

**DYNAAMISEN TASAPAINON SPINAALINEN JA SUPRASPINAALINEN
MOTORINEN KONTROLI MIEHILLÄ JA NAISILLA**

Heidi Pohjonen

Biomekaniikan pro gradu -tutkielma
Liikuntatieteellinen tiedekunta
Jyväskylän yliopisto
Kevät 2024

TIIVISTELMÄ

Pohjonen, H. 2024. Dynaamisen tasapainon spinaalinen ja supraspinaalinen motorinen kontrolli miehillä ja naisilla. Liikuntatieteellinen tiedekunta, Jyväskylän yliopisto, biomekaniikan pro gradu -tutkielma, 75 s.

Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, havaitaanko spinaalisessa ja/tai supraspinaalisessa motorisessa kontrollissa sukupuolten välisiä eroja dynaamisessa tasapainotilanteessa. Aihetta tutkittiin analysoimalla tasapainohäiriön aikana ilmaantuvia neuraalisia vasteita. Lisäksi selvitettiin, onko tasapainokontrollin vasteissa havaittavissa sukupuolten välisiä eroja ja havaitaanko niillä yhteyttä neuraalisiin vasteisiin.

Tutkittavina oli kahdeksan miestä ja kahdeksan naista, joiden iät vaihtelivat 30–45 vuoden välillä. Muista mittauksista poiketen tasapainokontrollin vasteet oli analysoitavissa viideltä mieheltä ja seitsemältä naiselta. Mittausprotokollaan kuului lyhyen lämmittelyn jälkeen dynaamisen tasapainon harjoitussarja, H-refleksin rekrytointikäyrän määrittäminen, maksimaalisen isometrisen plantaarifleksion aikaiset mittaukset, dynaamisen tasapainon toinen harjoitussarja ja sen jälkeen dynaamisen tasapainon varsinaiset mittaukset. Tasapainohäiriöissä tutkittaville tuotettiin satunnaistetussa järjestyksessä eteen- ja taaksepäin suuntautuvia häiriöitä, joita oli yhdeksän sarjaa ja kussakin sarjassa oli yhteensä 16 häiriötä. Häiriöt aiheutettiin moottoroidulla tasapainolaitteistolla, jonka päällä oli voimalevy. Tässä tutkimuksessa analysoitiin taaksepäin suuntautuvat häiriöt. Neuraaliset vasteet mitattiin H-refleksi- ja V-aaltomenetelmillä leveästä kantalihaksesta (SOL, m. soleus) neljällä eri viiveellä (30, 70, 100, 130 ms). Tasapainohäiriön aikana mitattiin myös painekeskapisteen (COP, center of pressure) siirtymä ja nopeus. Lisäksi mitattiin isometrisen plantaarifleksion aikainen V-aalto, maksimaalinen voimantuotto (MVC) ja voimantuottonopeus (RFD).

Dynaamisissa tasapainotilanteissa mitattuja H-refleksi- ja V-aaltovasteita analysoitiin toistettujen mittausten varianssianalyysillä (repeated measures ANOVA). H-refleksissä tai H-refleksin ja V-aallon suhteessa (V_{norm}/H_{norm}) ei ollut havaittavissa tilastollisesti merkitsevää eroa miesten ja naisten välillä millään viiveellä. V-aaltovasteissa sen sijaan havaittiin miehillä suurempi aktiivisuus 130 ms:n viiveellä ($p = 0.007$). Maksimaalisen isometrisen plantaarifleksion aikainen V-aalto (V_{isom}), MVC, RFD sekä häiriön aikaiset COP-siirtymä ja -nopeus analysoitiin riippumattomien otosten t-testillä (independent samples t test). V_{isom} :ssa ei havaittu sukupuolten välistä eroa, mutta muissa muuttujissa todettiin tilastollisesti merkitsevät erot naisten ja miesten kesken: MVC ($p < 0.001$) ja RFD ($p < 0.001$) olivat suuremmat miehillä, COP-siirtymä ($p < 0.001$) ja COP-nopeus ($p = 0.002$) puolestaan naisilla. Korrelaatioita tutkittiin Spearmanin korrelaatiokertoimen (ρ) avulla. MVC:n ja COP-siirtymän ($\rho = -0.811$, $n = 12$, $p = 0.001$) ja RFD:n ja COP-nopeuden välillä havaittiin korrelaatio ($\rho = -0.783$, $n = 12$, $p = 0.003$). 130 ms:n V-aallolla havaittiin korrelaatio sekä COP-siirtymän ($\rho = -0.678$, $n = 12$, $p = 0.015$) että COP-nopeuden ($\rho = -0.657$, $n = 12$, $p = 0.02$) kanssa. Lisäksi 130 ms:n V_{norm}/H_{norm} -suhteella havaittiin korrelaatio COP-siirtymän ($\rho = -0.685$, $n = 12$, $p = 0.014$) ja COP-nopeuden kanssa ($\rho = -0.608$, $n = 12$, $p = 0.036$).

Tässä tutkimuksessa havaittiin, että miesten ja naisten motorinen kontrolli poikkeaa toisistaan dynaamisessa tasapainohäiriössä. Miehillä mitattiin voimakkaampaa tahdonalaista aktiivisuutta ja tällä oli yhteys parempaan tasapainokontrolliin häiriön aikana. Spinaalisen tason ohjauksessa ei havaittu sukupuolten välistä eroa tai yhteyttä tasapainokontrolliin.

Asiasanat: dynaaminen tasapaino, motorinen kontrolli, H-refleksi, V-aalto, sukupuolierot

ABSTRACT

Pohjonen, H. 2024. Spinal and Supraspinal Motor Control of Dynamic Balance in Men and Women. Faculty of Sports Science, University of Jyväskylä, Master's thesis in biomechanics, 75 pp.

The objective of this study was to determine potential gender differences in spinal and/or supraspinal motor control in the context of dynamic balance perturbation. The research involved the assessment of neural and balance control responses elicited during the perturbation. In addition, the relationship between neural and balance control responses was evaluated.

Eight male and eight female participants, aged between 30 and 45 years, were recruited. However, the balance control responses were analyzed from five men and seven women. The measurement protocol included, after a short warm-up, one set of dynamic balance exercises, determination of the H-reflex recruitment curve, measurements during maximal isometric plantar flexion, another set of dynamic balance exercises, and then the actual measurements of dynamic balance. For the balance perturbations, forward and backward disturbances were randomly generated using a motorized balance device equipped with a force plate. There were a total of nine perturbation series and a total of 16 disturbances in each series. The responses elicited during the backward disturbances were analyzed from the soleus muscle (SOL, m. soleus). The measured neural responses included the H-reflex and V-wave at four different delays (30, 70, 100, 130 ms) and the V-wave response during isometric plantar flexion. Maximal force production (MVC) and force production rate (RFD) were assessed during isometric plantar flexion. Additionally, center of pressure (COP) displacement and velocity were measured in response to the balance disturbance.

H-reflex and V-wave responses measured in perturbations were analyzed using repeated measures ANOVA. There was no statistically significant difference in the H-reflex or the H-reflex to V-wave ratio ($V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$) between men and women at any time delay. In the V-wave responses, however, men exhibited higher activity with a delay of 130 ms ($p = 0.007$). MVC, RFD and V-wave (V_{isom}) during maximal isometric plantar flexion as well as COP displacement and velocity during disturbance were analyzed using the independent samples t test. In the analysis of V_{isom} , no gender difference was noted. However, statistical significance was observed in other variables: men exhibited higher values in MVC ($p < 0.001$) and RFD ($p < 0.001$), whereas women demonstrated higher values in COP displacement ($p < 0.001$) and COP speed ($p = 0.002$). Correlations were assessed utilizing Spearman's correlation coefficient (ρ). A correlation was observed between MVC and COP displacement ($\rho = -0.811$, $n = 12$, $p = 0.001$) and between RFD and COP velocity ($\rho = -0.783$, $n = 12$, $p = 0.003$). For the 130 ms V-wave, a correlation was observed with both COP displacement ($\rho = -0.678$, $n = 12$, $p = 0.015$) and COP velocity ($\rho = -0.657$, $n = 12$, $p = 0.02$). Furthermore, a correlation was found between the 130 ms $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ and both COP displacement ($\rho = -0.685$, $n = 12$, $p = 0.014$) and COP speed ($r = -0.617$, $n = 12$, $p = 0.033$).

This study identified gender differences in motor control during dynamic balance perturbations. Men demonstrated enhanced voluntary control, correlating with better balance control in response to the perturbation. No gender difference was observed in spinal control, and there was no correlation found between spinal control and balance control.

Key words: dynamic balance, motor control, H-reflex, V-wave, gender differences

KÄYTETYT LYHENTEET

| | |
|-----------------------------------|--|
| COP | painekekipiste |
| EMG | elektromyografia |
| H-refleksi | Hoffmann-refleksi |
| H_{\max} | maksimaalinen H-refleksi |
| H_{\max}/M_{\max} | maksimaaliseen M-aaltoon normalisoitu maksimaalinen H-refleksi |
| LLR | pitkän viiveen refleksi |
| MLR | keskipitkän viiveen refleksi |
| M_{\max} | maksimaalinen M-aalto |
| MVC | maksimaalinen tahdonalainen lihassupistus |
| PSI | presynaptinen inhibitio |
| RFD | voimantuottonopeus |
| SOL | leveä kantalihas |
| SLR | lyhyen viiveen refleksi |
| V-aalto | H-refleksin elektrofysiologinen muunnelma |
| V/M_{\max} | maksimaaliseen M-aaltoon normalisoitu V-aalto tasapainohäiriön aikana |
| V_{isom} | maksimaaliseen M-aaltoon normalisoitu maksimaalinen V-aalto isometrisen plantaarifleksion aikana |
| $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ | maksimaaliseen M-aaltoon normalisoidun maksimaalisen V-aallon ja maksimaalisen H-refleksin suhde tasapainohäiriön aikana |

SISÄLLYSLUETTELO

| | |
|--|----|
| 1 JOHDANTO | 1 |
| 2 HERMO-LIHASJÄRJESTELMÄ | 3 |
| 2.1 Keskushermosto | 4 |
| 2.1.1 Sensorisen tiedon tulkinta ja integrointi | 4 |
| 2.1.2 Motorisen vasteen generointi | 6 |
| 2.2 Motorinen yksikkö | 8 |
| 2.3 Lihasspindelit | 10 |
| 3 DYNAAMINEN TASAPAINO | 13 |
| 3.1 Tasapainon säätelymallit ja liikestrategiat häiriön aikana | 13 |
| 3.2 Sensorisen palautteen merkitys | 15 |
| 4 MOTORINEN KONTROLLI | 17 |
| 4.1 Spinaalisen tason mekanismit | 17 |
| 4.2. Supraspinaalisen tason mekanismit | 21 |
| 4.3 Neuraalisen säätelyn mittaaminen | 22 |
| 4.3.1 H-refleksi | 23 |
| 4.3.2 V-aalto | 25 |
| 4.3.3 Neuraaliset vasteet dynaamisessa tasapainossa | 26 |
| 4.4 Tasapainokontrollin mittaaminen | 27 |
| 5 SUKUPUOLTEN VÄLISET EROT | 29 |
| 5.1 Hermo-lihasjärjestelmän erot | 29 |
| 5.1.1 Hermosto | 29 |
| 5.1.2 Motorinen yksikkö | 31 |
| 5.2 Motorisen kontrollin erot | 32 |
| 6 TUTKIMUKSEN TARKOITUS | 34 |
| 7 TUTKIMUSMENETELMÄT | 36 |
| 7.1 Tutkittavat | 36 |
| 7.2 Mittausmenetelmät | 36 |
| 7.3 Mittaukset | 37 |
| 7.3.1 EMG | 37 |
| 7.3.2 H-refleksin rekryointikäyrän määrittäminen | 38 |
| 7.3.3 MVC, RFD ja V-aalto | 39 |
| 7.3.4 Dynaamiset tasapainomittaukset | 40 |

| | |
|---|-----------|
| 7.3.4.1 Neuraaliset mittaukset | 41 |
| 7.3.4.2 Tasapainokontrollin mittaukset | 42 |
| 7.4 Tilastolliset menetelmät | 43 |
| 8 TULOKSET | 44 |
| 8.1 Isometrisen plantaarifleksion aikaiset mittaukset | 44 |
| 8.1.1 MVC ja RFD | 44 |
| 8.1.2 V-aalto isometrisen MVC:n aikana | 44 |
| 8.2 Neuraaliset muuttujat | 45 |
| 8.2.1 H-refleksi tasapainohäiriön aikana | 45 |
| 8.2.2 V-aalto tasapainohäiriön aikana | 46 |
| 8.2.3 V-aallon ja H-refleksin suhde | 47 |
| 8.3 Tasapainomuuttujat | 48 |
| 8.3.1 COP-siirtymä ja -nopeus | 48 |
| 8.3.3 Neuraalisten vasteiden yhteys voima- ja tasapainomuuttujiin | 50 |
| 9 POHDINTA | 53 |
| 9.1 Neuraaliset vasteet | 53 |
| 9.2 Tasapainokontrolli | 57 |
| 9.3 Tutkimuksen rajoitukset | 58 |
| 9.4 Jatkotutkimus | 58 |
| 9.5 Johtopäätökset | 59 |

1 JOHDANTO

Tasapainon hallinta on keskeinen osa motorisia taitoja sekä tavallisissa arjen toiminnaissa että urheilussa. Heikentynyt tasapainokyky vaikuttaa arkipäiväisiin toimintoihin laskien toimintakykyä ja todennäköisesti altistaa vammoille (Granacher ym. 2011). Vastaavasti eri lajien urheilijoilla heikon tasapainon on havaittu olevan riskitekijä urheiluvammoille (Hrysomallis 2007). Alentuneeseen tasapainokykyyn liittyvää kohonnutta kaatumis- ja vammausriskiä onkin havaittu lapsilla (Rasmus ym. 2006), nuorilla (Wang ym. 2006), nuorilla aikuisilla (Fousekis ym. 2011) ja ikääntyneillä (Rubenstein ym. 2006). Sukupuolten välisiin eroihin viittaa useissa tutkimuksissa todettu naisurheilijoiden suurempi alaraajojen loukkaantumisen riski miehiin verrattuna (mm. Agel ym. 2005; Arendt & Dick 1995; Doherty ym. 2013; Prodromos ym. 2007) ja ikääntyvien naisten miehiä suurempi kaatumisen riski (mm. Stevens & Sogolow 2005; Wei & Hester 2014). Miesten ja naisten välillä onkin havaittu eroja hermo-lihasjärjestelmän eri vasteissa erilaisissa motorisissa tehtävissä (Almonroeder & Benson 2017; Hunter 2016).

