R. J. Differential leg function in a sprawled-posture quadrupedal trotter. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, vol. 209, p. 249-259.

CHRISTEL, M. I., BILLARD, A. Comparison between macaques' and humans' kinematics of prehension: the role of morphological differences and control mechanisms. *Behavioural Brain Research*, 2002, vol. 131, p. 169-184.

IJSPEERT, A. J. Locomotion, Vertebrate. In: Arbib, M. A. (ed.). *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*. 2nd edition. Massachusetts: The MIT Press, 2003 p. 649-654.

ISLER, K., PAYNE, R. C., GÜNTER, M. M., THORPE, S. K., LI, Y., SAVAGE, R., CROMPTON, R. H. Inertial properties of hominoid limb segments. *Journal of Anatomy*, 2006, vol. 209, p. 201-218.

KIVELL, T. L., SCHMITT, D. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, vol. 106, no. 34, p. 14241-14246.

KLIMSTRA, M. D., THOMAS, E., STOLOFF, R. H., FERRIS, D. P., ZEHR, P. E. Neuromechanical considerations for incorporating rhythmic arm movement in the rehabilitation of walking. *Chaos*, 2009, vol. 19, p. 026102-1-14.

KOLÁŘ, P. Neuromotorický vývoj a jeho vyšetření. In: Houdek, L. (ed.). *Rehabilitace v klinické praxi*. Praha: Galén, 2009. s. 96-105). ISBN: 978-80-7262-657-1

KRAČMAR, B. Využití teorie reflexní lokomoce při kvalitativní analýze sportovní činnosti. *Rehabilitácia*, 2001, roč. 34, č. 3, s. 157-170.

KRAČMAR, B. *Kineziologická analýza sportovního pohybu*. Praha: Triton, 2002.

KRAČMAR, B., BAČÁKOVÁ, R., MIKULÍKOVÁ, P., HROUZOVÁ, L., HOJKA, V. Nordic walking, vliv na pohybovou soustavu člověka. *Česká kinantropologie*, 2011, roč. 15, č. 1, s. 101-110.

KRAČMAR, B., NOVOTNÝ, P. O., MRŮZKOVÁ, M., DUFKOVÁ, A., SUCHÝ, J. Lidská lokomoce přes pletenec ramenní. *Rehabilitácia*, 2007, roč. 44, č. 1, s. 3-13.

KRAČMAR, B., SMOLÍK, P., BAČÁKOVÁ, R. Kineziologický obsah delfínového vlnění jako alternativní formy lidské lokomoce. *Rehabilitácia*, 2009, roč. 46, č. 1, s. 60-64.

- KRAČMAR, B., TLAŠKOVÁ, P., MRŮZKOVÁ, M. Geneticky determinovaný pohybový program při zapojení svalů v oblasti ramenního pletence při nordic walking. *Rehabilitácia*, 2008, roč. 45, č. 2, s. 67-73.
- LAMB, T., YANG, J. F. Could Different Directions of Infant Stepping Be Controlled by the Same Locomotor Central Pattern Generator? *Journal of Neurophysiology*, 2000, vol. 83, p. 2814-2824.
- LARSON, S. G., STERN, J. T. Humeral retractor EMG during quadrupedal walking in primates. *The Journal of Experimental Biology*, 2007, vol. 210, p. 1204-1215.
- LEDEBT, A. Changes in arm posture during early acquisition of walking. *Infant behavior & development*, 2000, vol. 23, p. 79-89.
- LEE, D. V. Effects of grade and mass distribution on the mechanics of trotting in dogs. *The Journal of Experimental Biology*, 2010, vol. 214, p. 402-411.
- LEE, D. V., STAKEBAKE, E. F., WALTER, R. M., CARRIER, D. R. Effects of mass distribution on the mechanics of level trotting in dogs. *The Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, p. 1715-1728.
- LI, Y., WANG, W., CROMPTON, R. H., & GUNTHER, M. M. Free vertical moments and transverse forces in human walking and their role in relation to arm-swing. *The Journal of Experimental Biology*, 2001, vol. 204, p. 47-58.
- LIŠKA, M. *Fylogenetické aspekty lidské lokomoce: diplomová práce*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, Fakulta tělesné výchovy a sportu, 2010. 93 s. Vedoucí diplomové práce Bronislav Kračmar.
- MACKAY-LYONS, M. Central pattern generation of locomotion: A review of the evidence. *Physical therapy*, 2002, vol. 82, p. 69-83.
- MACLELLAN, M. J., IVANENKO, Y. P., CAPPELLINI, G., SYLOS LABINI, F., LACQUANITI, F. Features of hand - foot crawling behavior in human adults. *Journal of neurophysiology*, 2012, vol. 107, p. 114-125.
- MARDER, E., & BUCHER, D. Central pattern generators and the control of rhythmic movements. *Current Biology*, 2001, vol. 11, p. 986-996.
- MCGONNELL, I. M. The evolution of the pectoral girdle. *Journal of Anatomy*, 2001, p. 189-194.
- METSCHER, B. D., TAKAHASHI, K., CROW, K., AMEMIYA, C., NONAKA, D. F., WAGNER, G. P. Expression of Hoxa-11 and Hoxa-13 in the pectoral fin of a basal ray-finned fish, *Polyodon spathula*: implications for the origin of tetrapod limbs. *Evolution & Development*, 2005, vol. 7, no. 3, p. 186-195.
- NIEMITZ, C. The evolution of the upright posture and gait - a review and the new synthesis. *Naturwissenschaften*, 2010, vol. 97, p. 241-263.



