

MULTISENZORICKÁ INTEGRACE

Autoři: ^{1,3} R. Mlíka, ²E. Vingrálková, ¹J. Vyskotová

¹Ústav klinické rehabilitace, Fakulta zdravotnických věd, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, Česká republika, ²Dětské centrum sedmička, s.r.o., Olomouc, Česká republika, ³Poliklinika Chocen, a.s., Česká republika

Souhrn

Jednou ze základních funkcí mozku, spolu s celým nervovým systémem, je řídit a produkovat chování, jehož zásadní složkou je pohyb. Ačkoliv se již neakceptuje názor, že pohyb je vždy iniciován z vnějšího prostředí jako pouhá odpověď na senzorickou stimulaci, je za fyziologických okolností pro zahájení a provádění pohybu naprosto zásadní aferentní informace, zejména pak propioceptivní. O pohybu je tedy potřeba hovořit vždy jako o senzori-motorické aktivitě, přičemž produkci cíleného pohybu předchází vyhodnocení aktuální senzorické situace. Dobře dnes známe funkci jednotlivých smyslových systémů, ale teprve poslední dekády výzkumu ukazují, jakým způsobem tyto systémy spolupracují, vzájemně se ovlivňují a v některých případech i zastupují. Děj, který vystihuje problematiku sdílení informací mezi smysly, označujeme multisenzorickou integrací (MSI). Jedná se o naprosto zásadní proces zpracování smyslových dat, jehož porucha se nutně odrazí v některé oblasti chování jedince. Toto sdělení přináší základní vymezení pojmů týkajících se MSI, posuzuje vývoj této schopnosti a nastiňuje její současné terapeutické využití v rehabilitaci.

Klíčová slova: multisenzorická integrace – krosmodální – senzorická modalita – colliculus superior – senzorická redundance – neurorehabilitace

Summary

One of the very basic functions of the brain and the entire nervous system is controlling and producing the body's reactions, the fundamental component of which is movement. Even though the idea of the external initiation of movement as a pure result of sensory stimulation is obsolete, afferent proprioceptive information has a crucial role in initiation and in performing the movement under physiological conditions. Movement must be addressed as sensory-motor activity, bearing in mind that every production of purposeful movement is preceded by an evaluation of the current sensory situation. The function of the individual senses is broadly acknowledged, but only in recent decades has research shown the extent of cooperation among these systems, how they interact, influence each other, and in some cases even substitute for each other. The process that explains the sharing of the information among the senses is called multisensory integration (MSI). It is crucial process in processing sensory data, and its dysfunction is inevitably reflected in one's behaviour. The presented work explains basic MSI terminology, evaluates the evolution of this capacity and reflects its possible use in therapeutic interventions.

Key words: multisensory integration – cross-modal – sensory modality – superior colliculus – sensory redundancy – neurorehabilitation

Úvod

Senzorický systém je kontinuálně atakován miliony podnětů, z nichž mozek většinu buď přímo ignoruje, anebo zavrhně hned po posouzení jejich významu pro naši bezpečnost.

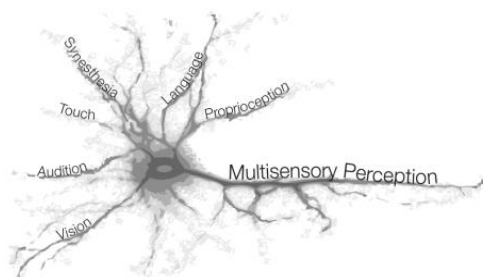
Nutnost kódování, dekodování a interpretace informací o biologicky důležitých událostech představovala v evoluci silný důvod pro vznik vysoce specializovaných orgánů (smyslů). Tyto senzorické systémy jsou napojeny na konkrétní regiony mozku a optimálně reagují na jednotlivé podněty pouze za specifických podmínek. Významné děje v reálném světě jsou však obvykle registrovány více než jedním smyslem. Hovoří se o **senzorické redundanci**. Tato nadbytečnost znamená, že máme k dispozici více informací, než je k detekci předmětu nezbytně nutné. Zvyšuje se tak pravděpodobnost zaznamenání a správné identifikace dané události či objektu našeho zájmu (Stein a Stanford, 2008). Současně nám redundantní smysly umožňují vnímat okolí paralelně „z různých pohledů“ a v případě potřeby dokáže jeden smysl do určité míry zastoupit jiný.

Fyziologické procesy zpracování aferentních informací

Zmíněná redundantnost však nenastává zdaleka za všech okolností a v řadě případů je přítomnost více smyslových informací nezbytná. Příkladem je prostý klidný stoj, kdy samostatně pracující vizuální a vestibulární systém mají své limity ohledně jednoznačného určení pohybu těla ve vztahu k prostředí. K tomu, abychom rozhodli, zda se pohybuje nazarovaná scéna nebo naše tělo, musí nastat integrace vestibulárních a non-vestibulárních (tj. vizuálních, somatosenzorických a proprioceptivních) vjemů, včetně přítomnosti eferentní kopie motorických signálů produkujících daný pohyb. Teprve pak může být tento stav vyhodnocen spíše jako pohyb těla než pohyb vizuálního okolí (Cullen, 2012; Jeka et al., 2000). Je tedy zřejmé, že subjektivní vnímání naší polohy či pohybu končetin vzniká teprve jako výsledek interakce mezi odlišnými senzorickými zdroji (Paráková, Míková, Krobot, 2008).

Přestože známe v detailu strukturu, funkci a vlastnosti jednotlivých senzorických systémů, víme stále velmi málo o tom, jakým způsobem organismus dokáže současně zpracovávat vstupy z odlišných modalit. Modalita podnětu, jakožto forma energie nesoucí signál a vyvolávající odpověď, je například vnímána jako zraková, sluchová, doteková apod. (Kittnar a Mlček, 2009). Jedná se tedy o informační vstupy získávané a vyhodnocované prostřednictvím CNS.

Již desítky let není sporu o tom, že tyto aference konvergují na individuálních buňkách řady oblastí CNS (Meredith a Stein, 1986). Jednotlivé senzorické kanály získaná data předávají dále do thalamických přepojovacích jader, která jsou tzv. uni-senzorická, tj. efektivně zpracovávají jedinou modalitu. Odtud však míří informace do struktur, které jsou již schopny vyhodnotit jednu, dvě či dokonce tři modality současně (viz obr. 1).



Obr. 1 Představa multisenzorického neuronu schopného integrovat několik modalit současně (použito se souhlasem autora Davida Branga)

Z výsledků recentních behaviorálních, neurofyzilogických i neurovizuálních studií vyplývá, že tzv. multisenzorické zpracování informací probíhá nejen na kortikální, ale také již na subkortikální úrovni CNS (Fairhall a Macaluso, 2009; Alais et al., 2010; van den Brink et al., 2014). Dříve definované primární sensori-specifické kortikální oblasti CNS se dnes ukazují jako multisenzorické (tj. modalitně nespecifické), schopné zpracovat informace z více modalit současně (Pascual-Leone a Hamilton, 2001; Murray et al., 2005).