Havaituista sukupuolten välisistä eroista huolimatta dynaamisen tasapainon hermostollisen eli neuraalisen säätelyn tutkimuksissa ei ole aiemmin huomioitu tutkittavien sukupuolen mahdollista vaikutusta havaittuihin vasteisiin tai ilmiöihin. Muutamia aiempia tutkimuksia miesten ja naisten neuraalisen säätelyn eroista on tehty joko makuulla levossa (Hoffman ym. 2008; Hoffman ym. 2017; Hoffman ym. 2018a ja 2018b) tai istuma-asennossa isometrisessä lihastyössä (Johnsonin ym. 2012; Mendoncan ym. 2020), joten niistä ei voida tehdä päätelmiä dynaamisen tasapainotilanteen osalta, sillä neuraaliset vasteet ovat vahvasti tehtäväriippuvaisia (Zehr 2002). Lisäksi miesten ja naisten tasapainokontrollista dynaamisessa tasapainohäiriössä on tehty lähinnä vain toiminnallisiin tasapainotesteihin perustuvia tutkimuksia (esim. Kawabata 2013; Ness ym. 2015; Niu ym. 2013; Sekulic ym. 2013), joissa tutkimusasetelmien merkittävät erot selittänevät johtopäätösten vaihtelua ja jopa ristiriitaisuutta keskenään. Koska tutkimuskirjallisuuden perusteella ei voi tehdä päätelmiä dynaamisen tasapainon motorisen kontrollin mahdollisista sukupuolieroista, on tämän tutkimuksen tavoitteena selvittää, havaitaanko dynaamisessa tasapainohäiriössä miesten ja naisten välistä eroa neuraalisissa vasteissa, tasapainokontrollissa tai niiden välisessä yhteydessä.

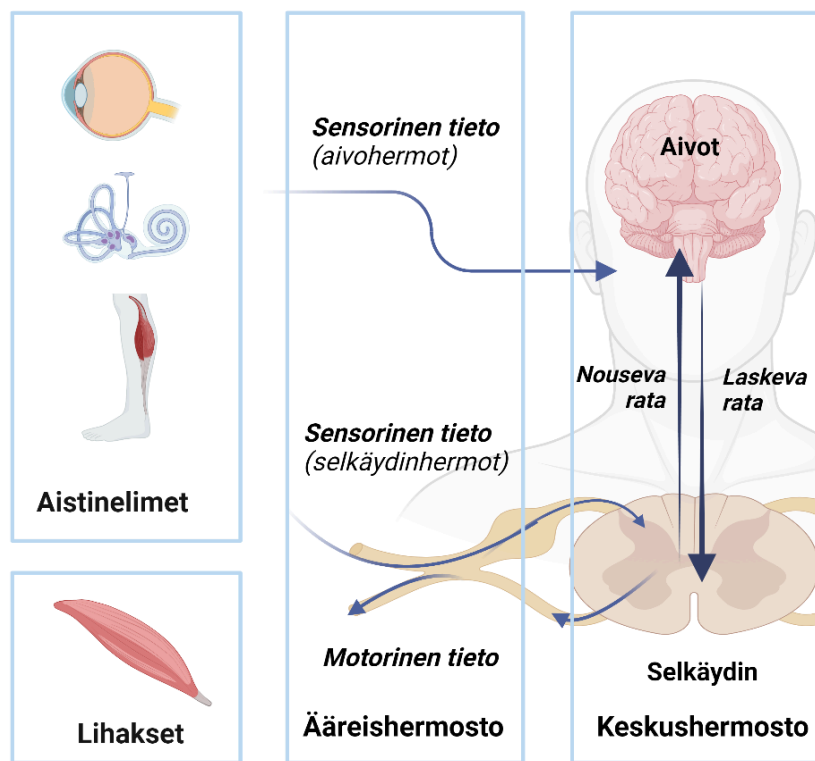
Motorinen kontrolli voidaan yleisesti jakaa kahteen tasoon. Spinaaliseen säätelyyn kuuluu selkäytimen tasolta lähtöisin oleva ohjaus, joka mahdollistaa nopean tahdosta riippumattoman refleksitoiminnan. Monimutkaisempi supraspinaalinen kontrolli on puolestaan lähtöisin selkäydintä ylemmiltä keskushermoston tasoilta, ja sen vaikutus ilmenee refleksitoimintaa hitaammin. (Huxham ym. 2001; Ting & McKay 2007) Tasot esitetään usein selkeyden vuoksi erillisinä järjestelminä ajallisella jatkumolla, mutta nykytietämyksen mukaan tasapainon hallinnassa esiintyy yhtäaikaisesti sekä spinaalista että supraspinaalista säätelyä (Prochazka ym. 2000; Pruszynski ym. 2011).

Näiden tasojen aktivaatiota voidaan mitata sähköisellä stimulaatiolla tuotetuilla H-refleksi- (Hoffmann's reflex) ja V-aaltovasteilla (volitional wave). Molempiin vasteisiin vaikuttavat useat neuraaliset mekanismit, mutta H-refleksin on havaittu heijastavan voimakkaammin spinaalisen tason muutoksia ja V-aallon puolestaan supraspinaalisen tason aktivaatiota. Tasapainohäiriöissä voidaan tehdä päätelmiä motorisen kontrollin tason muutoksista eri vaiheissa antamalla stimulaatiota eri viiveillä häiriön alusta. (Aagaard ym. 2002; Palmieri ym. 2004; Schieppati 1987) Tasapainokontrollia voidaan mitata kehon paineakeskipisteen (COP, center of pressure) siirtymän ja siitä johdettujen muuttujien avulla (Shumway-Cook & Woollacott 2017).

Tässä tutkimuksessa on tavoitteena selvittää, havaitaanko spinaalisessa ja/tai supraspinaalisessa motorisessa kontrollissa sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana. Tätä tutkitaan mittaamalla häiriön aikaisia H-refleksi- ja V-aaltovasteita. Lisäksi tavoitteena on tutkia, havaitaanko tasapainokontrollista kertovissa COP-muuttujissa sukupuolten välisiä eroja ja onko niillä yhteyttä neuraalisiin vasteisiin. Koska aiempi tutkimustieto aiheesta on varsin vähäistä, on tällä tutkimuksella mahdollisuus lisätä tietoa ja luoda suuntaviivoja jatkotutkimuksille. Tiedon karttuessa ja syventyessä sitä voidaan hyödyntää esimerkiksi tasapainoharjoittelun, loukkaantumisten ja kaatumisten ennaltaehkäisyn sekä erilaisten vammojen ja sairauksien kuntoutuksen eriyttämisessä miesten ja naisten erilaiset ominaisuudet huomioiden.

2 HERMO-LIHASJÄRJESTELMÄ

Hermosto- ja lihaskäyttöjärjestelmä on laaja kokonaisuus, joka koostuu nimensä mukaisesti hermostosta ja lihaksista (kuva 1). Hermostolliseen osaan kuuluvat keskushermosto, eli selkäytimen ja aivojen rakenteet, sekä näiden ulkopuolinen ääreishermosto. Ääreishermosto koostuu aivo- ja selkäydinhermoista, joiden tehtävänä on kuljettaa neuraalista tietoa. Sensorinen tieto kulkee kehon eri osista keskushermostolle ja keskushermoston liikekäskyt kehon eri osien lihaksille. Lihaksiston keskeisimmät rakenteet ovat niiden supistumiskykyiset lihassolut, jotka ovat yhteydessä hermostoon erityisen hermo-lihasliitoksen välityksellä. Toiminnallisesti hermo-lihasjärjestelmä vastaa kehon asianmukaisesta asennosta, liikkeestä ja hengityksestä sekä tahdonalaisella ohjauksella että eritasoisilla reflekseillä ja automaattisilla vasteilla. (McArdle ym. 2015, 388–390; Nienstedt ym. 2018, 517–520)



KUVA 1. Yksinkertaistettu kuvaus hermo-lihasjärjestelmän keskeisimmistä rakenteista, niihin liittyvistä aistielimistä (silmä, kuulo-tasapainoelin ja lihasten, jänneiden ja nivelten aistinrakenteet) ja neuraalisen tiedon kulusta (nuolet). (Mukaiillen McArdle ym. 2015, 388–390; Nienstedt ym. 2018, 517–520)

2.1 Keskushermosto

Aivojen ja selkäytimen muodostaman keskushermoston tehtävänä on vastaanottaa, tulkita ja prosessoida sensorista informaatiota sekä tehdä tämän tiedon perusteella asianmukaisia suunnitelmia, jotka se lähettää lopuksi liikekäskyinä lihaksille. Aivojen tasolla eri osien keskinäinen tiedonvälitys on sekä hierarkkisesti että rinnakkain järjestäytynyttä. Toisin sanoen tietoa kulkee sekä aivojen ylempien ja alempien tasojen välillä että myös yhtäaikaaisesti useissa eri osissa. (Peterka 2018 27–42; Shumway-Cook & Woollacott 2001, 51–5)

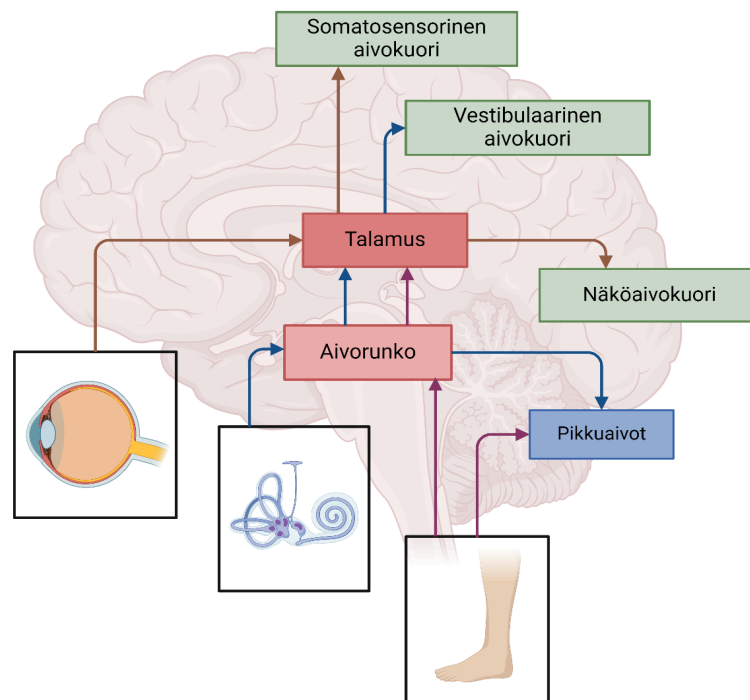
2.1.1 Sensorisen tiedon tulkinta ja integrointi

Tärkeimmät tasapainon säätelyyn liittyvät aistijärjestelmät ovat somatosensorinen järjestelmä, joka vastaa kehon asennon ja liikkeiden havainnoinnista, sisäkorvan vestibulaarijärjestelmä, joka välittää informaatiota pään asennosta ja liikkeistä, sekä erityisesti ympäristöstä visuaalista tietoa tuottava näköaistijärjestelmä. (Shumway-Cook ja Woollacott 2017; Winter ym. 1990) Somatosensorisen järjestelmän tasapainon kannalta keskeisimmät proprioseptoreihin kuuluvat aistinreseptorit sijaitsevat luustolihaksissa, jänteissä ja nivelissä. (Kandel 2013, 482; Purves 2018).

Selkäytimessä on useita proprioseptista tietoa välittäviä nousevia hermoratoja, ja ne kulkevat aivojen eri osiin (kuva 2). Sensorinen informaatio ei kulje kuitenkaan täysin muuttumattomana nousevia ratoja pitkin, vaan tietoa muokataan jo hermoratojen eri osissa. Spinocerebellariset radat kuljettavat lähinnä tiedostamatonta informaatiota pikkuaivoihin suurelta osin risteämättä. Tiedostettu informaatio kulkee puolestaan pääosin aivorungon ja talamuksen kautta somatosensoriselle aivokuorelle asti. Nämä hermoradat risteävät aivorungon tasolla. Vestibulaarisen ja visuaalisen järjestelmän sensoriset hermoyhteydet eivät kulje selkäytimen kautta vaan niiden informaatio siirtyy aistinelimistä suoraan aivoihin vastakkaiselle puolelle risteämällä. (Chandar & Freeman 2014; Michael-Titus ym. 2010)

Selkäytimen yläosasta alkava aivorunko toimii erityisesti tiedostetun proprioseptisen ja vestibulaarisen informaation välitasemana. Siinä on tasapainon kannalta keskeisiä rakenteita kuten tasapaino- eli vestibulaaritimakkeet, punatumake ja aivoverkosto eli

retikulaarijärjestelmä. Aivorunko tekee tiivistä yhteistyötä erityisesti pikkuaivojen kanssa sekä myös tahdonalaisissa liikkeissä motorisen aivokuoren kanssa. Lisäksi aivorungon rakenteet ohjaavat itsenäisesti automaattisia vasteita. (Kandel 2013; Purves 2018) Aivorungon läheisyydessä sijaitsevat pikkuaivot puolestaan saavat proprioseptista tietoa nousevilta radoilta sekä vestibulaarista tietoa aivorungon kautta. Lisäksi pikkuaivoilla on runsaasti yhteyksiä muihin motorisen kontrollin keskeisiin aivorakenteisiin kuten motoriseen aivokuoreen, talamukseen ja tyvitumakkeisiin eli basaaliganglioihin. (Takakusaki 2017)



KUVA 2. Yksinkertaistettu kuvaus tasapainon kannalta keskeisen sensorisen tiedon kulusta aivojen rakenteiden välillä. (Mukaiillen Takakusaki 2017)

Aistikeskukseksi kutsuttuun talamukseen saapuu kaikkien muiden aistijärjestelmien paitsi hajuradan sensorinen tieto. Talamus muodostuukin suurimmaksi osaksi hermosolujen solukeskuksista eli soomaosista. Lisäksi talamus saa informaatiota muilta aivojen rakenteilta kuten pikkuaivoilta ja basaaliganglioilta. Talamuksesta muokkaantunut aistitieto kulkeutuu vastaavalle sensoriselle aivokuorialueelle. Proprioseptista informaatiota tulkitseva somatosensorinen kuorialue sijaitsee motorisen aivokuoren takana aivojen päälakilohkossa. Sinne saapuva aistitieto jäsenyy tiettyä kehonosaa vastaavalle alueelle, ja näin syntyy tulkinta

siitä, mistä kehonosasta tieto on peräisin. (Purves ym. 2018; Shumway-Cook & Woollacott 2001, 64–68)

Primaarinen visuaalinen aivokuori sijaitsee aivojen takaraivolohkossa. Visuaalinen tieto kulkeutuu talamuksesta ensimmäiseksi tälle alueelle, josta tietoa jaetaan muillekin visuaalisen tiedon kuorialueille ohimo- ja päälakilohkoissa. Nämä muut ylemmän tason visuaaliset kuorialueet yhdistelevät visuaalista ja proprioseptista tietoa ja tuottavat tämän pohjalta käsityksen kehon asennosta suhteessa ympäristöön (spatiaalinen orientaatio). Lisäksi visuaalisen järjestelmän tuottamaa tietoa yhdistellään myös vestibulaarisen tiedon kanssa, jolloin esimerkiksi katseen kohdistaminen tiettyyn kiintopisteeseen onnistuu pään liikkeistä huolimatta (vestibulo-okulaarinen refleksi). (Shumway-Cook & Woollacott 2001, 68–74)