- O' REILLY, J. C., SUMMERS, A. P., RITTER, D. A. The Evolution of the Functional Role of Trunk Muscles During Locomotion in Adult Amphibians. *American Zoologist*, 2000, vol. 40, p. 123-135.
- ORTEGA, J. D., FEHLMAN, L. A., FARLEY, C. T. Effects of aging and arm swing on the metabolic cost of stability in human walking. *Journal of Biomechanics*, 2008, vol. 41, no. 16, p. 3303-3308.
- PANG, M. Y., YANG, J. F. Sensory Gating for the Initiation of the Swing Phase in Different Directions of Human Infant Stepping. *The Journal of Neuroscience*, 2002, vol. 22, no. 13, p. 5734-5740.
- PARK, J. Synthesis of natural arm swing motion in human bipedal walking. *Journal of Biomechanics*, 2008, vol. 41, p. 1417-1426.
- PATRICK, S. K., NOAH, J. A., YANG, J. F. Interlimb Coordination in Human Crawling Reveals Similarities in Development and Neural Control With Quadrupeds. *Journal of Neurophysiology*, 2009, vol. 101, p. 603-613.
- POLK, J. D. Adaptive and phylogenetic influences on musculoskeletal design in cercopithecine primates. *The Journal of Experimental Biology*, 2002, vol. 205, p. 3399-3412.
- PONTZER, H., HOLLOWAY, J. H., RAICHLLEN, D. A., LIEBERMAN, D. E. Control and function of arm swing in human walking and running. *The Journal Of Experimental Biology*, 2009, vol. 212, p. 523-534.
- PREUSCHOFT, H. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? *Journal of Anatomy*, 2004, vol. 204, p. 363-384.
- PREUSCHOFT, H., HOHN, B., SCHERF, H., SCHMIDT, M., KRAUSE, C., WITZEL, U. Functional Analysis of the Primate Shoulder. *International Journal of Primatology*, 2010, vol. 31, p. 301-320.
- RAICHLLEN, D. A. Convergence of forelimb and hindlimb Natural Pendular Period in baboons (*Papio cynocephalus*) and its implication for the evolution of primate quadrupedalism. *Journal of Human Evolution* 2004, vol. 46, p. 719-738.
- RAICHLLEN, D. A. Effects of limb mass distribution on mechanical power outputs during quadrupedalism. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, 209, p. 633-644.
- RAICHLLEN, D. A. Effects of limb mass distribution on the ontogeny of quadrupedalism in infant baboons (*Papio cynocephalus*) and implications for the evolution of primate quadrupedalism. *Journal of Human Evolution*, 2005, 49, p. 415-431.