Proces, kterým dochází k syntéze získaných informací z jednotlivých systémů, se označuje jako **multisenzorická integrace** (MSI). Nutným předpokladem pro její odehrání je anatomická konvergence ze smyslově specifických (tj. uni-modálních) oblastí do multisenzorických (hetero-modálních) oblastí mozku (Macaluso a Driver, 2005). Ve většině případů si zmíněné integrační děje nejsme schopni uvědomit, a ačkoliv si myslíme, že daný vjem zpracováváme jedním systémem (smyslem), je pravděpodobné, že tento proces je ovlivněn aktivitou ostatních senzorických modalit (Calvert et al., 2004). Je tedy zřejmé, že jednotlivé smyslové systémy byly vytvořeny ke vzájemné spolupráci s tou podmínkou, že zmíněný integrační proces nesmí zastítní unikátnost každé z modalit (Stain a Stanford, 2008).

Jedním z hlavních důvodů, proč k uvedené integraci dochází, je fakt, že tímto způsobem dokážeme *zpřesnit a zrychlit* detekci a lokalizaci podnětu, a tím vyprodukovat *adekvátnější* následnou (často motorickou) reakci. Tento logický a zdánlivě triviální proces, který se alespoň pro některé neurony jeví jako zásadně odlišný od uni-senzorického zpracování (Stein a Stanford, 2008), zaměstnává různé vědní obory desítky let. Přitom byl již opakovaně prokázán nejen na úrovni jednotlivých neuronů (Stein et al., 2014), na úrovni premotorického zpracování (Bell et al., 2005), ale i jako reálný (motorický) výstup v podobě kratší reakční doby na příslušný podnět (Neil et al., 2006; Collignon et al., 2009).

Pro praktičtější představu lze uvést jednoduchou zkoušku, kterou děláme s dětmi při jejich pohybovém vyšetření. Dítě sedí naproti nám na židličce, s nohama na podlaze, dlaně položené na stehnech. Terapeut předvádí střídavý pohyb rukou dlaněmi vzhůru a zpět, a to plynule a rytmicky. Zkoušku provádíme oběma rukama současně i každou zvlášť. Přitom sledujeme, zda je dítě schopné tento pohyb zvládnout plynule, bez chyby, jak rychle, jak potřebuje zrakovou kontrolu, zda dokáže pohyb vykonat jednou rukou bez souhybu druhé. Současně pozorujeme celkové držení těla i případné nežádoucí souhyby. Vidíme, že zdánlivě jednoduchý pohyb vyžaduje velkou souhru hned několika smyslových systémů. Tento úkon by dítě nastupující do školy mělo plynule zvládnout. V praxi však nacházíme mnoho dětí, které s tímto pohybem mají potíže a současně potřebují i logopedickou péči. Takové poznatky pak zařazujeme do terapie.

Vývoj multisenzorické integrace

Dospělí jedinci mnoha živočišných druhů včetně člověka jednoznačně profitují ze senzorické redundance v případě zaznamenání, rozlišení a lokalizace objektu našeho zájmu. Správný vývoj integrační schopnosti je tedy pro daného jedince naprosto zásadní (Neil et al., 2006). Dosud je však velmi málo známý způsob, jakým vyvíjející se nervový systém vytváří schopnost slučovat a využít senzorické informace. Vzhledem k relativní funkční i anatomické nezralosti lidského mozku při narození však lze předpokládat, že synchronizace jednotlivých modalit bude rovněž opožděna.

Novorozenec přichází na svět se sadou percepčních systémů, které již mají různou senzorickou zkušenost z období prenatálního. Jedná se nejen o vlastní pohyby plodu ve smyslu průzkumu prostoru a tím oslovení taktilních receptorů (Lewitová, 2018) a

proprioceptorů, patří sem ale i například vnímání hlasu matky či jejích pohybů. Po narození pokračují tyto systémy ve vzájemných interakcích navázáním na fetální senzorické zkušenosti, nicméně již za zcela odlišných postnatálních podmínek. Pestrost, obsáhlost a charakter nových podnětů vyžaduje v některých případech také zcela nové mechanismy integrace (Lewkowicz, 2002; Lewkowicz, 2014). Jejich předpokladem je neuronální reorganizace šedé hmoty mozkové, která jde ruku v ruce s nárůstem (ale i poklesem) počtu informačních zdrojů souvisejících se získáváním nových zkušeností a možností jedince. Tyto procesy v somatosenzorickém kortexu přitom představují jednu z fundamentálních vlastností šedé hmoty mozku (Koukolík, 2000).

Existuje řada referencí o schopnosti velmi malých dětí profitovat z několika podnětů přicházejících současně. Studie Pattersona a Werker (2003) ukázala, že dvouměsíční kojenci byli schopni poznávat dané samohlásky výrazem v obličeji a v hlase, což naznačuje, že minimálně od dvou měsíců věku (ne-li dříve) dochází k určité formě multisenzorické asociace. Předpokládá se, že percepce řeči je hluboce ovlivněna vizuálními informacemi. Závisí však na věku dítěte a schopnosti artikulace. Již velmi malé děti jsou schopny zaznamenat pohyby úst připomínající předřečový pohyb, imitují protruzi jazyka, našpulení rtů i otevírání úst. Není však jasné, kdy a jak získávají tyto schopnosti intermodální povahy řeči (Brandwein et al., 2011).

V předškolním věku se můžeme setkat s dětmi, které stále odmítají vzít tužku do ruky a začít kreslit, nechtějí si v zimě oblékat rukavice, bojí se dotýkat některých struktur (například plastelíny či písku). Přestože z takových aktivit mohou mít děti strach nebo jim jsou nepříjemné, je velmi důležité si těmito zkušenostmi projít. Výsledkem bude rozvoj jemné motoriky, která má zásadní význam pro grafomotoriku ve školním období. Aktivity zaměřené na oslovení taktilního systému jsou u takového dítěte velmi prospěšné také pro emocionální a budoucí akademický vývoj. V praxi využíváme různé formy celotělových či částečných masáží, učíme děti provádět automasáž, tření rukou a nohou s pomůckami, o podložku, nabízíme hru s řadou předmětů různých kvalit (tuhých, tekutých, jemných, drsných, chlupatých, slizkých, ohebných, sypkých aj.). Se stejným cílem využíváme písek, těsto, rýži, fazole, mouku, gumu, kartáčky, drátěnky, žínky, ořechy, kaštiny, míčky, plastelíny atd. Tyto aktivity poskytují bohatý přísun senzorické stimulace, která pomůže snížit přecitlivělost na dotek, dojde k uvolnění rukou a lepšímu rozevření dlaně. Časem lze očekávat úchop tužky, zahájení kreslení a psaní.

Oslovení taktilního systému současně přináší stimulaci ostatních senzorických systémů. Pracujeme tak vždy na více úrovních současně, což se projevuje i v jiných oblastech, například v rozvoji hrubé motoriky. Snížení přecitlivělosti na dotek v oblasti rukou a nohou umožní dítěti lézt na žebřiny, průlezky, žebříky či kladiny. Začne si hrát s míčem, navlékat korále, stříhat nůžkami, lepit obrázky a rozvíjet tak oboustrannou koordinaci. Pokud takovou stimulaci poskytneme dítěti ještě před nástupem do školy, umožníme mu tak mnohem lepší motorický základ a předpoklad pro zvládnutí akademických požadavků.