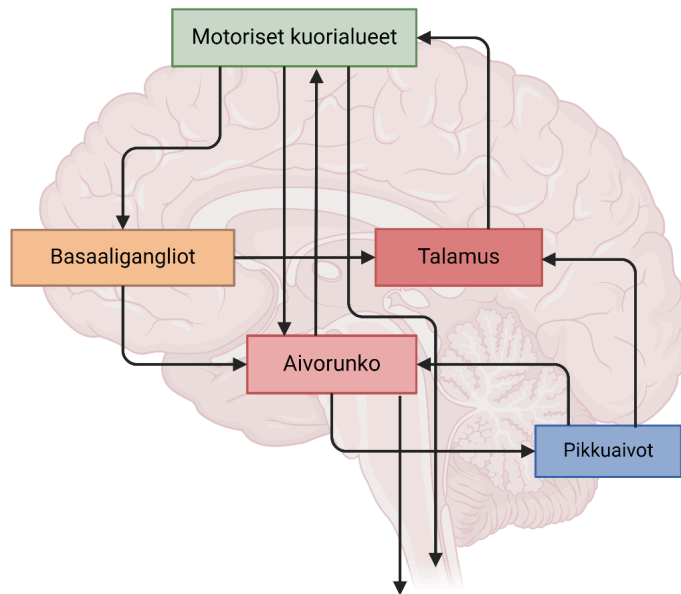
Vestibulaarinen aivokuori on muihin sensorisiin aivokuorialueisiin nähden poikkeava, ja siitä tiedetään suhteellisesti vähemmän kuin muista alueista. Yhden alueen sijaan se on useiden erillisten ohimo- ja päälakilohkojen alueiden muodostama verkkomainen kokonaisuus. Vaikka verkosto on hajanainen ja aivojen molemmassa puoliskoissa on omansa, muodostuu kehon asennosta ja liikkeestä kuitenkin vain yksi kokonaiskäsitys. (Dieterich & Brandt 2018; Lopez 2015)

2.1.2 Motorisen vasteen generointi

Yleisesti motorisen käskyn muodostamisessa olennaisin aivoalue on primaarinen motorinen aivokuori, josta tahdonalaiset liikekäskyt suurelta osin lähtevät. Tätä keskeistä roolia ilmentää se, että tietyn primaarisen motorisen alueen vaurio aiheuttaa tyypillisesti halvausoireen vastaavassa kehonosassa. Primaarinen motorinen aivokuori toimii kuitenkin varsin tiiviissä yhteistyössä muiden aivokuoren rakenteiden sekä aivorungon, basaaliganglioiden ja pikkuaivojen kanssa (kuva 3) (Watson ym. 2010, 97-108). Primaarisen aivokuoren vieressä sijaitseva premotorinen kuorialue vastaa tilannekohtaisesta liikkeiden suunnittelusta ja säädöstä kuten esimerkiksi liikkeen aloituksen ja lopetuksen ajoituksesta. Sekin hyödyntää toiminnassaan muilta aivokuoren rakenteilta tulevaa tietoa. Premotorisen kuoren vaikutus liikettä suorittaviin lihaksiin kulkeutuu sekä primaarisen motorisen aivokuoren kautta että

suoraan siitä itsestään lähtevien hermoyhteyksien välityksellä. Sen vauriot aiheuttavat halvauksen sijaan lähinnä liikkeiden sujuvuuden ongelmia. (Purves ym. 2001)

Pikkuaivoilla on useita motorisia tehtäviä. Niiden keskeisimpänä tehtävänä on toimia motorisen toiminnan koordinaattorina, ja siksi niillä on runsaasti yhteyksiä muihin rakenteisiin. Ne hienosäätävät liikkeitä ja liikkeiden ajoitusta ajankohtaisen aistitiedon, ylempien osien motoristen suunnitelmien ja aiempien kokemusten perusteella (Jacobs & Horak 2007, Purves 2018). Pikkuaivot eivät siis varsinaisesti aloita liikkeitä, vaan niiden tehtävä on pikemminkin toimia tukena ja apuna muokaten liikesuoritusta toimivaksi ja tarkoituksenmukaiseksi kokonaisuudeksi. Tämä on havaittavissa pikkuaivoihin rajoittuvissa ongelmissa ja sairauksissa, joissa esiintyy tasapainon häiriöitä ja erilaisia liikkeiden hienosäätelyn ongelmia mutta ei varsinaisia halvausoireita. Pikkuaivojen kanssa tiiviissä yhteistyössä toimiva aivorunko vastaa keskeisesti automaattisista tasapainovasteista (Purves 2018; Kandel 2013)



KUVA 3. Yksinkertaistettu kuvaus tasapainon kannalta keskeisen motorisen tiedon kulusta aivoissa. (Mukaiillen Takakusaki 2017)

Basaaligangliot ovat joukko aivojen syvempien osien erillisiä tumakkeita, jotka ovat yhteydessä muihin keskeisiin rakenteisiin. Niiden pääasiallisena tehtävänä on hienosäätää aivokuorelta tulevia liikekäskejiä, jotka ne välittävät talamuksen kautta takaisin aivokuorelle.

Täältä säädelty liikekäsky etenee erityisiä hermoroja eli pyramidiroja pitkin lihaksille asti. Basaaliganglioilla on rooli myös sensorisen informaation yhdistämisessä, ja lisäksi ne osallistuvat liikkeiden suunnitteluun ja mukauttamiseen, muistiin, silmien liikkeisiin, palkitsemisjärjestelmään ja motivaatioon. (Lanciego ym. 2012)

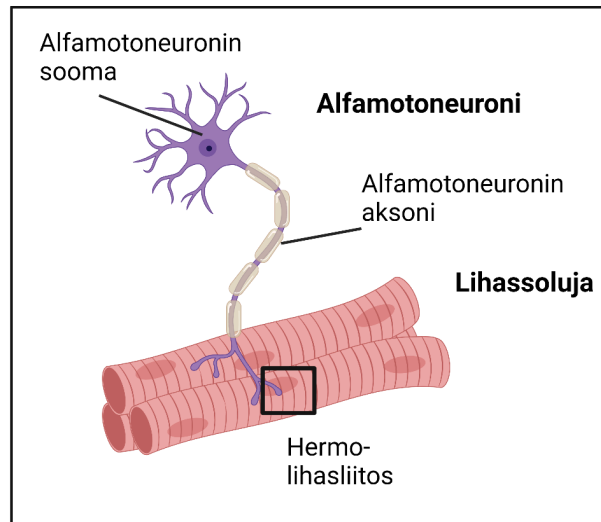
Vartalon ja raajojen tahdonalaisten liikkeiden osalta keskeisintä aivoista laskevaa hermorataa kutsutaan kortikospinaaliseksi radaksi. Se kuuluu pyramidirojen järjestelmään, joka vastaa tahdonalaisten liikkeiden käskyjen välityksestä. Kortikospinaalirata muodostuu ylemmistä motoneuroneista, joiden solukeskukset eli soomaosat sijaitsevat motorisen aivokuoren eri osissa. Ylempien motoneuronien aksonit risteytyvät laskiessaan selkäytimessä sen etusarveen. Etusarvessa ne muodostavat hermoliitoksen eli synapsin alemman motoneuronin eli alfamotoneuronin kanssa. (Shumway-Cook & Woollacott 2001, 77–79; Welniarz ym. 2017) Tahdosta riippumattomat vasteet välittyvät puolestaan ekstrapyramidirojen kautta. Kortikospinaaliradoista poiketen niillä on useita lähtökohtia aivojen eri rakenteissa, ja ne muodostavatkin runsaasti yhteyksiä näiden välillä. Ekstrapyramidirodat vaikuttavat keskeisesti erityisesti lihasjänteyteen ja useisiin tasapainoreflekseihin sekä hienomotoriseen säätelyyn. (de Oliveira-Souza 2012)

2.2 Motorinen yksikkö

Motorisen järjestelmän toiminnallinen perusrakenne on motorinen yksikkö (kuva 4). Yksikkö koostuu alfamotoneuronista ja kaikista sen hermottamista yksittäisistä lihassoluista. Alfamotoneuronin vastaanottama supistumiskäsky kuljetetaan kohdelihakseen sen aksonia pitkin. Aksoni haarautuu loppupäästään ja muodostaa jokaisella haarallaan hermo-lihasliitoksen lihassolun kanssa. Hermo-lihasliitos välittää supistumiskäskyn omalla erityisellä välittäjäainejärjestelmällään lihassolulle. (Purves ym. 2001) Motorisen yksikön tarkkuus ja voima riippuu sen sisältämien lihassolujen määrästä. Pienen lihassolumäärän yksikön tarkkuus on suurempi kuin suuremman, kun taas suuremman yksikön tuottama voima on pienempää yksikköä suurempi. Motorisen yksikön lihassolumäärän lisäksi voimaan vaikuttaa lihassolujen saaman stimulaation taajuus eli motorisen yksikön syttymistiheys. Matalalla voimatasolla supistumisvoimaa kasvatetaan enemmän rekrytoimalla lisää motorisia

yksiköitä mukaan, kun taas suuremmilla voimatasoilla voimanlisäys perustuu enemmän syttymistiheyden kasvattamiseen. (Milner-Brown ym. 1973)

Motorinen yksikkö



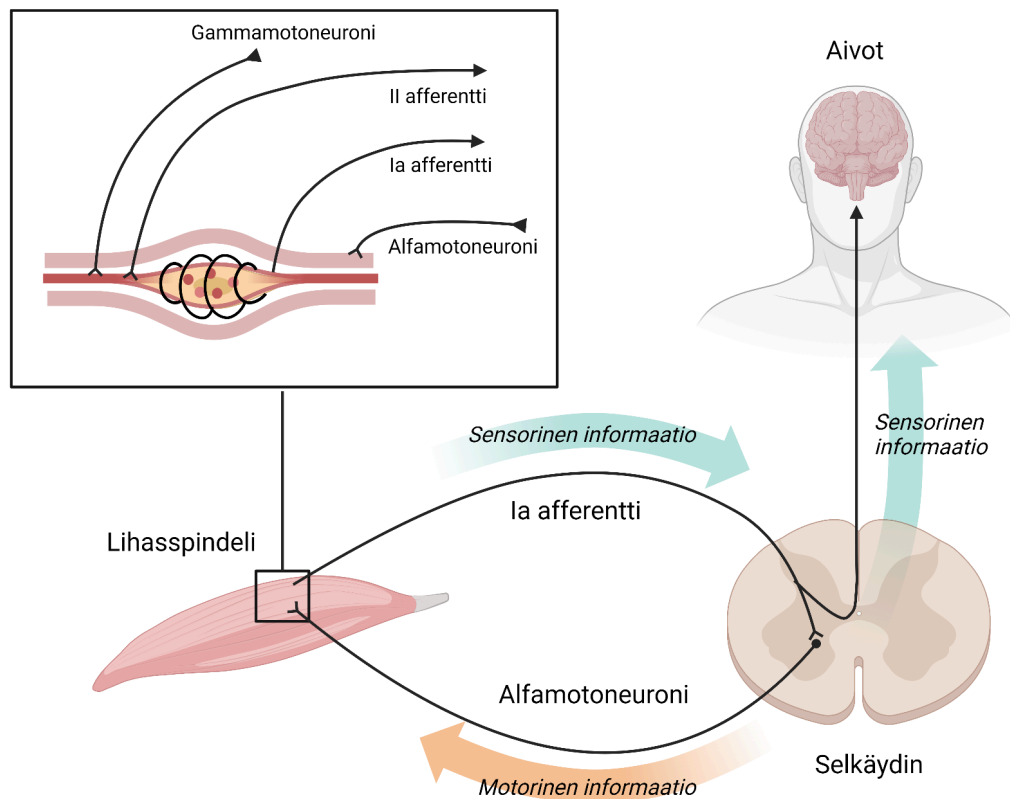
KUVA 4. Motorisen yksikön perusrakenne. Kukin motorinen yksikkö muodostuu yhdestä alfamotoneuronista ja kaikista siihen hermo-lihasliitoksen välityksellä yhteydessä olevista lihassoluista. (Mukaiillen Purves ym. 2001)

Lihassolut voidaan tyypillisesti jakaa supistumisominaisuuksiensa perusteella hitaisiin ja nopeisiin lihassoluihin. Jokaisen yksittäisen motorisen yksikön kaikki lihassolut ovat samaa tyyppiä. Hitaita lihassoluja kutsutaan tyyppin I oksidatiivisiksi soluiksi. Niille on ominaista nimensä mukaisesti hitaampi supistumiskyky sekä sen lisäksi heikompi supistumisvoima kuin nopeilla tyyppin II soluilla. Hitaita lihassolut ovat kuitenkin kestävyysominaisuuksiltaan parempia eivätkä väsy yhtä nopeasti kuin tyyppin II solut, joten ne sopivat hyvin matalan intensiteetin pitkäkestoiseen supistukseen. Nopeat II tyyppin glykolyttiset lihassolut sopivat puolestaan paremmin nopeisiin lyhytkestoisiin supistuksiin, sillä niiden supistumisnopeus ja -voimakkuus ovat hitaita soluja paremmat. Nopeat lihassolut jaetaan usein vielä kahteen alatyypin eli Iia ja Iib soluihin. Tyyppin Iia solut eivät ole aivan niin nopeita kuin tyyppin Iib solut, mutta ne ovat niitä hieman kestävämpiä. (Scott ym. 2001) Se, millaisia motorisia yksiköitä yksittäinen lihas sisältää, riippuu pääsääntöisesti kyseiselle lihakselle asetetuista toiminnallisista vaatimuksista. (Staron 1997)

2.3 Lihasspindelit

Lähes kaikissa luustolioksissa esiintyvät lihasspindelit (kuva 5) ovat hyvin keskeisessä roolissa yllättävässä tasapainohäiriössä tuottaessaan nopeasti tietoa lihaksen äkillisestä venytyksestä. Niiden tiheyden ja jakautumisen on havaittu vaihtelevan eri lihaksissa sekä lihasmassan mukaisesti (Banks 2006, Kokkorogiannis 2004). Suuremmissa lihaksissa on havaittu lukumäärällisesti enemmän spindeleitä, mutta samankokoisten eri lihasten spindelimäärät voivat poiketa toisistaan. Esimerkiksi Kokkorogiannis (2004) havaitsi, että vaikka säären takaosan leveän kantalihaksen (SOL, musculus soleus) ja kaksoiskantalihaksen massat olivat lähellä toisiaan (434 g vs. 390 g), niiden sisältämien lihasspindelien määrä erosi selvästi toisistaan (408 vs. 156 spindeliä).