- REILLY, S. M., MCELROY, E. J., ODUM, R. A., HORNYAK, V. A. Tuataras and salamanders show that walking and running mechanic are ancient features of tetrapod locomotion. *Proceedings of the Royal Society B*, 2006, vol. 273, p. 1563-1568.
- RIGHETTI, L., NYLÉN, A., ROSANDER, K., & IJSPEERT, A. J. *Is the locomotion of crawling human infants different from other quadruped mammals?* [online]. c2009, [cit. 2013-09-1]. Dostupné z: [http://www.robotcub.org/misc/papers/09\\_Righetti\\_submitted.pdf](http://www.robotcub.org/misc/papers/09_Righetti_submitted.pdf).
- RICHMOND, B. G., BEGUN, D. R., STRAIT, D. S. Origin of human bipedalism: The knuckle - walking hypothesis revisited. *Yearbook of physical anthropology*, 2001, vol. 44, p. 70-105.
- ROBERTS, T. J., KRAM, R., WEYAND, P. G., TAYLOR, R. Energetics of bipedal running. *The Journal of Experimental Biology*, 1998, vol. 201, p. 2745-2751.
- ROČEK, Z.. *Historie obratlovců*. 1. vyd. Praha: Academia, 2002. 512 s. ISBN: 80-200-0858-6.
- ROČEK, Z.: *Evolve obratlovců*. 1. vyd. Praha: Academia, 1985. 216 s.
- SHUBIN, N. H., DAESCHLER, E. B., JENKINS, F. A. The pectoral fin of Tiktaalik roseae and the origin of the tetrapod limb. *Nature*, 2006, vol. 440, p. 764-771.
- SCHILLING, N. Evolution of the axial system in craniates: morphology and function of the perivertebral musculature. *Frontiers in Zoology*, 2011, vol. 8, no. 4, p. 1-19.
- SCHILLING, N., CARRIER, D. R. Function of the epaxial muscles in walking, trotting and galloping dogs: implications for the evolution of epaxial muscle function in tetrapods. *The Journal of Experimental Biology*, 2010, vol. 213, p. 1490-1502.
- SCHMITT, D. Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *The Journal of Experimental Biology*, 2003, vol. 206, p. 1437-1448.
- SOCKOL, M. D., RAICHLEN, D. A., PONTZER, H. Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, vol. 104, no. 30, p. 12265-12269.
- STANFORD, C. B. Arboreal Bipedalism in Wild Chimpanzees: Implications for the Evolution of Hominid Posture and Locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006, vol. 129, p. 225-231.
- STEUDEL, K. Limb morphology, bipedal gait, and the energetics of hominid locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 1996, vol. 99, p. 345-355.
- ŠKOPEK, M., ŠPULÁK, D., KRAČMAR, B. Monitoring of changes of the involvement by emg in the areas of pelvic girdle, shoulder girdle and back in the

process of walking and nordic walking. *Journal of outdoor activities*, 2012, vol. 6, no. 1, p. 5-18.

ŠPINAR, Z. V. *Paleontologie obratlovců*. 1. vyd. Praha: Academia, 1984. 859 s.

THORPE, S. K., CROMPTON, R. H., GÜNTER, M. M., KER, R. F., ALEXANDER, R. M. Dimensions and Movement Arms of the Hind- and Forelimb Muscles of Common Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 1999, vol. 110, p. 179-199.

THORPE, S. K., HOLDER, R. L., CROMPTON, R. H. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science*, 2007, vol. 316, p. 1328-1331.

TÍKALOVÁ, S. *Ontogenetický vývoj lopatkového pletence u vybraných druhů ocasatých obojživelníků: bakalářská práce*. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, 2012. 64 s. Vedoucí bakalářské práce Pavla Robovská.

TORREY, T. W. *Morphogenesis of the Vertebrates*. 4th ed. New York: Wiley, 1978.

UMBERGER, B. R. Effects of suppressing arm swing on kinematics, kinetics, and energetics of human walking. *Journal of Biomechanics*, 2008, vol. 41, p. 2575-2580.

USTINOVA, K. I., FELDMAN, A. G., LEVIN, M. F.. Central Resetting of Neuromuscular Steady States May Underlie Rhythmical Arm Movements. *Journal of Neurophysiology*, 2006, vol. 96, p. 1124-1134.