Ačkoliv pokračují debaty o tom, do jaké míry je senzorická integrace vrozenou či získanou záležitostí, současná data z neurofyzilogických a elektrofyziologických studií naznačují, že naše kapacita optimálně integrovat modalitu dozrává teprve během pozdního dětství. S největší pravděpodobností je přitom silně závislá na časně postnatální zkušenosti s tzv. krosmodálními podněty ze dvou či více modalit (Dionne-Dostie et al., 2015; Wallace a Stein, 2001). Na základě fyziologických dat lze tedy konstatovat, že MSI není vrozenou vlastností mozku novorozeného zvířete ani člověka (Stein et al., 2014). Pro naši praxi je nejdůležitější možnost vstupu do tohoto procesu integrace kdykoli v průběhu života. Lze tedy využívat

senzorických aktivit a terapeutických cvičení u novorozenců, dětí, dospívajících, dospělých i seniorů.

Provázanost jednotlivých senzorických systémů, se kterou se setkáváme v dospělosti, má zřejmě velký význam právě ve fázi raného vývoje. Informace z odlišných smyslů jsou použity k nastavení smyslů ostatních, čímž se systémy vzájemně „kalibrují“ (viz obr. 2). Proto může přímá haptická (doteková) informace o velikosti předmětu asistovat zrakovému systému ve výpočtu a odhadu vzdálenosti předmětu (Gori et al., 2008), a zároveň zrak poskytuje velmi důležitou zpětnou vazbu vestibulárnímu a proprioceptivnímu systému (Prechtl et al., 2001). Takové výsledky ukazují, jakým způsobem změny v rámci jednoho smyslu ovlivňují nastavení smyslů ostatních.



Obr. 2 Vkládáním ruček nebo uchopených předmětů do úst si dítě vytváří povědomí o intraorálním i periorálním prostoru. Mozek se tak učí korelovat taktilní a proprioceptivní vjemy získané z rukou držících objekt s těmi, které pochází ze rtů a zrakového analyzátoru (foto J. Vyskotová)

Vlastní pohybový repertoár novorozence je do značné míry nekoordinovaný a chaotický, což je mimo jiné dáno reflexními pohybovými vzorci na dané podněty. Pokud se matka sklání nad své miminko a hovoří k němu, dítě ji sleduje očima, poslouchá, může pohybovat ústy a jazykem, ale vidíme také, že reaguje celým tělem. Jedná se tedy o reakci na vizuální a sluchový podnět, při nichž se zapojují i smysly další. Pokud se dítě učí sledovat nějaký předmět, nejedná se jen o zapojení zrakové modalit – na pohybech očí se významně podílí řízení vestibulárním aparátem, který je dále ovlivňován a usměrňován informacemi přicházejícími z proprioceptorů v okohybných svalech.

Za velmi významný lze považovat vývoj vizuo-haptické (VH) integrace, která se blíží té optimální (dospělé) pravděpodobně až mezi 8–10. rokem života jedince. Zdůvodněním takového vývojového opoždění může být nutnost neustálé „rekalibrace“ zúčastněných senzorických systémů. Při vyhodnocení dané senzorické informace totiž hraje důležitou roli řada faktorů, které se mění v souvislosti s fyzickým růstem. Řadí se k nim změna délky končetin a prstů ovlivňující haptické vyhodnocení; v případě zrakového systému se mění nejen velikost oka či zraková ostrost, ale i interokulární vzdálenost, která je klíčová pro stereoskopické vnímání trojrozměrných objektů – viz obr. 3 (Gori et al., 2008).



Obr. 3 Hra se stavebníci umožňuje zkoordinovat dítěti haptické a zrakové informace o charakteru manipulovaných předmětů v rámci řešeného úkolu (foto: J. Vyskotová)

Zmíněné rekaliibrace vztahů mezi smysly se však netýkají jen období růstu jedince, ale probíhají v různém rozsahu i v dospělosti v závislosti na měnících se podmínkách. Dobrý příklad v této souvislosti pochází z animálních experimentů. Pokud je samice vystavena *pachu* svého novorozeného mláděte, dochází u ní ke změnám v aktivitě neuronů *sluchového* kortexu. Taková úprava samici umožní lépe detekovat zvuky jejího mláděte (Cohen et al., 2011).

Aktivita několika senzoričských kanálů však také znamená signifikantní výzvu pro vyvíjejícího se jedince. Příkladem mohou být polohové testy kojenců, představující složitou odpověď na záplavu vjemů taktilních, vestibulárních, kinestetických či optických. Výsledkem takové aference je spuštění stereotypní odpovědi, která odpovídá vývojové úrovni CNS. Pokud se však vyskytne chyba na centrální či periferní úrovni, znamená to změnu ve zpracování a vyhodnocení aferentních vstupů, jejímž výsledkem je abnormální odpověď na podráždění. Takovou odchylku pozorujeme jako neideální motorický projev nejen v samotném testu, ale samozřejmě i ve spontánní motorice dítěte.

Důležitým parametrem pro vývoj MSI není jen morfologická, ale i funkční zralost senzoričského systému. Jednotlivé smysly nedozrávají souborně v jediném období, ale jejich vývoj prochází vlastním časovým úsekem (Bremner et al., 2012). Současně zřejmě existují určitá vývojová období, tzv. senzitivní a klíčové či kritické periody, kdy efekt pozitivní či negativní zkušenosti s konkrétním podnětem má významně větší (dokonce i zásadní) dopad na vyvíjející se nervový systém než v jiných obdobích (Knudsen, 2004; Fox, 2014). Za obzvláště důležitou v těchto časových úsecích se považuje zraková informace, jejíž přítomnost či nepřítomnost zásadním způsobem ovlivňuje zrání neurálních okruhů, nezbytných pro plné rozvinutí některých krosmodálních vztahů v pozdějším věku (Putzar et al., 2007; Guerreiro et al., 2015).

Časová a prostorová synchronizace podnětů

Zda multisenzoričský (MS) neuron vyprodukuje integrovanou multisenzoričskou odpověď, závisí na několika předpokladech. Aby došlo k maximálnímu pálení vzruchů MS buněk, musí být informace z více systémů v dostatečné prostorové a časové shodě (Jeka et al., 2000). Toto znamená, že dané buňky dokážou tolerovat pouze určité časové a prostorové diskrepance. Pokud tomu tak je, lze předpokládat, že podněty pocházející ze stejného zdroje/události vyprodukují v MS neuronu odpověď, která jednoznačně převyší velikost odpovědi i toho nejefektivnějšího uni-senzoričského neuronu. Avšak v případě, že přichází informace ze dvou zdrojů (časově či prostorově dostatečně odlišných a spolu zřejmě nesouvisejících), MS

neurony nevyprodukují buď žádnou odpověď, nebo takovou, která je signifikantně menší než ta nejlepší uni-senzorická (Meredith a Stein, 1986).