Lihasspindelien solut ovat rakenteeltaan lihassoluja, joiden päät ovat supistumiskykyisiä mutta keskiosa on supistumiskyvytön (kuva 5). Keskiosan ympärille kietoutuneiden hermosolujen eli afferenttien päät reagoivat supistumiskyvyttömän keskiosan pituuden muutoksiin. Afferentit huomioivat myös pituuden muutosten voimakkuuden ja nopeuden. (Matthews 2015; Proske & Gandevia 2012) Spindeleiden supistumiskykyisiin päihin tulee puolestaan erityisten liikehermosolujen eli gammamotoneuronien päätteitä, jotka saavat aikaan keskiosan esivenytystä päiden supistumisen kautta. Näin ne valmistelevat toiminnallaan lihaskäämien keskiosat reagoimaan herkemmin mahdolliseen venytykseen. (Purves ym. 2001; Strominger ym. 2012) Gammamotoneuronit puolestaan vastaanottavat ohjausta merkittävästi osin aivokuorelta, joten lihasspindelien herkkyyden säätely on ainakin osittain lähtöisin keskushermoston ylemmiltä tasoilta (Boyd & Smith 1984, Burke 2014).



KUVA 5. Lihasspindelin ja sen tiedonvälitysjärjestelmän perusrakenne. (Mukaiillen mm. Matthews 2015; Proske & Gandevia 2012; Purves ym. 2001; Strominger ym. 2012) Lihasspindeliin liittyy kahdenlaisia motoneuroneja (alfa- ja gammamotoneuroni) ja se lähettää aistitietoa kahden eri afferentin (II ja Ia) kautta. Näistä Ia afferentti on keskeisessä roolissa tasapainohäiriössä nopean tiedonvälitysominaisuutensa vuoksi. Se välittää sensorisen tiedon kyseisen motorisen yksikön alfamotoneuronille ja ylemmille keskushermoston tasoille selkäytimen nousevia ratoja pitkin.

Spindeleiden keskiosan muutoksiin reagoivia afferentteja on kahta tyyppiä. Tyypin Ia afferentit ovat paksumpia, ja siten niiden johtumisnopeus on suurempi kuin tyypin II ohuemmillä afferenteilla. Ia afferentit liittyvät tämän vuoksi pääasiallisesti nopeisiin liikkeisiin, ja tyypin II afferentit hitaampien ominaisuuksiensa puolesta enemmän asennonsäätelyyn. Tyypin Ia afferentteja kutsutaankin primaarisiksi ja tyypin II sekundaarisiksi afferenteiksi. Afferentit välittävät tiedon lihasspindeleiden muutoksesta selkäytimessä sijaitsevien synapsien kautta muille hermosoluille. Tietoa jaetaan sekä suoraan

selkäytimessä kyseisen motorisen yksikön alfa-motoneuronille että selkäytimen nousevia ratoja pitkin ylemmille keskushermoston tasoille (kuva 5). (Gordon & Ghez 1991)

3 DYNAAMINEN TASAPAINO

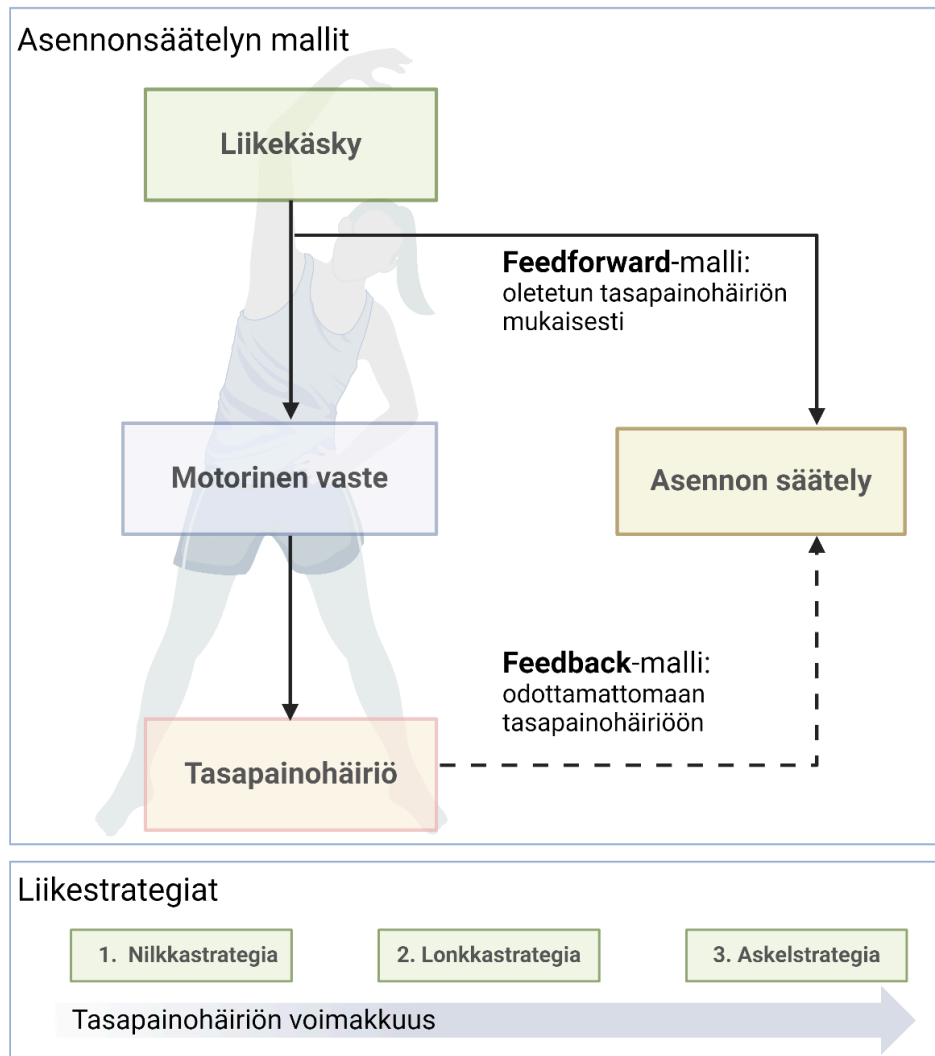
Tasapainolla viitataan kykyyn ylläpitää asentoa ja hallita liikkeitä ilman kaatumista. Se on kuitenkin yksittäisen ominaisuuden sijaan yhdistelmä erilaisia fyysisiä ja kognitiivisia taitoja, joiden avulla kehon asentoa ja liikettä säädellään sujuvasti, tarkoituksenmukaisesti ja erityisesti häiriötilanteessa myös riittävän nopeasti. Tasapainoon vaikuttavat yksilöllisen kyvyn lisäksi merkittävästi tilannekohtainen tehtävä sekä toimintaympäristö. (Shumway-Cook & Woollacott 2001; Winters & Crago 2012), ja siihen liittyy oppimista ja sitä kautta ennakkointia aiemmin opitun perusteella (Huxham ym. 2001). Näin ollen tasapainon hallinnan voidaan katsoa olevan taito, jota voi myös parantaa tavoitteellisella harjoittelulla (mm. Gebel ym. 2018; Granacher ym. 2010).

Yleensä tasapainoa tutkittaessa siitä erotetaan staattinen ja dynaaminen osa. Niiden keskeisin ero on siinä, että staattisessa tasapainotilanteessa keho ja alusta ovat paikallaan, kun taas dynaamisessa tasapainotilanteessa alusta, keho tai molemmat liikkuvat. Siten dynaamisella tasapainolla viitataan kykyyn hallita kehon asentoa joko erityisen liikesuorituksen aikana tai tasapainohäiriön yhteydessä. (Shumway-Cook & Woollacott 2001) Tasapainohäiriö voidaan tuottaa dynaamisesti alustaa liikuttamalla tai kehoon kohdistuvalla häiriöllä (esim. työntö). Staattiseksi tasapainohäiriöksi voidaan katsoa puolestaan tilanteet, joissa alusta ja keho ovat paikoillaan, ja tasapainohäiriö tuotetaan esimerkiksi visuaalisin menetelmin hyödyntämällä keinotekoista todellisuutta virtuaalitodellisuus- eli VR-lasein (Chandler ym. 2019).

3.1 Tasapainon säätelymallit ja liikestrategiat häiriön aikana

Tasapainohäiriöt voidaan jakaa edelleen proaktiiviseen ja reaktiiviseen osaan (kuva 6) (Shumway-Cook and Woollacott 2001). Proaktiivisessa säätelyssä tasapainoa ylläpidetään pääasiallisesti niin sanotulla feedforward-mallilla, jossa motorinen vaste valikoituu ennakkoiden aiemmin opitun perusteella, kun taas reaktiivisessa tilanteessa hyödynnetään häiriön aiheuttamaa sensorista palautetta niin sanotulla feedback-mallilla. Todellisuudessa liikkeitä tuotetaan malleja yhdistelemällä, mutta selkeyden vuoksi niitä tarkastellaan usein erillisinä mekanismeina. Liikkeen alussa ohjauksen voidaan ajatella tapahtuvan pääsääntöisesti ennakoimalla ja sensorisen informaation tullessa hyödynnettäväksi pienellä

viiveellä voidaan hyödyntää myös reaktiivista feedback-mallia. (Gahery & Massion 1981; Purves 2018, 756; Rothwell 1994)



KUVA 6. Tasapainohäiriössä käytetyt säätelymallit ja liikestrategiat. (Mukaiillen Gahery & Massion 1981; Rothwell 1994; Shumway-Cook & Woollacott 2017) Tasapainon säätelyssä voidaan erottaa kaksi mallia: feedforward ja feedback (kuvan yläosa). Liikestrategioita on kolme ja niiden on havaittu ilmaantuvan tietyssä järjestyksessä tasapainohäiriön voimakkuuden mukaisesti (kuvan alaosa).

Liikestrategiat puolestaan kertovat, millainen liike tasapainohäiriössä tuotetaan, jotta pystyasento voidaan säilyttää häiriöstä huolimatta (kuva 6). Kun tasapainohäiriö on vähäinen, asentoa korjataan pääasiallisesti nilkan liikkeiden avulla, jolloin puhutaan niin sanotusta

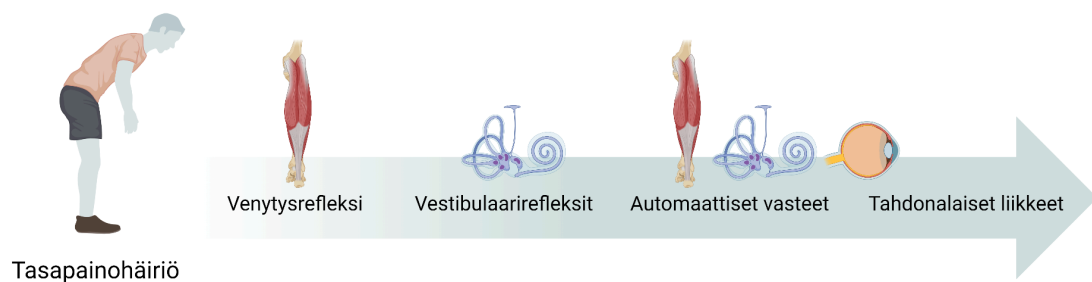
nilkkastrategiasta. Tällöin nilkkaniveltä liikuttavat lihakset, erityisesti SOL, etummainen säärilihäs (musculus tibialis anterior) ja kaksoiskantalihas, vaikuttavat keskeisimmin korjausliikkeeseen. Voimakkaammissa häiriöissä hyödynnetään lisäksi lonkkanivelen liikettä eli käytetään lonkkastrategiaa. Tällöin liikkeeseen osallistuu reisien, lantion ja keskivartalon lihaksia. Kun häiriö kasvaa tietyn rajan yli, eivät edellä mainitut liikestrategiat ole enää riittäviä ja joudutaan ottamaan korjaava askel, jolloin puhutaan askelstrategiasta. (Shumway-Cook & Woollacott 2001) Tietyissä tilanteissa on tehty havaintoja myös niin ns. yhdistelmästrategiasta, jossa yhdistyy piirteitä sekä nilkka- että lonkkastrategiasta (Runge ym. 1999).

3.2 Sensorisen palautteen merkitys

Vakaalla alustalla tasapainon ylläpito perustuu pääasiallisesti proprioseptoreiden tuottamaan tietoon. Sen osuuden keskeisestä sensorisesta informaatiosta on arvioitu olevan noin 70 %, kun taas vestibulaarijärjestelmä tuottaa noin 20 % ja visuaalinen järjestelmä noin 10 %. Epävakaalla alustalla somatosensorisen osuuden on havaittu laskevan samalla kun visuaalisen ja vestibulaarisen tiedon osuuden on huomattu nousevan. Erilaisissa tilanteissa yhden aistijärjestelmän tuottaman tiedon kulloinkin suhteellinen painoarvo riippuu olosuhteista siten, että kyseisessä tilanteessa tarkempana ilmenevän aistitiedon suhteellinen painoarvo tulkinnassa kasvaa ja epätarkemman puolestaan vastaavasti laskee. Esimerkiksi hämärässä, kun visuaalinen tieto on epätarkkaa, näköaistimusten suhteellinen painoarvo laskee. (Peterka 2002, Horak 2006)

Seistessä äkillinen ja yllättävä tasapainohäiriö saa aikaan asentoa korjaavan liikesarjan, joka koostuu useista hermoston eri tasojen muodostamista motorisista viesteistä, joissa hyödynnetään eri aistijärjestelmien tuottamaa tietoa (kuva 7). Tässä yhteydessä on syytä huomioida, että todellisuudesta poiketen tasapainohäiriöiden tutkimustilanteissa koehenkilöt ovat tietoisia tulevasta tasapainohäiriöstä, joten voidaan olettaa, että motoriset vasteet ilmentävät jossain määrin feedforward-mallia ennen kuin sensorista palautetta on edes saatavilla. Todellisuudessa varsinaisessa yllättävässä häiriötilanteessa ensimmäiset motoriset vasteet syntyvät nopeasti luustolihasien lihasspindelien antaman informaation perusteella. Ne saavat aikaan nopean venytysrefleksivasteen lyhyen refleksikaarensa ansiosta. Hyvin nopeasti

ilmaantuvat myös vestibulaarijärjestelmän refleksit, jotka auttavat kohdistamaan katsetta, stabiloimaan pään asentoa kaulan ja niskan lihasten avulla sekä muodostamaan muun kehon kompensatorisia liikkeitä. Seuraavina ilmaantuvat tyypillisesti monimutkaisemmat automaattiset vasteet ja viimeisenä tahdonalaiset liikkeet, jotka molemmat hyödyntävät jo useiden eri aistijärjestelmien tietoa. Todellisuudessa tilannekohtainen ympäristö, häiriön tarkemmat piirteet ja yksilölliset ominaisuudet vaikuttavat siihen, miten eri aistitietoa hyödynnetään ja mikä on kunkin järjestelmän merkitys kokonaisuuden kannalta. (Nashner 2001; Shumway-Cook & Woollacott 2001 180–184)