VACKOVÁ, P. (2004). *Fylogenetické souvislosti sportovní lokomoce: diplomová práce*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, Fakulta tělesné výchovy a sportu, 2004. 97 s. Vedoucí diplomové práce Bronislav Kračmar.

VANČATA, V. *Primatologie : Díl 1. : Evoluce, adaptace, ekologie a chování primátů – Prosimii a Platyrrhina*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, 2002. 234 s. ISBN 80-7290-093-5

VANČATA, V. *Primatologie : Díl 2. : Catarrhina – opice a lidoopi*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, 2003. 260 s. ISBN 80-7290-127-3

VAUGHAN, C. L. Theories of bipedal walking: an odyssey. *Journal of Biomechanics*, 2003, vol. 36, p. 513-523.

VEEGER, H. E., VAN DER HELM, F. C. Shoulder function: The perfect compromise between mobility and stability. *Journal of biomechanics*, 2007, vol. 40, p. 2119-2129.

VÉLE, F. *Kineziologie : Přehled klinické kineziologie a patokineziologie pro diagnostiku a terapii poruch pohybové soustavy*. 2. vyd. Praha: Triton, 2006. 376 s. ISBN: 80-754-837-9

VOJTA, V., PETERS, A. *Vojtův princip*. 3. vyd. Praha: Grada, 2010. 166 s. ISBN: 978-80-247-2710-3

VYSTRČILOVÁ, M., KRAČMAR, B., NOVOTNÝ, P. O. Pletenec ramenní v režimu kvadrupedální lokomoce. *Rehabilitace a fyzikální lékařství*, 2006, roč. 13, č. 2, s. 92-98.

WEBB, D., & SPARROW, W. A. Description of joint movements in human and non-human primate locomotion using Fourier analysis. *Primates*, 2007, vol. 48, p. 277–292.

WHITTLESEY, S. N., VAN EMMERIK, R. E., HAMILL, J. The swing phase of human walking is not a passive movement. *Motor control*, 2000, vol. 4, no. 3, p. 273-292.

YOUNG, J. Z. *The Life of Vertebrates*. 3rd ed. Oxford: Clarendon Press, 1981. 645 pp.

YOUNG, N. M. Function, ontogeny and canalization of shape variance in the primate scapula. *Journal of Anatomy*, 2006, vol. 209, p. 623-636.

YOUNG, N. M., WAGNER, G. P., HALLGRÍMSON, B. Development and the evolvability of human limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, vol. 107, no. 8, p. 3400-3405.

ZEHR, E. P., CARROLL, T. J., CHUA, R., COLLINS, D. F., FRIGON, A., HARIDAS, C., HUNDZA, S. R., THOMPSON, A. K. Possible contributions of CPG activity to the control of rhythmic human arm movement. *Canadian journal of physiology and pharmacology*, 2004, vol. 82, no. 8-9, p. 556-68.

ZEHR, E. P., DUYSSENS, J. Regulation of arm and leg movement during human locomotion. *The neuroscientist*, 2004, vol. 10, no.3, p. 347-361.

ZOUNKOVÁ, I., ŠAFÁŘOVÁ, M. Vojtův princip: reflexní lokomoce. In: Houdek, L. (ed.). *Rehabilitace v klinické praxi*. Praha: Galén, 2009. s. 265-272). ISBN: 978-80-7262-657-1

## 8. Seznam obrázků

Obrázek 1: Schematické znázornění polohy končetin u obojživelníka, primitivního plaza a pokročilého plaza nebo savce (Špinar, 1984; Roček, 1985).....	18
Obrázek 2: Pohyb primitivního tetrapoda (Roček, 1985).....	26
Obrázek 3: Chůze koně (Dunbar, et al., 2008) .....	29
Obrázek 4: Klus koně (Dunbar, et al., 2008) .....	30
Obrázek 5: Cval koně (Dunbar, et al., 2008) .....	30
Obrázek 6: Lokomoční odlišnosti primátů a ostatních savců (Schmitt, 2003).....	36