„Časové okno“ pro integraci může trvat překvapivě dlouho. Například neurony colliculi superiores (viz dále) dokážou tolerovat asynchronii ve vzniku podnětů trvajících 100 ms, v některých případech i v řádu stovek milisekund (Meredith et al., 1987). Integrační prostor okna je však vázaný jednak na charakter podnětů, tak také na věk, kdy v dětství je „okno“ pro jednoduché podněty významně širší v porovnání s dospělými. Tento stav pak trvá až do adolescence (Hillock a Wallace, 2012). Časová tolerance je zřejmě důležitá vzhledem k tomu, že signály různých senzorických systémů potřebují odlišné časy pro vedení a zpracování přenášené informace do patřičných oblastí mozku (Holmes a Spence, 2005; King, 2005). Kromě neurálních odlišností mezi systémy (tj. anatomická a funkční složitost; transmisní časy v rámci daného smyslu apod.), existují také rozdíly non-neurální. Tyto spadají do oblastí fyzikální, kdy mechanické vlnění (zvuk) se vzduchem šíří přibližně devětsettisíckrát pomaleji, než elektromagnetické vlny (obraz). S takto vzniklou latencí musí CNS počítat v případě, že chce vytvořit ucelený obraz jedné, nikoliv dvou unikátních událostí. Nutná kompenzace uvedeného opoždění některého ze signálů se odehrává na různých úrovních – například převod zvuku vláskovými buňkami vnitřního ucha probíhá mnohonásobně rychleji, než fototransdukce na retině, nebo převod čichových podnětů na olfaktorické neurony (Hudspeth a Konishi, 2000).

Zajímavým obecným principem multisenzorické odpovědi je tzv. **inverzní efektivita**. Jev zmiňovaný v animálních studiích popisuje kombinaci uni-modálních podnětů, které jsou (pro svoji lokalitu či intenzitu) obtížně percipovatelné či identifikovatelné, a tudíž nevedou samostatně k odpovědi (viz *efektivita*). Avšak v případě, že jsou takovéto stimuly zkombinovány (integrovány), vyprodukují odpověď naopak maximální (viz *inverze*). Zjednodušeně lze tedy říci, že k největšímu zesílení (registraci) vjemu dochází tehdy, když se zkombinují ty nejslabší uni-modální podněty (Meredith a Stein, 1986).

Dospělý mozek se rozhoduje téměř optimálně v otázce případné integrace. Tento proces (angl. *causal inference*) určí, zda různé senzorické signály (například zrakový a akustický) pocházejí ze stejného či odlišného zdroje. Ideálně by nesourodé podněty měly být integrovány pouze tehdy, pokud vychází ze shodného zdroje. V opačném případě by jejich zpracování mělo probíhat odděleně tak, aby nezastřelo unikátnost každého ze smyslu (Seilheimer, Rosenberg, Angelaki, 2014). Zajímavé výsledky přinášejí v této oblasti výzkumy u seniorů. Vzhledem k jejich celkovému (na věk vázanému) zpomalení v řadě parametrů mohou být odpovědi na jednotlivé podněty (modality) samostatně méně efektivní. Zde se otevírá prostor pro výše uvedenou inverzní efektivitu, kdy se díky integraci slabých signálů zesílí celkový vjem události. Pravděpodobně jako důsledek zpomalení reakcí na uni-senzorické podněty současně dochází u těchto jedinců k rozšíření časového intervalu pro integraci. Na první pohled výhoda většího prostoru (času) pro fúzi percipovaných signálů může nést i negativa. Mozek starého člověka dokáže v takových případech zřejmě spojovat i ty informace (vjemy), které mozek mladého jedince označí jako již nesouvisející, a tudíž pro integraci nevhodné či dokonce nežádoucí. Pokud se však u starých jedinců integrace odehraje, dokážou z kombinace několika senzorických modalit vytěžit více než jedinci mladší, a to včetně všech důsledků (Laurienti et al., 2006).

Kromě strukturální i funkční zralosti senzorů a jejich projekčních oblastí, timingu a prostorové souvislosti sledovaných podnětů, je klíčovou podmínkou pro MSI vlastní zkušenost s krosmodálními podněty. Pokud má jedinec vyvinout schopnost smysluplně

percipovat časově-prostorové vazby mezi mnoha podněty v prostředí, musí se naučit, jak a kdy spolu tyto jednotlivé stimuly napříč smysly souvisí (tzv. **problém krosmodálních vazeb**). Také toto je jeden z obecných důvodů opoždění kompletní schopnosti MSI u dětí.

Animální modely

Biologické systémy vytvářejí v evoluci strategii multisenzorické integrace velmi časně. Ačkoliv se jednotlivé smyslové soustavy u různých živočichů zásadně liší, existují druhově nezávislé podobnosti v tom, jak mozek zpracovává a integruje početné senzorické vstupy (Frens a Opstal, 1998). Přestože naše poznání o fungování MSI je stále na samém začátku, právě animální studie přinesly zcela klíčové poznatky především na neuronální úrovni.

Zřejmě nejlépe prozkoumanou lokalitou se schopností integrovat více modalit současně je oblast středního mozku, označovaná jako **colliculi superiores** (SC). Jedná se o strukturu o 7 vrstvách, která se zásadně podílí na orientačních pohybech hlavy, sakadických pohybech očí a fixaci. Kromě uni-senzorických neuronů ve všech vrstvách obsahují hlubší vrstvy i skupiny bi-modálních (primárně audio-vizuálních a vizuo-somatosenzorických) a také tri-modálních buněk (Stein et al., 2009; Alais et al., 2010). Jedná se tedy o ideální model pro výzkum MSI, neboť SC dokážou přijímat a kombinovat ascendentní vizuální, akustické i somatosenzorické vstupy současně. Nověji se popisuje jejich role ve vizuální detekci ohrožení jedince, a to v souvislosti s utvářením subjektivních emocionálních prožitků (McFadyen et al., 2019; Wang et al., 2020).

Jedním z důvodů pro výzkum právě těchto struktur je, že mají přibližně stejnou lokalizaci i funkci u všech savců, včetně člověka. Fakt, že v těchto strukturách byly objeveny buňky schopné zpracovat více než jednu modalitu, však ještě neznamená, že taková buňka umí dané senzorické informace efektivně kombinovat (tj. fungovat multisenzoricky). Toto potvrzují výzkumy koček (a v menší míře opic), na nichž probíhaly jednoznačně nejrozsáhlejší studie v této oblasti (Stein a Rowland, 2011). Kočky se rodí zcela bez přítomnosti MS neuronů, a tudíž bez výhod pramenících ze spojení senzorických informací. První multisenzorická buňka se neobjevuje dříve než 10 dní po narození. Jako taková dokáže reagovat na více modalit, ale bez schopnosti syntetizovat (integrovat) vstupy. Tato možnost přichází až za 4 týdny od narození (Wallace a Stein, 1997).

Primáti (*makak rhesus*) jsou z tohoto pohledu mnohem více vyvinutí a lze u nich nalézt MS buňky již v době narození (Wallace a Stein, 2001). Avšak ani takové neurony nedokážou v této fázi vývoje informace syntetizovat a tím vyprodukovat větší odpověď, než kterou poskytne nejlepší uni-modální buňka (Stein et al., 2009). Integrační schopnost MS neuronů je tedy opožděna (v řádech týdnů až měsíců postnatálně), přičemž tato latence zřejmě úzce souvisí s dozráváním kortikálních konexí s danými multisenzorickými oblastmi SC. Toto zjištění potvrzují výzkumy, při nichž deaktivací specifických cortico-colliculárních drah dojde k omezení integrační schopnosti colliculi superiores (Stein, 2005).