Kuva 7. Yksinkertaistettu yleiskuvaus tasapainohäiriön keskeisten aistijärjestelmien ja niihin liittyvien motoristen vasteiden ilmaantumisesta. (Mukaiillen Nashner 2001; Shumway-Cook & Woollacott 2001, 180–184)

4 MOTORINEN KONTROLLI

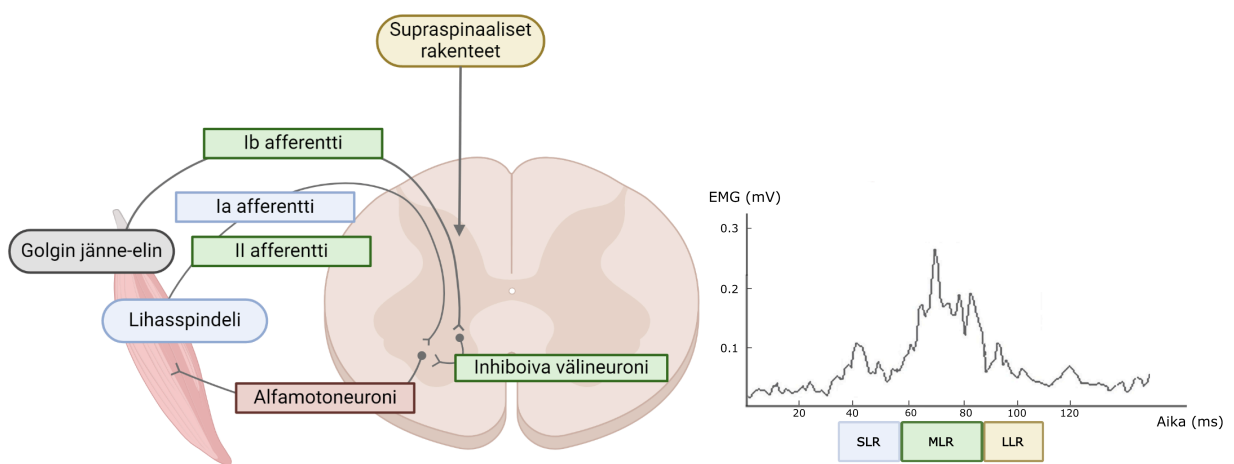
Motorisen toiminnan neuraalinen säätely voidaan jakaa karkeasti kahteen osaan. Spinaalinen säätely on selkäytimen tasolta tulevien nopeiden tahdosta riippumattomien refleksien aikaansaamaa lihastoiminnan ohjausta. Refleksien avulla kehoa suojataan odottamattomilta ja nopeilta asennon muutoksilta esimerkiksi tasapainohäiriöissä. Selkäydintä ylemmiltä keskushermoston tasoilta tulevaa ohjausta kutsutaan yhteisesti supraspinaaliseksi (supra: yläpuolinen, ylempi) säätelyksi. Se voi olla siten lähtöisin miltä tahansa aivoalueelta, joten sen voidaan katsoa vastaavan varsin laajasta säätelyjärjestelmästä. Jos neuraalinen säätely on lähtöisin aivokuoren alueilta, puhutaan usein vielä tarkennetusti kortikaalisesta säätelystä ja aivokuoren alempiin osiin viitataan subkortikaalisella säätelyllä (sub: alapuolinen, alempi). (Huxham ym. 2001; Ting & McKay 2007)

Spinaalinen ja supraspinaalinen ohjaus kuvataan usein selkeyden vuoksi toisistaan erillisinä mekanismeina. Niiden aikaansaamat vasteet esitetään tyypillisesti ajallisella jatkumolla, jossa ensin havaitaan spinaalisen tason nopeat refleksit ja niiden jälkeen ylemmän tason supraspinaaliset vasteet. Nykytietämyksen mukaan tasapainon säätelyssä ilmenee kuitenkin yhtäaikaisesti sekä spinaalista että supraspinaalista säätelyä (Prochazka ym. 2000; Pruszynski ym. 2011). Esimerkiksi aivokuorelta lähtöisin oleva motorinen ohjaus lisääntyy, kun viive tasapainohäiriön alusta kasvaa riittävästi (Taube ym. 2006), mutta aivokuoren aktiivisuutta on havaittu jopa jo ennen varsinaista häiriötä ja sitä on pidetty myös osana ennakoivaa toimintaa (Jacobs & Horak 2007).

4.1 Spinaalisen tason mekanismit

Äkillisen tasapainohäiriön aiheuttamaan lihasvenytykseen liittyvää yksinkertaista venytysrefleksiä (strech reflex) pidetään keskeisenä motorisen kontrollin ensilinjan mekanismina. Refleksin tehtävänä on suojata lihasta äkkinäiseltä liian voimakkaalta venytykseltä. Sen kulkureittiin eli refleksikaareen kuuluvat reseptorina toimiva lihasspindelit, Ia afferentit ja edellisen kanssa synapsin muodostava alfa-motoneuronit sekä sen koko

motorinen yksikkö (kuva 8). Kyseessä on siis varsin lyhyt refleksikaari, jossa on vain yksi synapsi, joten sen aikaansaama vaste on hyvin nopea. (Gordon & Ghez 1991) Tätä Ia afferenttien välittämää vastetta kutsutaan lyhyen viiveen eli latenssin refleksiksi (SLR tai M1, short latency response) (Fellows ym. 1993; Pierrot-Deseilligny & Burke 2005). Esimerkiksi SOL:ssa SLR:n on havaittu ilmaantuvan jo noin 30–50 ms:n viiveellä (Avela and Komi 1998).



KUVA 8. Spinaalisen tason refleksivasteiden kulkureitit ja ilmaantuminen lihasaktiivisuudesta kertovassa elektromyografisessa mittauksessa (EMG). (Mukaillen mm. Pierrot-Deseilligny & Burke 2005; Fellows ym. 1993; Miranda ym. 2019; Pruszynski ym. 201. EMG-kuvaaja Piirainen ym. 2013 luvalla) Sinisellä merkityt rakenteet liittyvät lyhyen viiveen refleksiin (SLR), vihreällä merkityt keskipitkän viiveen refleksiin (MLR) ja keltaisella on merkitty supraspinaaliset rakenteet yleisesti mukaan lukien pitkän viiveen refleksi (LLR). Oikealla olevassa EMG:ssä on esitetty refleksien ilmaantuminen nopeassa taaksepäin suuntautuvassa tasapainohäiriössä SOL:n osalta.

SLR:iä seuraa monimutkaisempi keskipitkän viiveen refleksi (MLR tai M2, medium latency response), joka alkaa noin 50–70 ms:n kuluttua venytyksestä (Miranda ym. 2019). Siinä on todennäköisesti jo useampia synapseja hermosolujen välillä, mutta sen kulkureitti ei ole yhtä tarkoin selvillä kuin SLR:n. On esitetty, että MLR välittyisi mahdollisesti useampaa eri reittiä pitkin. Usein MLR:n esitetään välittyvän todennäköisimmin lihaskäämien II afferenttien kautta (Grey ym. 2001; Matthews 1984; Schieppati & Nardone 1997), mutta lisäksi on

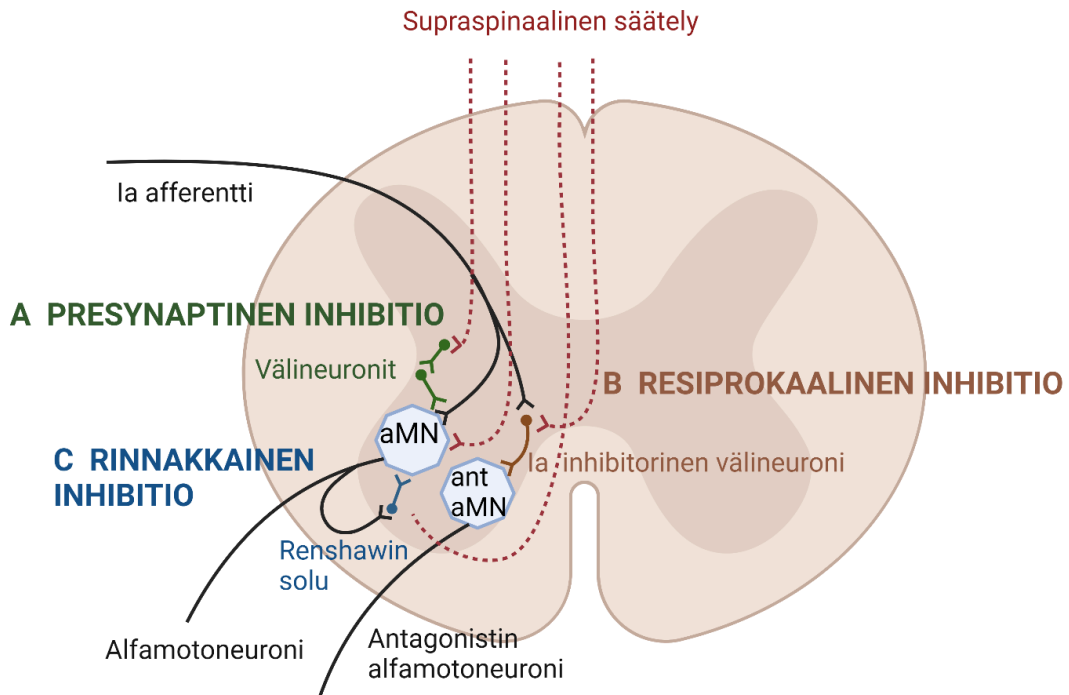
epäilty, että Ib afferentit saattaisivat myös osallistua inhiboivan välineuronin kautta MLR:iin (Dietz 1998).

Noin 85–100 ms:n viiveellä venytyksen alusta ilmaantuu yleensä kolmas vaste (LLR tai M3, long latency response). Se on riittävän nopea ollakseen refleksi, mutta siinä on havaittu enemmän supraspinaalisen säätelyn viitteitä (Pruszynski ym. 2011) ja sitä pidetään pääasiallisesti supraspinaalisen järjestelmien aloittamana (Shemmell ym. 2010). Mahdolliseksi supraspinaaliseksi lähteiksi on ehdotettu primaarista motorista aivokuorta, pikkuaivoja ja aivorunkoa (Pruszynski & Scott, 2012, Shemmell ym. 2010) Lisäksi LLR:iin todennäköisesti vaikuttavat myös I afferentit (Kurtzer ym. 2010; Lewis ym. 2004; Schuurmans ym. 2009) ja II afferentit (Lourenço ym. 2006; Meskers ym. 2010). Tässä yhteydessä on syytä korostaa, että kaikki kolme edellistä vastetta ovat hyvin lihas- ja tehtäväriippuvaisia. Keskeisimpiä vaikuttavia tekijöitä ovat kyseessä olevan lihaksen voimantuotto-ominaisuudet, sen tilannekohtainen esijännitys ja venytyksen nopeus, (Pierrot-Deseilligny & Burke 2005; Nakazawa ym. 2003), joten vasteita tulisi aina tarkastella tilannekohtaisesti.

Spinaalisella tasolla tiedetään olevan useita neuraalisia säätelymekanismeja, jotka vaikuttavat alfamotoneuronien reagoitiherkkyyteen. Keskeinen mekanismi on presynaptinen inhibitio (PSI) (kuva 9), joka mahdollistaa asennon ja liikkeen hienosäädön (Stein 1995; Zehr 2002). Se perustuu kahden välineuronin tuottamaan Ia afferenttia inhiboivaan vaikutukseen. Välineuronien vaikutuksesta Ia afferentin ja alfamotoneuronin välisessä synapsissa vapautuvan hermovälittäjäaineen määrä vähenee, ja alfamotoneuronin herkkyys ja siten aktiivisuus laskee (Pierrot-Deseilligny 1997). PSI on tosin itsessäänkin alttiina muiden mekanismien vaikutuksille ja muun muassa kyseinen Ia afferentti, Golgin jänne-elimen Ib afferentit, ihon tuntoaistin afferentit sekä supraspinaaliset säätelymekanismit vaikuttavat sen toimintaan (Enoka 2002, 274; Stein 1995; Zehr 2002).

PSI:n lisäksi neuraaliseen säätelyyn vaikuttavat todennäköisesti ainakin resiprokaalinen inhibitio ja Renshawin solujen välittämä rinnakkainen inhibitio (kuva 9) (Enoka 2002 269–270). Resiprokaalisessa inhibitiossa vastavaikuttajalihaksen eli antagonistin alfamotoneuronin aktivaatio laskee ja antagonistin relaksoituu, jolloin varsinaisen lihaksen eli agonistin tuottamasta voimasta on mahdollista tulla suurempi (Day ym. 1984). Tämä tapahtuu siten, että Ia afferentin aksoni haarautuu kahteen osaan ja toinen näistä liittyy vähintään yhteen Ia inhibitoriseen välineuroniin (Hultborn 2006). Välineuroni aiheuttaa aktivoituessaan

antagonistin alfamotoneuronissa inhibitorisen vaikutuksen, mikä johtaa antagonistilihaksen aktivaation vähenemiseen ja mahdollistaa agonistin tehokkaamman voimantuoton (Nielsen & Kagamihara 1992). Ia inhiboiviin välineuroneihin vaikuttaa myös useat muut tekijät, muun muassa lihasspindelien, nivelten ja ihon reseptorit, Renshawin solut ja tietyt supraspinaaliset järjestelmät (Hultborn ym. 1976b; Baret ym. 2003; Hwang ym. 2002).



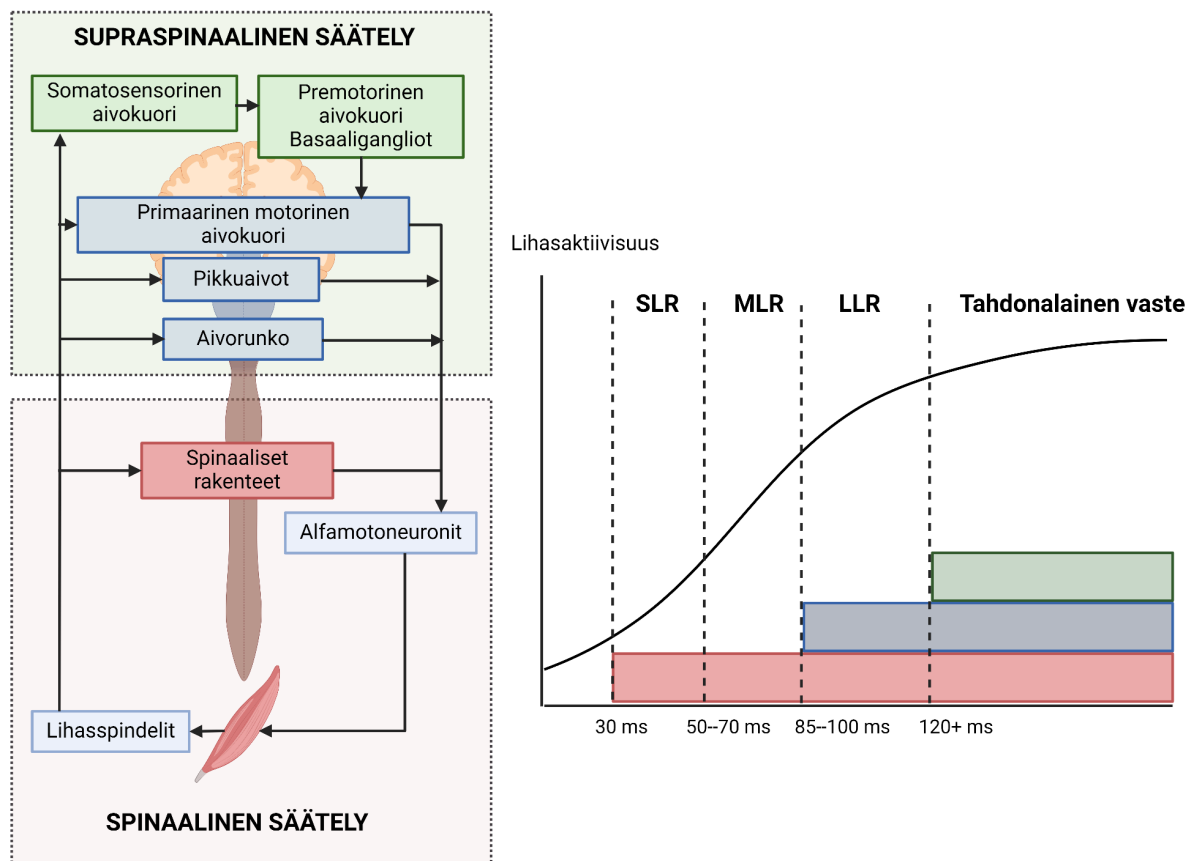
KUVA 9. Presynaptisen, resiprokaalisen ja rinnakkaisen inhibition keskeiset rakenteet spinaalisella tasolla. (Mukaillen Duchateau & Enoka 2016). Alfamotoneuronin sooma on merkitty (aMN) ja antagonistin alfamotoneuroni (ant aMN). Presynaptisen inhibition (kohta A) keskeiset välineuronit on merkitty vihreällä, resiprokaalisen inhibition (kohta B) Ia inhibitorinen välineuroni ruskealla ja rinnakkaisen inhibition (kohta C) Renshawin solu sinisellä. Olennaista on huomioida, että esitetyt mekanismit ovat itsessäänkin alttiita sekä spinaaliselta että supraspinaaliselta tasolta lähtöisin olevalle modulaatiolle.

Rinnakkainen inhibitio tapahtuu selkäytimessä sijaitsevien Renshawin solujen kautta (kuva 9) (Barbeau ym. 2000; Katz & Pierrot-Deseillign ym. 1999; Renshaw 1946). Renshawin solut muodostavat kehämäisen yhteyden alfamotoneuronien kanssa ja ne inhiboivat kyseistä alfamotoneuronia. Lisäksi niihin vaikuttavat epäsuorasti myös sensorinen tieto iholta ja II–III

afferenteista, ja niillä on yhteyksiä myös muihin Renshawin soluihin, gammamotoneuroneihin sekä Ia inhiboiiviin välineuroneihin (Knikou 2008). Rinnakkaisen inhibition on esitetty heikentävän resiprokaalista inhibitiota mahdollistaen paremmin agonistin ja antagonistin yhtäaikaisen supistumisen, joka stabiloi lihasten tukeman nivelen asentoa paremmin (Nielsen and Kagamihara 1992).

4.2. Supraspinaalisen tason mekanismit

Supraspinaalisella tasolla syntyvistä vasteista puhuttaessa erotetaan usein niin sanotut automaattiset vasteet ja tahdonalaiset liikekäskyt (kuva 10). Automaattiset vasteet ovat sekä spinaalista että supraspinaalista säätelyä ilmentäviä koordinoituja stereotyyppisiä vasteita, joiden synnyssä aivorungolla on keskeinen rooli. Niitä pidetään subkortikaalisina eli niitä tuotetaan aivokuoren alapuolisissa rakenteissa. Automaattisten vasteiden on havaittu alkavan tilanteesta riippuen noin 70–120 ms:n viiveellä häiriöstä (Horak & Macpherson 1996; Nashner 1976). Nekin ovat vahvasti tilanneriippuvaisia, ja koska niitä pidetään mukautumiskykyisinä, niissä voidaan olettaa ilmenevän oppimista (Nashner 2001). Monimutkaisemmat tahdonalaiset liikkeet syntyvät refleksejä ja automaattisia vasteita hitaammin aivokuorella. Niiden viiveen on arvioitu olevan yli 120–150 ms. (Eccles 1981; Horak & Macpherson 1996; Nashner 1976).



KUVA 10. Yksinkertaistettu kuvaus motorisen kontrollin spinaalisesta ja supraspinaalisesta säätelystä sekä eri vasteiden ilmaantumisesta elektromyografiassa (EMG). (Mukaiillen Eccles 1981; Horak & Macpherson 1996; Nashner 1976. Esitysmuoto mukailleen Kurtzer 2015). Punaisella merkityt rakenteet ja vasteet ovat lähtöisin spinaaliselta tasolta. Siniset ja vihreät ovat lähtöisin supraspinaaliselta tasolta. EMG:ssa (oikealla) kuvataan värein, kuinka spinaalista ja supraspinaalista säätelyä esiintyy sekä ajallisesti järjestäytyneenä että yhtäaikaaisesti.

4.3 Neuraalisen säätelyn mittaaminen

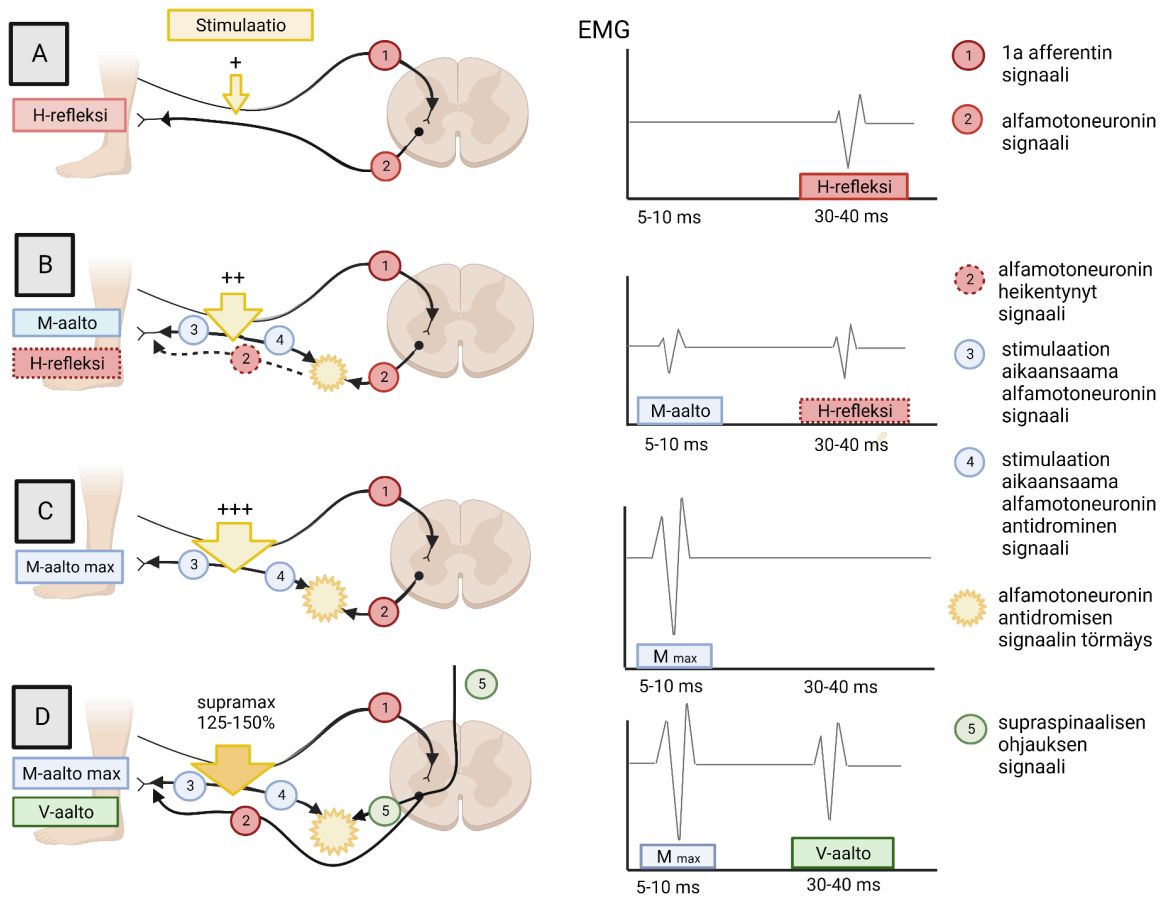
Lihasktiivisuuden aktiivisuutta voidaan tutkia elektromyografisilla (EMG) menetelmillä, joissa taustalla ovat lihassolukalvojen jännitemuutokset eli aktiopotentiaalit. Jännite ilmaistaan tyypillisesti millivolteina (mV) ja aika millisekunteina (ms). EMG-signaali esittää havaitun jännitteen ajan funktiona. Pinnallisilla EMG-elektrodeilla mitattu sähköinen signaali on

kollektiivinen usean motorisen yksikön aktiopotentiaalien summa. Signaalista voidaan tutkia useita muuttujia, joista tasapainohäiriöiden osalta tyypillisimmät ovat eri vasteiden latenssi ja amplitudi. Latenssi on ajallinen viive, joka kuuluu häiriöstä siihen, että havaitaan lihasaktiivisuuden aikaansaaman jännitemuutoksen alku, ja amplitudi on lihasaktivaation synnyttämän jännitteen suurin vaihteluväli. (Robertson ym. 2013)

Motorisen kontrollin eri tasojen aktivaatiosta saadaan mitattua tietoa erilaisin EMG:aa hyödyntävin menetelmin. Sähköstimulaation avulla pystytään tekemään päätelmiä spinaalisen ja supraspinaalisen ohjauksen aktiivisuudesta. Spinaalisen tason aktivaatiota tutkittaessa voidaan mitata sähköisellä stimulaatiolla tuotettua Hoffmannin refleksiä eli H-refleksiä (H-reflex) ja supraspinaalisen aktivaation mittauksissa H-refleksin elektrofysiologista muunnelmaa eli V-aaltoa (volitional wave) (kuva 11). Tasapainohäiriöissä stimulaatioita annetaan tyypillisesti useilla eri viiveillä, jolloin voidaan tehdä päätelmiä motorisen kontrollin muutoksista eri vaiheissa häiriötä. (Aagaard ym. 2002; Palmieri ym. 2004; Schieppati 1987)

4.3.1 H-refleksi

H-refleksi on keinotekoinen sähköstimulaation avulla tuotettu refleksi, jonka avulla voidaan mitata aiemmin kuvatun venytysrefleksin refleksikaaren aktiivisuutta. Autenttiseen venytyksestä syntyneeseen refleksiin verrattuna H-refleksin olennaisin ero on se, että H-refleksi ei edellytä lihasspindelin toimintaa, vaikka toisaalta liikkeen aikana spindelin toiminta voi vaikuttaa mitatun H-refleksin kokoon. Käytännössä H-refleksi saadaan aikaan siten, että raajan hermorunkoa, jossa kulkee sekä Ia afferentti että alfamotoneuroni, stimuloidaan ihon pinnalta sähköisesti (kuva 11). Stimulaation seurauksena Ia afferentissa syntyy aktiopotentiaali. Selkäytimessä Ia afferentin aktiopotentiaali siirtyy synapsin kautta alfamotoneuroniin, ja tällöin siinä syntyy kiihdyttävä aktiopotentiaali, joka etenee alfamotoneuronin aksonia pitkin hermo-lihasliitokseen. Tästä aktivaatio siirtyy lihassoluihin ja EMG-signaalissa havaitaan H-refleksi. (Enoka 2002, 266; Palmieri ym. 2004)



KUVA 11. H-refleksin, M-aallon ja V-aallon kulku, keskeiset rakenteet ja ilmaantuminen EMG-signaalissa. (Mukaiillen mm. Aagaard ym. 2002; Upton 1971; Zehr 2002) A-kohta: H-refleksi, B-kohta: M-aalto, C-kohta: maksimaalinen M-aalto ja D-kohta: V-aalto.

Teoriassa H-refleksi voidaan saada aikaan mistä tahansa lihaksesta, jonka hermo on niin pinnallinen, että sitä voidaan stimuloida ihon päältä. Käytännössä useimmissa tutkituissa lihaksissa esiintyy ongelmia sekä H-refleksin aikaansaamisessa että tulkinnessa. (Palmieri ym. 2004) Vakiintunein tapa on mitata H-refleksiä SOL:sta, sillä se osallistuu merkittävässä määrin tasapainon ylläpitoon ja sitä hermottava säärihermo (nervus tibialis) on pinnallisuutensa vuoksi helposti stimuloitavissa (Schieppati 1987; Zehr 2002).

H-refleksin on havaittu olevan luotettava menetelmä arvioitaessa toistettuja suorituksia. Luotettavuustutkimuksia on tehty useilla eri asetelmilla eri asennoissa (mm. Ali & Sabbahi 2001; Hopkins ym. 2000), eri ikäryhmissä (mm. Mynark 2005) ja eri lihaksista (mm.

Jaberzadeh ym. 2004; Palmieri ym. 2002; Stowe ym. 2008). H-refleksissä on kuitenkin vaihtelua yksilöiden kesken ja tämän vuoksi tutkimuksissa H-refleksi normalisoidaan, jotta eri henkilöiden tulokset olisivat vertailukelpoisia keskenään (Palmieri ym. 2004). Normalisoinnissa hyödynnetään M-aaltoa, joka syntyy, kun riittävän suuri sähköinen stimulaatio aktivoi myös lihaksiin meneviä, afferentteihin soluihin verrattuna ohuempia alfamotoneuroneita (kuva 11). Nämä lähettävät stimulaation vaikutuksesta aktiopotentiaaleja suoraan hermo-lihasliitokseen, ja tästä seuraa EMG:ssä H-refleksiä edeltävä erillinen vaste, jota kutsutaan nimellä M-aalto (M wave). Kun stimulaation voimakkuutta kasvatetaan, se saa aikaan alfamotoneuronissa niin sanotun antidromisen johtumisen eli aktiopotentiaali johtuukin normaalia johtumissuuntaa vastaan selkäydintä kohti. Tällöin alfamotoneuronin antidrominen aktiopotentiaali törmää selkäytimestä tulevan H-refleksin aktiopotentiaaliin ja heikentää sitä. (Aagaard ym. 2002). H-refleksin normalisointi edellyttää, että määritetään H-refleksin ja M-aallon niin sanottu rekrytointikäyrä. Se tapahtuu nostamalla stimulaation voimakkuutta asteittain, kunnes saadaan maksimaalinen M-aalto (M_{max}), jolloin H-refleksi ei ole enää havaittavissa (kuva 11, kohta C) (Gajewski & Mazur-Rozycka 2016.). Varsinainen normalisointi tapahtuu siten, että määritetään H-refleksin ja M_{max} :n suhde.