Ačkoliv nelze z objektivních důvodů provádět stejně invazivní procedury u lidí jako u zvířat, všeobecný vývojový vzorec získaný z behaviorálních měření u lidí se jeví významně v souladu s modely získanými z animálních studií (Murry et al., 2016). Zkoumat však v detailu tyto struktury pomocí fMRI se v klinických podmínkách potýká s řadou potíží, jako je malá velikost SC, jejich hloubka uložení či blízkost vaskulárních struktur, které působí značný rušivý fyziologický šum (Schneider a Kastner, 2005). Přesto je zřejmé, že colliculi superiores hrají v senzorické integraci velmi významnou roli (Maravita et al., 2008).

Terapeutické prístupy

Negativních (ale i pozitivních) faktorů, které mohou ovlivnit vývoj multisenzorické integrace v rámci vývoje jedince, existuje mnoho. Začínají již při samotném početí, týkají se prenatálního období, následně nemocí, úrazů, toxických vlivů prostředí apod. Dobrým příkladem adekvátního vstupu do vývoje integračních vztahů může být manipulace kojence s dřevěnou kostkou v rukou pod vizuální kontrolou. Bohužel lze dnes vidět i jiný přístup – s použitím moderních digitálních technologií, které zřejmě se souhlasem mnohých rodičů (i institucí) pronikají do života jedince velmi časně a se všemi negativními důsledky. Proto se lze dnes setkat s kojencem, který také „manipuluje“ s kostkou jako v prvním případě, ale nyní pouze prstem (prsty) na displeji tabletu. Společným jmenovatelem obou situací je sice hra, nicméně s jedním zásadním rozdílem – podmínky hry s reálnou kostkou řídí mozek, zatímco hře v tabletu velí procesor. A za takových podmínek pak logicky dochází k ochuzení na krosmodální úrovni, kdy vlastnosti dotýkaného předmětu (drsnota dřevěného povrchu, teplota, tvarová charakteristika, hmotnost či reálný pohyb v zorném poli) představují jen některé atributy, které vyvíjející se aferentně-eferentní systém potřebuje k produkci smysluplných odpovědí na neustále se měnící podmínky okolí. Proto se ve vlastní terapii stále snažíme najít jakoukoli možnost vstoupit do uvedeného procesu integrace. Tento přístup přitom využívá řada metod a konceptů (např. Rhythmic Movement Training, Senzorická integrace dle doktorky A. J. Ayresové, Neurovývojová terapie, metoda Asgutové, dětský Bobath koncept a další). Zásadní je respektovat dosaženou úroveň ontogenetického vývoje dětí a jejich přirozené tempo, optimalizovat senzorické, vestibulární a hmatové vnímání, rozvíjet motoriku (viz obr. 4) a kognici s cílem získat komplexní dovednosti. Bez kvalitního senzorického vstupu nemůžeme očekávat adekvátní motorický výstup a stejně tak bez emočního prožitku nemůže dojít k optimální restituci pohybových funkcí (Stacho, Krobot, 2016). Výsledkem je začlenění veškerých dovedností do běžného života dítěte a vytvoření prostředí, které mu umožní dlouhodobě rozvíjet vlastní potenciál.



Obr. 4 Vestibulární stimulace umožňuje dítěti zkorelovat taktilní a proprioceptivní vjemy získané z rukou držících se závěsné šňůry pohyblivého objektu, na kterém obkročmo sedí, s informacemi z vestibulárního a zrakového systému. K úspěchu terapie přispívají pozitivní emoce. Výsledkem je zlepšená stabilita dítěte a nově nabyté sebevědomí (foto E. Vingrálková)

Popsané vzťahy medzi systémami se však netýkajú len detského veku. Vzhľadom k tomu, že integračné procesy probíhajú a rozvíjajú sa po celý život v závislosti na nových aktivitách a skúsenostiach, môžeme s jednotlivými smyslovými systémami efektívne pracovať nejen u detí, ale i u dospelých a seniorov. Opäť sa s úspechom využíva celá rada liečebných metód a konceptov (napr. vestibulárna rehabilitácia, Bobath koncept, koncept bazálna stimulácie atď.). Stávajúci neurorehabilitační algoritmy vychádzajú z imperatívu potenciácie neuroplasticity. Charakterizuje ju intenzívna senzorická stimulácia a súčasne funkčne definovaný cieľ (účel) pohybu (Krobot et al., 2017). Veľmi dôležitou rolou tu zohráva cieľná ergoterapia. Dôležité je si pritom vždy uvedomiť, že centrálny nervový systém potrebuje určitý, individuálne závislý čas a priestor na zmenu a vytvorenie nových funkčných stratégií, reakcií a odpovedí. Preto výsledky terapie zpravidla nelze očakávať skôr než po niekoľkých mesiacoch aktívneho prístupu.

Diskuse

Na začiatku nového tisícročia navrhli Pascual-Leone a Hamilton (2001) predstavu mozku ako metamodálnej štruktúry, ktorá prevedie či naprogramuje danú funkciu bez ohľadu na modalitu príslušného senzorického vstupu. Ne náhodou autori použili ako príklad okcipitálny kortex. Táto časť mozku, bežne označovaná ako *primárny vizuálny kortex*, predstavuje miesto, ktoré sa aktívne účastní nejen spracovania vizuálnych, ale aj multisenzorických informácií (Murray et al., 2016). Vyhodnocovanie zrakových dát teda nemusí byť jeho primárnou funkciou. Môže byť časne vývojovo oblasťou se štruktúrnymi a funkčnými kvalitami, ktoré mu umožnia excelovať v úlohách vyžadujúcich vysokú presnosť v spracovaní priestorových informácií. Tento princíp môže byť podľa niektorých autorov neurobiologických štúdií rozšírený na väčšinu či dokonca celú oblasť neokortexu (Ghazanfar a Schroeder, 2006).

Uvedené teoretické poznatky sú podložené animálnymi pokusmi. V prípade, že bol v neonatálnom období experimentálne presmerovaný vizuálny vstup do jadier akustického (von Melchner et al., 2000) či somatosenzorického thalamu (Métin a Frost, 1989), v dospelosti začali príslušné neuróny non-vizuálnych korových oblastí odpovedať na vizuálnu stimuláciu. Značné neuroplastické zmeny však potvrdzujú i výskumy s nevidomými jedincami, ktoré jednoznačne ukazujú zapojenie okcipitálnych neuronálnych sietí do spracovania iných zložitých procesov, napríklad taktilnej diskriminácie či zvukovej lokalizácie objektu záujmu. Neplatí teda, že strata schopnosti detekcie optických informácií (napríklad pri strate oka) znamená permanentnú inaktiváciu okcipitálneho kortexu (Burton, 2003). Tieto oblasti sú zapojované do spracovania optických informácií dokonca i u tých jedincov, ktorí získali schopnosť vidieť až po niekoľkých rokoch vrodeného nevidomosti (Röder et al., 2013). Dobrá je aj taká popisovaná krosmodálna reorganizácia okcipitálneho kortexu u čtenárov Braillova písma (Sadato et al., 1996), a to aj v prípade nezrelého mozgu, tak u jedincov, ktorí oslepli v dospelosti (Kujala et al., 1997). Zmeny sa dejú aj opačne, keď bunky akustického kortexu sú rekrutované do spracovania čistě vizuálnych podnetov u neslyšiacich (Finney et al., 2001). Tento pohľad lze rozšíriť aj na normálnu populáciu, kde je vizuálny kortex funkčne zahrnut do spracovania non-vizuálnych informácií, a to v prípade taktilných (Merabet, 2004) či akustických podnetov (McDonald et al., 2013).

Na základe výsledkov podobných experimentov sa už dlhšiu dobu rozvíja oblasť zabývajúca sa substitučními možnosťami zastupovania jednotlivých modalít. Zrejme najjednoduchším príkladom je čtenie Braillova písma, keď prevod taktilnej informácie umožňuje nevidomým „čtenie“. Mnohým zložitejšie fungujú zariadenia označované ako SSD (angl. *Sensory Substitution Device*), ktoré dokážu optickú informáciu zakódovať do podoby akustických, či taktilných signálov. Díky týmto neinvazívnym rozhraním s preddefinovaným algoritmom lze například umožniť nevidomým „vidieť“ pomocou jejích intaktních smyslů (Reich et al., 2012). Ačkoliv jsou podobná zariadenia stále považovaná za skôr experimentálne, predstavujú jednu z ciest vo využití

redundantních multisenzorických podnětů, které mozek neustále zpracovává. I přes rozsáhlý výzkum však není doposud zodpovězena otázka, jaká je vzájemná kompenzační schopnost jednotlivých senzorických modalit, tj. zda je možné poruchy optické percepce dostatečně kompenzovat nácvikem somatosenzorických, především pak proprioceptivních a taktilních funkcí (Kolář et al., 2011).

Závěr

Je zřejmé, že naše smyslové systémy se začínají vyvíjet již brzy v prenatálním období a jejich zrání a vývoj se liší. Všechny však v době narození přijímají a přenášejí informace z okolního i vnitřního prostředí a učí se je zpracovávat a odpovídat na ně. Tyto odpovědi se díky přibývajícím zkušenostem a opakováním zdokonalují a tím se také zlepšují a tříbí naše dovednosti a schopnosti učit se – dochází k motorickému, emočnímu i mentálnímu vyzrávání. Pokud však multisenzorická integrace neprobíhá, jak má, stává se zdrojem mnoha obtíží. Často přitom u dětí hovoříme o nezralosti. Výsledek pak lze vidět v kvalitě spánku, zažívání, pocitech úzkosti, frustraci, vzteku, může se to odrazit i v sociálních vztazích, emočním vývoji, akademických dovednostech, pozornosti či únavě. Zkušenost je taková, že pokud MSI nefunguje optimálně, vždy lze na jedinci pozorovat zvýšené napětí, neklid, stres, které se následně projeví i v ostatních biologických pochodech těla, včetně pohybu.

Nové poznatky o multisenzorické integraci otevírají prostor pro nové terapeutické postupy a metody. Naše dovednosti a schopnosti jsou závislé na spolupráci všech jednotlivých smyslů a slabina jednoho z nich ovlivní vývoj a fungování i ostatních. Proto není divu, že v praxi vidíme pohybové aktivity podporující vývoj držení těla, rovnováhu, bilaterální koordinaci, hrubou i jemnou motoriku, koordinaci oko-ruka, oko-noha, ale i zrakovou a sluchovou percepci. Vhodný trénink pomáhá zlepšit sledovací pohybové schopnosti očí, které následně usnadní čtení z tabule, psaní či počítání. Některým jedincům stačí dostatek prostoru pro volní hybnost a sami si budou vytvářet podmínky pro senzorickou stimulaci. Pokud přirozené prostředí nestačí, je nutná pomoc specialistů (fyzioterapeuta, ergoterapeuta, logopeda, ortoptisty, psychologa či speciálního pedagoga). Příkladem mohou být situace, kdy terapeut naučí dítě nejdříve rytmickým pohybům, a potom teprve dochází ke zlepšení v logopedii, anebo ortoptista s dítětem trénuje sledování pohybujícího se předmětu a následně s úspěchem speciální pedagog učí dítě číst. Nezbytnost mezioborové spolupráce je v těchto případech zřejmá, přičemž úkolem každého přístupu je snaha vstoupit do procesu integrace a tím adekvátně oslovit jednotlivé senzorické systémy a potencovat je ke vzájemné spolupráci, případně substituci. Toto platí jak pro nezralý senzori-motorický systém malého dítěte, tak pro v mnoha směrech deficientní funkčnost starého člověka.

Literatura

1. ALAIS, D. – NEWELL, F. N. – MAMASSIAN, P. 2010. Multisensory Processing in Review: from Physiology to Behaviour. In *Seeing Perceiving* [online]. ISSN 1878-4763, 2010, roč. 23, s. 3–38[cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1163/187847510X488603
2. BELL, A. H. et al. 2005. Crossmodal Integration in the Primate Superior Colliculus Underlying the Preparation and Initiation of Saccadic Eye Movements. In *J Neurophysiol* [online]. ISSN 0022-3077, 2005, roč. 93, s. 3659–3673[cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1152/jn.01214.2004
3. BRANDWEIN, A. B. et al. 2011. The Development of Audiovisual Multisensory Integration Across Childhood and Early Adolescence: A High-Density Electrical Mapping Study. In *Cereb Cortex* [online]. ISSN 1047-3211, 2011, roč. 21, č. 5, s. 1042–1055 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1093/cercor/bhq170

4. BREMNER, A. J. – LEWKOWICZ, D. J. – SPENCE, CH. (Eds.). 2012. *Multisensory development*. Oxford University Press, 2012, s. 394. ISBN 9780199586059
5. BURTON, H. 2003. Visual Cortex Activity in Early and Late Blind People. In *J Neurosci* [online]. ISSN 0270-6474, 2003, roč. 23, č. 10, s. 4005–4011 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1523/JNEUROSCI.23-10-04005.2003
6. CALVERT, G. A. – SPENCE – CH. – STEIN, B. E. 2004. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge: MIT Press, 2004, s. 950. ISBN 9780262033213
7. COHEN, L. – ROTHSCCHILD, G. – MIZRAHI, A. 2011. Multisensory Integration of Natural Odors and Sounds in the Auditory Cortex. In *Neuron* [online]. ISSN 0896-6273, 2011, roč. 72, s. 357–369 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.neuron.2011.08.019
8. COLLIGNON, O. et al. 2009. Early visual deprivation alters multisensory processing in peripersonal space. In *Neuropsychologia* [online]. ISSN: 00283932, 2009, roč. 47, č. 14, s. 3236–43 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.07.025
9. CULLEN, K. E. 2012. The vestibular system: multimodal integration and encoding of self-motion for motor control. In *Trends Neurosci* [online]. ISSN 0166-2236, 2012, roč. 35, č. 3, s. 185–196 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.tins.2011.12.001
10. DIONNE-DOSTIE, E. et al. 2015. Multisensory Integration and Child Neurodevelopment. In *Brain Sci* [online]. ISSN 2076-3425, 2015, roč. 5, s. 32–57 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.3390/brainsci5010032
11. FAIRHALL, S. L. – MACALUSO, E. 2009. Spatial attention can modulate audiovisual integration at multiple cortical and subcortical sites. In *Eur J Neurosci* [online]. ISSN: 1460-9568, 2009, roč. 29, s. 1247–1257 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1111/j.1460-9568.2009.06688.x
12. FINNEY, E. M. – FINE, I. – DOBKINS, K. R. 2001. Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. In *Nat Neurosci* [online]. ISSN 1097-6256, 2001, roč. 4, č. 12, s. 1171-3 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1038/nn763
13. FOX, N. A. 2014. What Do We Know about Sensitive Periods in Human Development and How Do We Know It? In *Hum Dev*. ISSN 1423-0054, 2014, roč. 57, s. 173–175.
14. FRENS, M. A. – OPSTAL, A. J. 1998. Visual-auditory interactions modulate saccade-related activity in monkey superior colliculus. In *Brain Res Bull* [online]. ISSN 0361-9230, 1998, roč. 46, č. 3, s. 211–224 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/s0361-9230(98)00007-0
15. GHAZANFAR, A. A. – SCHROEDER, CH. E. 2006. Is neocortex essentially multisensory? In *Trends Cogn Sci* [online]. ISSN 1879-307X, 2006, roč. 10, č. 6, s. 278–85 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.tics.2006.04.008
16. GORI, M., et al. 2008. Young Children Do Not Integrate Visual and Haptic Form Information. *Curr Biol* [online], 18, 694–698. ISSN: 0960-9822 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.cub.2008.04.036
17. GUERREIRO, M. J. S. – PUTZAR, L. – RÖDER, B. 2015. The effect of early visual deprivation on the neural bases of multisensory processing. In *Brain* [online]. ISSN 0006-8950, 2015, roč. 138, s. 1499–1504 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1093/brain/awv076
18. HILLOCK, A. R. – WALLACE, M. T. 2012. Developmental changes in the multisensory temporal binding window persist into adolescence. In *Developmental Sci* [online]. ISSN 1363-755X, 2012, roč. 15, č. 5, s. 688–696 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1111/j.1467-7687.2012.01171
19. HOLMES, N. P. – SPENCE, Ch. 2005. Multisensory Integration: Space, Time and Superadditivity. In *Curr Biol* [online]. ISSN: 0960-9822, 2005, roč. 15, č. 18, s. 762–764 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.cub.2005.08.058