4.3.2 V-aalto

Tahdonalaisen lihastyön aikana supraspinaalista aktiivisuutta voidaan arviota edellä kuvatulla H-refleksiin ja M-aaltoon perustuvalla tekniikalla. Siinä käytetään maksimitason ylittävää eli supramaksimaalista stimulaatiota, jolloin intensiteetti on noin 125–150 % maksimaalisen M-aallon intensiteetistä. Tämä synnyttää edellä kuvatulla tavalla alfamotoneuronin antidromisen signaalin, joka törmää supraspinaalisen lihassupistuskäskyn kanssa (kuva 11). Tällöin H-refleksi pääsee kulkemaan kohti lihasta ja se havaitaan EMG:ssä, mutta sitä kutsutaan tässä yhteydessä V-aalloksi. Kun supraspinaaliselta tasolta tuleva tahdonalainen käsky voimistuu, sen vaikutus alfamotoneuronin antidromiseen signaaliin kasvaa, jolloin läpipäässyt V-aaltona havaittava signaali on myös suurempi (Pensini & Martin 2004). Näin ollen tahdonalaisen aktiivisuuden kasvu havaitaan EMG:ssä suurempana V-aaltona. (Aagaard ym. 2002; Upton ym. 1971)

Neurotieteissä on yleisesti käytössä transkraniaalinen magneettistimulaatiomenetelmä (TMS), jossa aktivoidaan aivojen eri alueita kallon ulkopuolelta magneettikentän avulla. Menetelmää soveltaen voidaan tutkia aivokuoren aktivaatiota eri tehtävissä (Zewdie & Kirton 2006). V-aallon ja TMS:n välillä on havaittu yhteys, ja V-aallon on esitetty heijastelevan hyvin supraspinaalista säätelyä isometrisessä lihastyössä (Grospretre ja Martin 2014). V-aaltomenetelmää onkin hyödynnetty isometrisessä lihastyössä (mm. El Bouse ym. 2012; Del Balso & Cafarelli 2006; Mendonca ym. 2019; Pensini & Martin, 2004; Solstad ym. 2011) sekä dynaamisissa asetelmissa pudotushyppyjen osalta (Alkjær ym. 2013; Bergmann ym. 2013), mutta sitä ei ole juurikaan sovellettu tasapainohäiriöissä lukuun ottamatta Nevanperä ym. (2023) tutkimusta. Kyseisessä tutkimuksessa V-aaltotekniikan toistettavuus todettiin dynaamisissa tasapainohäiriöissä 40 ms:n viiveellä hyväksi ja 70, 100 ja 130 ms:n viiveillä erinomaiseksi (Nevanperä ym. 2023).

4.3.3 Neuraaliset vasteet dynaamisessa tasapainossa

Dynaamisen tasapainon tutkimuksissa on tutkittu erityisesti nilkkastrategiassa keskeisimpien nilkkaa tukevien lihasten SOL:n ja etummaisen säärilihaksen EMG-vasteita. Keinotekoisia häiriöitä on tuotettu lukuisilla eri menetelmillä. Tämän tutkimuksen kannalta keskeisissä asetelmissa on hyödynnetty liikkuvaa alustaa, jolla tuotetaan sen päällä seisovalle tutkimushenkilölle tasapainohäiriö. Yleisimmin liikutettavaa alustaa on joko kallistettu eteen- ja taaksepäin (mm. Diener ym. 1984a; Keshner ym. 1988; Nardone ym. 1990b) tai liikutettu horisontaalisesti eteen- ja taaksepäin (mm. Dietz ym. 1985; Hu ym. 2022; Nevanperä ym. 2023; Piirainen ym. 2013; Taube ym. 2007). Näin on saatu aikaiseksi liikkeen suunnasta riippuen eri lihaksiin nopea odottamattoman venytys.

Taaksepäin suuntautuvassa nopeassa (maksiminopeus 0,74 m/s) 1 cm:n mittaisessa alustan siirrosta SOL:ssa on havaittu EMG:ssä ensimmäinen selkeä refleksivaste noin 60–80 ms:n kuluttua häiriön alusta (Wälchli ym. 2017). Vaste voidaan tulkita ajallisen ilmaantumisensa perusteella MLR:ksi, jolloin sen voidaan katsoa edustavan pääsääntöisesti spinaalisen tason ohjausta. Hieman myöhemmin noin 100–120 ms:n kohdalla, jossa tyypillisesti havaitaan LLR, SOL:n EMG-aktiivisuus on kasvanut selvästi viitaten motorisen kontrollin supraspinaalisen ohjauksen kasvuun. Nardone ym. (1990a ja 1990b) havaitsivat puolestaan suuremmalla 3 cm:n liikeamplitudilla mutta pienemmällä maksimaalisella nopeudella (0,5

m/s) pääasiallisesti SOL:n SLR:n. MLR:n he havaitsivat selvästi harvemmin ja sen amplitudi oli pienempi kuin SLR:n. Selkeästi suuremmalla alustan liikeamplitudilla (7,5–12,5 cm) mutta aiempia pienemmällä nopeudella (0,15 m/s) on mahdollista havaita SOL:ssa kaikki kolme venytysrefleksin osaa (Piirainen ym. 2013). Tasapainohäiriötutkimusten keskinäistä vertailua hankaloittavat kuitenkin tutkimusasetelmien eroavaisuudet, joista keskeisimmät ovat em. tutkimuksissakin erilaiset alustan liikkeen amplitudi, nopeus ja kiihtyvyys. Häiriömallien eroavaisuuksien lisäksi muun muassa koehenkilön ennakointi ja lihasten esiaktiivisuus voivat poiketa toisistaan ja tämä voi myös vaikuttaa osaltaan vasteisiin.

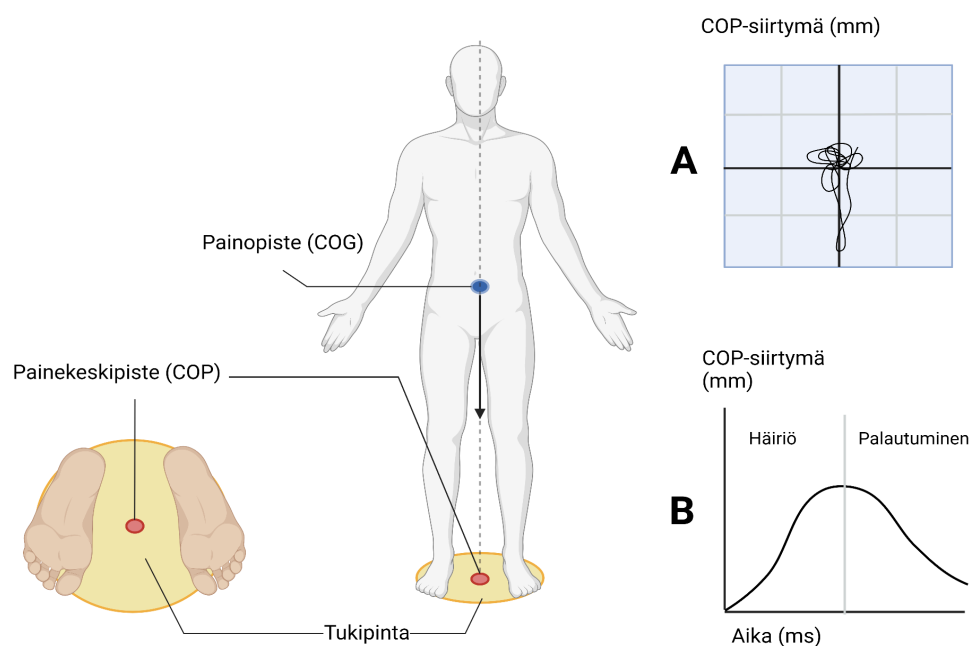
Eri stimulaatiotekniikoita hyödyntämällä voidaan saada viitteitä tasapainohäiriön aikaisesta motorisesta kontrollista. Ajoittamalla stimulaatio tiettyyn kohtaan tasapainohäiriötä, on mahdollista tehdä päätelmiä ohjauksen tasosta kyseisellä hetkellä. Stimulaatioviiveet asetetaan tyypillisesti vastaamaan oletettujen vasteiden viiveitä. Näin stimulaatiopohjaisten mittausten perusteella voidaan arvioida, onko tietyllä hetkellä motorinen kontrolli pääosin lähtöisin spinaaliselta vai supraspinaaliselta tasolta.

Sähköstimulaatiolla tuotettua V-aaltomenetelmää ei siis ole juurikaan hyödynnetty dynaamisissa tasapainotilanteissa lukuun ottamatta tuoretta Nevanperä ym. (2023) tutkimusta. Siinä tutkijat havaitsivat supraspinaalisen aktivaation lisääntymiseen viittaavan suuremman V-aaltoaktiivisuuden noin 70 ms:n viiveen kohdalla. Vastaavansuuntaisia havaintoja olivat tehneet jo aiemmin TMS-tekniikalla Taube ym. (2006). He havaitsivat SOL:n EMG:ssä kortikaalisen ohjauksen lisääntymiseen viittaavan aktiivisuuden kasvun varhaisimmillaan 86 ms:n viiveellä nilkan korjausliikkeen alusta mitattuna. Nevanperä ym. (2003) arvioivat, että havaittu 16 ms:n ero TMS- ja V-aaltotutkimusten välillä on todennäköisesti seurausta menetelmien eroavaisuuksista. Lisäksi koehenkilöiden keskipituudet erosivat tutkimuksissa, joten tällä voi mahdollisesti jossain määrin olla myös vaikutusta havaittuun eroon.

4.4 Tasapainokontrollin mittaaminen

Fysiikassa tasapaino määritellään kappaleen tilaksi, jossa kappale pysyy pystyssä. Tämä tapahtuu silloin, kun kappaleen painopiste (COG, center of gravity) pysyy sen oman tukipinnan yläpuolella (kuva 12). Tasapainokontrollia voidaan tutkia mittaamalla kehon

painekeskapisteen (COP, center of pressure) siirtymää voimalevyjen avulla (Shumway-Cook & Woollacott 2001). Kehon COP-muutokset voidaan esittää graafisesti kaksiulotteiseen kenttään, ja ne voidaan kuvata ajan funktiona (kuva 12). Keskeisimpiä tutkittavia muuttujia ovat tyypillisesti COP:n keskimääräinen muutos eri suunnissa sekä muutoksen pituus, nopeus ja pinta-ala. Mitä vähäisempiä COP-muutokset ovat, sitä parempana kyseisen henkilön tasapainoa voidaan pitää. (Shumway-Cook & Woollacott 2017). Tämä posturografiaksi nimetty menetelmä täyttää tasapainosuorituksen kultaisen standardin kriteerit (Richmond ym. 2018; Silva ym. 2017) ja se on yleisesti käytössä sekä staattisissa että dynaamisissa tasapainotutkimuksissa.



KUVA 12: Tasapainokontrollin mittauksen peruseriaate voimalevyjen avulla. (Mukaihen mm. Richmond ym. 2018; Silva ym. 2017). Voimalevy mittaa painekeskapisteen (COP) siirtymää (kohta A), joka voidaan esittää ajan funktiona (kohta B).

5 SUKUPUOLTEN VÄLISET EROT

5.1 Hermo-lihasjärjestelmän erot

5.1.1 Hermosto

Aivojen sukupuolieroja on tutkittu runsaasti, ja erojen on havaittu vaihtelevan aivojen eri rakenteissa (Allen ym. 2003). Yleisesti miesten aivot ovat liki 10 prosenttia naisia suuremmat (Zhou ym. 2000). Miehillä isoainvojen ja pikkuaivojen tilavuus sekä useimpien aivokuoren alueiden tilavuus on suurempi kuin naisilla (Carne ym. 2006) ja useimmissa aivojen rakenteissa miehillä on mitattu suuremmat määrät valkeaa ja harmaata ainetta (Allen ym. 2003). Myös aivokuoren neuronitiheys on ollut miehillä suurempi (Pakkenberg & Gundersen 1997; Rabinowicz 1999), mutta siinä on havaittu alueellista vaihtelua sukupuolten kesken (Witelson ym. 1995). Korteksin paksuutta tutkittaessa on huomattu, että se vaihtelee sukupuolten kesken eri alueittain (Sowell ym. 2007). Motorisen aivokuorialueen sukupuolten välisistä eroista on saatu viitteitä sekä anatomian että kehityskulun osalta (Amunts ym. 2000; Lenroot ym. 2007).

Keskushermoston rakenteellisten sukupuolierojen yhteydet toiminnallisiin eroihin ovat kuitenkin vielä varsin epäselviä (Alonso-Nanclares 2008). Toiminnallisesta näkökulmasta on suhteellisen niukasti tietoa sekä sensorisen informaation integraation että motorisen vasteen generoinnin mahdollisista eroista. Proprioseptiikan osalta on tehty havaintoja naisten heikommasta proprioseptisestä hahmotuksesta miehiin verrattuna (Lephart ym. 1994; Muaidi 2017). Visuaalisen informaation osalta on puolestaan viitteitä siitä, että naisten visuaalinen aivokuori on aktiivisempi kuin miesten polven dynaamisessa ojennus-koukistustehtävässä (Park-Braswell ym. 2022). Visuaalisen aivokuoren suurempi merkitys naisilla havaittiin myös tasapainotutkimuksessa (Blaszczyk ym. 2014), jossa naisilla tasapaino heikkeni miehiä enemmän, kun visuaalista informaatiota vähennettiin.

Motorisen vasteen generoinnin sukupuolieroja on havaittu funktionaalisella magneettikuvantamisella premotorisella kuorialueella ja pikkuaivoissa polven dynaamisessa ojennus-koukistustehtävässä (Park-Braswell ym. 2022) Naisten premotorisella kuorialueella havaittiin suurempi aktiivisuus, kun taas miehillä aktivaatio oli suurempaa pikkuaivojen oikeassa puoliskossa. Premotorisen aivokuoren suurempi aktivaatio naisilla saattaa viitata,

että naisilla suunnitteleva ohjaus on suuremmassa roolissa kuin miehillä. Pikkuaivojen suurempi aktivaatio miehillä voi puolestaan liittyä parempaan aivokuoren ja pikkuaivojen väliseen ohjaukseen. (Park-Braswell ym. 2022) Hienomotorisen sormen näpytystehtävän aikaisen aivojen eri osien aktivaation on havaittu myös poikkeavan miesten ja naisten kesken (Lissek ym. 2007). Naisilla kortikaaliset alueet aktivoituivat enemmän, kun taas miehillä subkortikaalisilla basaalganglioalueilla oli suurempi aktiivisuus. Tästä poiketen isometrisessä nilkan dorsifleksiossa ei kuitenkaan havaittu kortikaalisen aktivaation eroja (Yoon ym. 2014). Edellä mainittujen tutkimusten osalta on syytä korostaa, että niitä ei ole tehty äkillisessä häiriötilanteessa, joten ne eivät ole suoraan yleistettävissä dynaamiseen tasapainoon.