20. HUDSPETH, A. J. – KONISHI, M. 2000. Auditory neuroscience: Development, transduction, and integration. In *PNAS* [online]. ISSN: 0027-8424, 2000, roč. 97, č. 22, s. 11690-1 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1073/pnas.97.22.11690
21. JEKA, J. – OIE, K. S. – KIEMEL, T. 2000. Multisensory information for human postural control: integrating touch and vision. In *Exp Brain Res* [online]. ISSN 0014-4819, 2000, roč. 134, s. 107–125 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1007/s002210000412
22. KING, A. J. 2005. Multisensory Integration: Strategies for Synchronization. In *Curr Biol* [online]. ISSN: 0960-9822, 2005, roč. 15, č. 9, s. 339–41 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.cub.2005.04.022
22. KITTNAR, O. – MLČEK, M. 2009. *Atlas fyziologických regulací*. Praha: Grada, 2009, s. 320. ISBN: 978-80-247-2722-6
23. KNUDSEN, E. I. 2004. Sensitive Periods in the Development of the Brain and Behavior. In *J Cognitive Neurosci* [online]. ISSN: 0898-929X, 2004, roč. 16, č. 8, s. 1412–1425 [cit. 2022-08-18]. Dostupné z: doi: 10.1162/0898929042304796
24. KOLÁŘ, P. – SMRŽOVÁ, J. – KOBESOVÁ, A. 2011. Vývojová porucha koordinace – vývojová dyspraxie In *Česk Slov neurol N* [online]. ISSN: 1210-7859, 2011, roč. 74, č. 107, s. 533–538 [cit. 2022-08-18]. Dostupné z: <https://www.csnn.eu/casopisy/ceska-slovenska-neurologie/2011-5-1/vyvojova-porucha-koordinace-vyvojova-dyspraxie-36049/download?hl=cs>.
25. KOUKOLÍK, F. 2012. *Lidský mozek: funkční systémy, norma a poruchy*. 3. přeprac a rozšíř. vyd. 2012. Praha: Galén, 2012, s. 400. ISBN 978-80-726-2771-4
26. KROBOT, A. et al. 2017. Neurorehabilitace chůze po cévní mozkové příhodě. In *Česk Slov neurol N* [online]. ISSN: 1210-7859, 2017, roč. 80, č. 5, s. 521–526 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.14735/amcsnn2017521.
27. KUJALA, T. et al. 1997. Electrophysiological evidence for cross-modal plasticity in humans with early-and late-onset blindness. In *Psychophysiology* [online]. ISSN 1469-8986, 1997, roč. 34, s. 213–216 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1111/j.1469-8986.1997.tb02134.x
28. LAURIENTI, P. J. et al. 2006. Enhanced multisensory integration in older adults. In *Neurobiol Aging* [online]. ISSN 1558-1497, 2006, roč. 27, s. 1155–1163 [cit. 2022-06-20]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.024
29. LEWITOVÁ, C-M. 2018. Od novorozence k malému dítěti. In *Umění fyzioterapie*. ISSN: 2464-6784, 2018, č. 6, s. 5–16.
30. LEWKOWICZ, D. J. 2002. Heterogeneity and heterochrony in the development of intersensory perception. In *Cognitive Brain Res* [online]. ISSN 09266410, 2002, roč. 14, s. 14–63 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/s0926-6410(02)00060-5
31. LEWKOWICZ, D. J. 2014. Early Experience & Multisensory Perceptual Narrowing. In *Dev Psychobiol* [online]. ISSN 1098-2302, 2014, roč. 56, č. 2, s. 292–315 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1002/dev.21197
32. MACALUSO, E. – DRIVER, J. 2005. Multisensory spatial interactions: a window onto functional integration in the human brain. In *Trends Neurosci* [online]. ISBN 0166-2236, 2005, roč. 28, č. 5, s. 264–71 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.tins.2005.03.008
33. MARAVITA, A. et al. 2008. Is audiovisual integration subserved by the superior colliculus in humans? In *Neuroreport* [online]. ISBN 1473-558X, 2008, roč. 19, s. 271–275 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1097/WNR.0b013e3282f4f04e
34. McDONALD, J. J. et al. 2013. Salient sounds activate human visual cortex automatically. In *J Neurosci* [online]. ISSN 0270-6474, 2013, roč. 33, č. 21, s. 9194–9201 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1523/JNEUROSCI.5902-12.2013
35. McFADYEN, J. – MATTINGLEY, J. B. – GARRIDO, M. I. 2019. An afferent white matter pathway from the pulvinar to the amygdala facilitates fear recognition. In *eLife*

- [online]. ISSN 2050-084X, 2019, roč. 8, e40766 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.7554/eLife.40766
36. MERABET, L. et al. 2004. Feeling by Sight or Seeing by Touch? In *Neuron* [online]. ISSN 0896-6273, 2004, roč. 42, s. 173–179 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(04\)00147-3](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(04)00147-3)
37. MEREDITH, M. A. – STEIN, B. E. 1986. Visual, Auditory, and Somatosensory Convergence on Cells in Superior Colliculus Results in Multisensory Integration. In *J Neurophysiol* [online]. ISSN 0022-3077, 1986, roč. 56, č. 3, s. 640–662 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1152/jn.1986.56.3.640
38. MEREDITH, M. A. – NEMITZ, J. W. – STEIN, B. E. 1987. Determinants of Multisensory Integration in Superior Colliculus Neurons. I. Temporal Factors. In *J Neurosci* [online]. ISSN 0270-6474, 1987, roč. 7, č. 10, s. 3215–3229 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1523/JNEUROSCI.07-10-03215.1987
39. MÉTIN, CH. – FROST, D. O. 1989. Visual responses of neurons in somatosensory cortex of hamsters with experimentally induced retinal projections to somatosensory thalamus. In *PNAS* [online]. ISSN: 0027-8424, 1989, roč. 86, s. 357–361 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1073/pnas.86.1.357
40. MURRAY, M. M., et al. 2005. Grabbing your ear: rapid auditory-somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. In *Cereb Cortex* [online]. ISSN 1047-3211, 2005, roč. 15, č. 7, s. 963–974 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1093/cercor/bhh197
41. MURRAY, M. M. et al. 2016. The multisensory function of the human primary visual cortex. In *Neuropsychologia* [online]. ISSN: 00283932, 2016, roč. 83, s. 161–169 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.011
42. NEIL, P. A. et al. 2006. *Development of multisensory spatial integration and perception in humans*. In *Developmental Sci* [online]. ISSN 1467-7687, 2006, roč. 9, č. 5, s. 454–464 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1111/j.1467-7687.2006.00512.x
43. PARÁKOVÁ, B., MÍKOVÁ, M., KROBOT, A. 2008. In *Rehabil. fyz. Lék.* ISSN 1211-2658, 2008, roč. 15, č. 1, s. 11–17.
44. PASCUAL-LEONE, A. – HAMILTON, R. 2001. The metamodal organization of the brain. In *Prog Brain Res* [online]. ISSN 0079-6123, 2001, roč. 134, s. 427–445 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/S0079-6123(01)34028-1
45. PATTERSON, M. L. – WERKER, J. F. 2003. Two-month-olds match phonetic information Two-month-old infants match phonetic information in lips and voice. In *Developmental Sci* [online]. ISSN 1467-7687, 2003, roč. 6, č. 2, s. 191–196 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.580.2555&rep=rep1&type=pdf>
46. PRECHTL, H. F. et al. 2001. Role of vision on early motor development: lessons from the blind. In *Dev Med Child Neurol* [online]. ISSN 1469-8749, 2001, roč. 43, s. 198–201 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8749.2001.tb00187.x>
47. PUTZAR, L. et al. 2007. Early visual deprivation impairs multisensory interactions in humans. In *Nat Neurosci* [online]. ISSN 1097-6256, roč. 10, s. 1243–1245 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1038/nn1978
48. REICH, L. – MAIDENBAUM, S. – AMEDI, A. 2012. The brain as a flexible task machine: implications for visual rehabilitation using noninvasive vs. invasive approaches. In *Curr Opin Neurol* [online]. ISSN 1473-6551, 2012, roč. 25, č. 1, s. 86–95 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1097/WCO.0b013e32834ed723
49. RÖDER, B. et al. 2013. Sensitive periods for the functional specialization of the neural system for human face processing. In *PNAS* [online]. ISSN 0027-8424, 2013, roč. 110, č. 42, s. 16760–16765 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1073/pnas.1309963110

50. SADATO, N. et al. 1996. Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. In *Nature* [online]. ISSN 0028-0836, 1996, roč. 380, s. 526–528 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1073/pnas.1309963110
51. SEILHEIMER, R. L. – ROSENBERG, A. – ANGELAKI, D. E. 2014. Models and processes of multisensory cue combination. In *Curr Opin Neurobiol* [online]. ISSN 09594388, 2014, roč. 25, s. 38–46 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.conb.2013.11.008
52. SCHNEIDER, K. A. – KASTNER, S. 2005. Visual Responses of the Human Superior Colliculus: A High-Resolution Functional Magnetic Resonance Imaging Study. In *J Neurophysiol* [online]. ISSN 0022-3077, 2005, roč. 94, s. 2491–2503 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1152/jn.00288.2005
53. STACHO, J. – KROBOT, A. 2016. Kognitívny aspekty vizuo-motorické integrácie v rehabilitácii pacientů po CMP. In *Rehabilitácia*. ISSN 0375-0922, 2016, roč. 53, č. 1, s. 62–71
54. STEIN, B. E. 2005. The development of a dialogue between cortex and midbrain to integrate multisensory information. In *Exp Brain Res* [online]. ISSN 0014-4819, 2005, roč. 166, č. 3–4, s. 305–315 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1007/s00221-005-2372-0
55. STEIN, B. E. – ROWLAND, B. A. 2011. Organization and Plasticity in Multisensory Integration: Early and Late Experience Affects its Governing Principles. In *Prog Brain Res* [online]. ISSN 0079-6123, 2011, roč. 191, s. 145–163 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/B978-0-444-53752-2.00007-2
56. STEIN, B. E. – STANFORD, T. R. 2008. Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. In *Nat Neurosci Rev* [online]. ISSN 1471-003X, roč. 9, s. 255–267 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1038/nrn2331
57. STEIN, B. E. – STANFORD, T. R., – ROWLAND, B. A. 2009. The Neural Basis of Multisensory Integration in the Midbrain: Its Organization and Maturation. In *Hear Res* [online]. ISSN 0378-5955, 2009, roč. 258, č. 1–2, s. 4–15 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1016/j.heares.2009.03.012
58. STEIN, B. E. – STANFORD, T. R., – ROWLAND, B. A. 2014. Development of multisensory integration from the perspective of the individual neuron. In *Nat Rev Neurosci* [online]. ISSN 1471-003X, roč. 15, č. 8, s. 520–535 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1038/nrn3742
59. van den BRINK, R. L. et al. 2014. Subcortical, Modality-Specific Pathways Contribute to Multisensory Processing in Humans. In *Cereb Cortex* [online]. ISSN 1047-3211, 2014, roč. 24, s. 2169–2177 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1093/cercor/bht069
60. von MELCHNER, L. – PALLAS, S. L. – SUR, M. 2000. Visual behaviour mediated by retinal projections directed to the auditory pathway. In *Nature* [online], ISSN 0028-0836, 2000, roč. 404, s. 871–876 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1038/35009102
61. WALLACE, M. T. – STEIN, B. 1997. Development of Multisensory Neurons and Multisensory Integration in Cat Superior Colliculus. In *J. Neurosci* [online]. ISSN 0270-6474, 1997, roč. 17, č. 7, s. 2429–2444 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1523/JNEUROSCI.17-07-02429.1997
62. WALLACE, M. T. – STEIN, B. 2001. Sensory and Multisensory Responses in the Newborn Monkey Superior Colliculus. In *J Neurosci* [online]. ISSN 0270-6474, 2001, roč. 21, č. 22, s. 8886–8894 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1523/JNEUROSCI.21-22-08886.2001
63. WANG, Y. C. et al. 2020. Ultra High Field fMRI of Human Superior Colliculi Activity during Affective Visual Processing. In *Sci rep-UK* [online]. ISSN 2045-2322, 2020, roč. 10, č. 1, s. 1331 [cit. 2022-08-16]. Dostupné z: doi: 10.1038/s41598-020-57653-z

Korespondenční adresa:
rmlika@hotmail.com.