Hermoston laskevien ratojen mahdollisista sukupuolten välisistä eroista on niukasti tutkimuksia. Lateraalissa kortikospinaalisessa radassa miehillä on todettu naisia enemmän hermon johtumisnopeutta lisääviä paksumpia myelinisoituja aksoneita (Souma ym. 2008; Zhou ym. 2000), mutta kuten aivoissa niin myös kortikospinaalisen radan eri osissa on havaittu erisuuntaisia sukupuolten välisiä eroja (Giedd ym. 2012). Alfamotoneuronien soomien on havaittu olevan miehillä poikkileikkausaltaan suurempia kuin naisilla, mutta alfamotoneuronien lukumäärässä ei ole havaittu eroja (Yuan ym. 2000). Kyseisessä tutkimuksessa ei huomioitu aksonien paksuutta. Polven venytysrefleksin eli patellarefleksin tutkimuksissa refleksivasteen on havaittu olevan naisilla nopeampi kuin miehillä (Smith ym. 2014; Tindell & Smith 2017; Vickery & Smith 2013). Tutkijat esittivät, että tämä liittyisi ainakin osittain miesten alfamotoneuronien hitaampaan johtumisnopeuteen, ja se voisi mahdollisesti johtua aksonin myelinisoitumisen asteesta, myeliinitupen Ranvierin kuroumien välisistä etäisyyksistä tai aksonin ionikanavien tiheydestä (Smith ym. 2014).

Eläintutkimuksissa on saatu viitteitä siitä, että lihasspindelien tiheys vaihtelisi sukupuolten kesken (Gartych ym. 2021), mutta ihmisten osalta mahdollisista sukupuolien välisistä eroista ei ole juuri olemassa tutkimustietoa. Vain yksittäisessä silmänliikuttajalihaksiin liittyvässä tutkimuksessa (Lukas ym. 1994) on tarkasteltu miesten ja naisten lihasspindelien lukumääriä: miehillä havaittiin enemmän lihasspindeleitä kuin naisilla (269 vs. 217.5 spindeliä).

Koska naissukupuolihormonien reseptoreja esiintyy ihmiskehossa laajasti, myös hermostossa ja lihaksissa (Ekenros ym. 2017; Gargiulo-Monachelli ym. 2014; Lemoine ym. 2003; Wiik ym. 2009), on esitetty, että estrogeenin ja progesteronin pitoisuuksilla saattaa olla vaikutusta hermo-lihasjärjestelmän toimintaan (Soedirdjo ym. 2023). Tutkimustietoa aiheesta on

kuitenkin vielä varsin niukasti. On esitetty, että estrogeenin vaikutus voisi välittyä keskeisimmän inhiboivan hermovälittäjäaineen eli gamma-aminovoihapon (GABA) laskun kautta. Arviot estrogeenin ja GABA:n välisestä käänteisestä yhteydestä perustuvat kuitenkin toistaiseksi lähinnä eläintutkimuksiin (mm. Hu ym. 2006; Murphy ym. 1998; Mukherjee ym. 2017). Tosin Epperson ym. (2002) ja Harada ym. (2011) ovat osoittaneet vastaavan käänteisen yhteyden naisten veren estrogeenipitoisuuden ja aivoista mitatun GABA-tason välillä. Hoffman et al. (2018a) tutkivat estrogeenin yhteyttä lihaksen PSI:oon ja havaitsivat veren seerumin estrogeenipitoisuuden ja soleuksen PSI:n korreloivan negatiivisesti sekä miehillä että naisilla. Toisin sanoen suurempi estrogeenipitoisuus oli yhteydessä pienempään PSI:oon. Tutkijat esittivät, että havaittu yhteys saattaa selittyä GABA-vaikutuksella selkäytimen välineuronin kautta.

5.1.2 Motorinen yksikkö

Miesten suurempaa lihaskokoa pidetään yleisesti merkittävänä voimantuottoon vaikuttavana tekijänä. Kokoero selittyy miesten lihassolujen suuremmalla poikkipinta-alalla eikä lihassolujen lukumäärässä ole havaittu merkittävää eroa sukupuolten kesken (Miller ym 1993). Etureiden ulommasta reisilihaksesta otetuissa solunäytteistä on havaittu, että miehillä tyypin I lihassolujen poikkipinta-ala on 19 % ja tyypin II 59–66 % suurempi kuin naisilla (Staron ym. 2000). Miesten lihaksissa on myös havaittu suhteellisesti enemmän toiminnallisesti nopeita tyypin II lihassoluja kuin naisilla. (mm. Porter ym. 2002; Roepstorff ym. 2006; Schiaffino ja Reggiani 2011; Simoneau & Bouchard 1989; Staron ym. 2000). Tähän liittyen miehillä on todettu myös enemmän nopeissa suorituksissa tarvittavaa glykolyyttistä metabolista aktiivisuutta. (mm. Blatchford ym. 1985; Callahan ym. 2014; Haizlip ym. 2015; Kent-Braun & Hg 2000, Mauvais-Jarvis 2015; Phillips ym. 1993). Naisilla on puolestaan havaittu suhteellisesti enemmän tyypin I lihassoluja, jotka ovat kestävyysominaisuuksiltaan ja palautumiskyvyltään parempia kuin tyypin II solut, mutta eivät ole yhtä vahvoja ja nopeita reagoimaan äkillisissä tilanteissa (Ansdell ym. 2019; Hunter ym. 2006; Kent-Braun ym. 2002). Tätä havaintoa tukevat myös metaboliset löydökset, joissa naisten lihaksissa on havaittu enemmän pitkäkestoista suoritusta tukevaa oksidatiivista aktiivisuutta (mm. Porter ym. 2002; Roepstorff ym. 2006; Simoneau & Bouchard 1989; Staron ym. 2000; Schiaffino & Reggiani 2011).

Vaikka motorisen yksikön voimantuotto riippuu kuitenkin merkittävästi myös sen syttymistiheydestä (Rack & Westbury 1969; Del Vecchio ym. 2019), on syttymistiheyden sukupuolierojen tutkimuksessa paljon selvitettävää (Inglis & Gabriel ym. 2020). Koska miehillä on yleisesti parempi voimantuotto kuin naisilla, olisi tämän perusteella loogista olettaa, että miesten motoristen yksiköiden syttymistiheys olisi naisia suurempi. Christie ja Kamen (2010) sekä Inglis ja Gabriel (2020) raportoivatkin miehillä etummaisessa säärilihaksessa maksimaalisessa voimantuotossa (100% MVC) miehillä korkeamman syttymistiheyden, mutta useimmissa tutkimuksissa naisilla on kuitenkin havaittu suurempi syttymistiheys (mm. Inglis & Gabriel 2020; Trevino ym. 2019; Sontag ym. 2021; Peng ym. 2018). Tosin Inglis ja Gabrielin (2020) tutkimuksessa naisilla suurempi syttymistiheys nähtiin submaksimaalisella intensiteetillä (20–80% MVC) ja miehillä suurempi maksimaalisella intensiteetillä (100% MVC). Tutkijat esittivät, että naisten suurempi syttymistiheys voisi olla kompensatorinen mekanismi alhaisemman supistumisvoiman vuoksi (Inglis & Gabriel 2020; Sontag ym. 2021; Trevino ym. 2019).

5.2 Motorisen kontrollin erot

Miesten ja naisten motorisissa kyvyissä on yleisesti havaittu eroja. Miehet ovat tyypillisesti osoittaneet parempaa suoriutumista karkeamotorisissa tehtävissä, joissa tyypillisesti käytetään suuria lihasryhmiä, kun taas naiset ovat suoriutuneet paremmin hienomotorisista tehtävistä (mm. Hall & Kimura 1995; Nicholson & Kimura 1996; Halpern 1997). Lisäksi miehillä on havaittu vähemmän motorisen vasteen vaihtelua tasaisessa isometrisessä voimantuotossa (Brown ym. 2010; Pereira ym. 2015; Vanden Noven ym. 2014; Yoon ym. 2009) ja parempi tarkkuus monimutkaisissa motorisissa tehtävissä kuten pallonheitossa ja vastaanotossa (Moreno-Briseño ym. 2010; Watson & Kimura 1991). Motoristen suoritusten eroavaisuuksien yhteydessä on pohdittu myös liikestrategioiden lihaskohtaisia eroja. Naisten antagonistilihaksen koaktivaatio on ollut voimakkaampaa kuin miehillä (Frey-Law & Avin 2013; Mendonca ym. 2020; Mengarelli ym. 2017; Padua ym. 2005), ja nilkan liikkeen tarkkuutta tutkittaessa on saatu viitteitä siitä, että naisilla olisi enemmän vaihtelevuutta antagonistin koaktivaatiossa (Casamento-Moran ym. 2017). Motoristen taitojen erojen syiksi on esitetty sekä edellä mainittuja anatomisia eroavaisuuksia että eroja toiminnallisissa ominaisuuksissa (Lissek ym. 2007), mutta tarkemmat mekanismit ovat vielä selvittämättä.

Neuraalisen säätelyn sukupuolten välisiä eroja ei ole toistaiseksi tutkittu dynaamisen tasapainohäiriön aikana. Erilaisissa staattisissa tutkimusasetelmissa tehdyissä tutkimuksissakin on saatu varsin erisuuntaisia tuloksia. Vaikka erot johtunevat todennäköisimmin tutkimusasetelmien eroista, on aihealueen parissa yleisesti vielä paljon selvitettävää. Hoffman ym. (2017) havaitsivat, että makuulla mitattuna maksimaalisella M-aallolla normalisoitu maksimaalinen H-refleksi (H_{\max}/M_{\max}) oli naisilla merkitsevästi suurempi miehiin verrattuna tilanteessa, jossa syljen naissukupuolihormonipitoisuudessa ei ollut eroa sukupuolten kesken. He esittivät, että ero voisi johtua hermostollisista eroavaisuuksista. Mendoncan ym. (2020) tutkimuksessa puolestaan miesten H_{\max}/M_{\max} oli naisia suurempi isometrisessä lihastyössä, ja syyksi esitettiin naisten suurempaa agonisti- ja antagonistilihasten yhtäaikaista aktivaatiota eli koaktivaatiota. Johnson ym. (2012) eivät havainneet levossa istualtaan mitattuna sukupuolten välillä eroa muutoin kuin spinaalisella tasolla rinnakkaisessa inhibitiossa, joka oli miehillä suurempi kuin naisilla. Hoffmanin ym. (2018a) ja Hoffmanin ym. (2008) tutkimuksissa makuulla levossa H_{\max}/M_{\max} -suhteissa ei puolestaan tullut esille merkitsevää sukupuolten välistä eroa. V-aaltojen osalta Johnsonin ym. (2012) tai Mendoncan ym. (2020) tutkimuksissa ei havaittu eroja sukupuolten välillä isometrisessä lihastyössä.

Tasapainokontrollista on tehty runsaasti tutkimuksia, mutta suurin osa niistä keskittyy toiminnallisiin tasapainotesteihin. Näiden testien tulokset vaihtelevat ja ovat joskus jopa ristiriitaisia keskenään. Vertailu on haastavaa, koska tutkimusasetelmat ja mitatut muuttujat vaihtelevat merkittävästi. Osa dynaamisista tutkimuksista ei havainnut eroja (mm. Kawabata 2013; Niu ym. 2013; Sell ym. 2018), osassa naisilla oli parempi dynaaminen tasapaino (mm. Sekulic ym. 2013; Whyte ym. 2015; Wikstrom ym. 2006) ja osassa miehillä (mm. Elena ym. 2015; Ness ym. 2015; Sabin ym. 2010).

Tutkimuskirjallisuudessa on siis havaittavissa aukkoja liittyen sekä motorisen kontrollin neuraalisten vasteiden että tasapainokontrollin sukupuolieroihin. Lisäksi neuraalisten vasteiden yhteydestä tasapainokontrolliin dynaamisessa tasapainohäiriössä on suhteellisen niukasti tutkimuksia. Mahdolliset tasapainokontrollin sukupuolierot saattavat liittyä neuraalisiin eroihin, joten näiden tutkimisella on mahdollisuus tuottaa uutta tietoa dynaamisen tasapainohäiriön aikaisista hermo-lihasjärjestelmän mekanismeista miehillä ja naisilla.

6 TUTKIMUKSEN TARKOITUS

Tämän tutkimuksen tavoitteena on tarkastella, havaitaanko motorisessa kontrollissa eroja miesten ja naisten välillä dynaamisessa tasapainohäiriössä. Motorisen kontrollin mittauksissa hyödynnetään sähköstimulaatiolla tuotettuja H-refleksi- ja V-aaltovasteita. H-refleksin oletetaan kertovan spinaalisen tason kokonaisaktiivisuudesta sekä alfamotoneuronin ominaisuuksista ja V-aallon heijastavan puolestaan pääasiallisesti supraspinaalisen ohjauksen muutoksia (Aagaard ym. 2002, Nevanperä ym. 2023).

Tutkimuskysymys 1: Havaitaanko spinaalisessa ja/tai supraspinaalisessa motorisessa kontrollissa sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana?

Kysymykseen pyritään vastaamaan tarkastelemalla H-refleksin ja V-aallon käyttäytymistä tasapainohäiriön aikana. Koska aihetta ei ole aikaisemmin tutkittu dynaamisessa tasapainohäiriössä ja neuraalisten vasteiden tiedetään olevan varsin tehtäväkohtaisia, on aiempien staattisten tasapainotutkimusten pohjalta vaikea johtaa tutkimushypoteesia dynaamiseen tasapainotilanteeseen. Lisäksi aiempien staattisten tutkimusten keskenään erisuuntaisia tuloksia on haastavaa vertailla tutkimusasetelmien merkittävien eroavaisuuksien vuoksi. Näin ollen tässä tutkimuksessa on perusteltua asettaa tutkimushypoteesiksi nollahypoteesi.

Hypoteesi 1: Spinaalisessa ja/tai supraspinaalisessa motorisessa kontrollissa ei havaita sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana.

Tutkimuskysymys 2: Havaitaanko tasapainokontrollissa sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana ja onko niillä yhteyttä neuraalisiin vasteisiin?

Kysymykseen pyritään vastaamaan tarkastelemalla tasapainohäiriön aiheuttamaa COP-siirtymää ja COP-nopeutta. Tasapainokontrollin sukupuolten välisistä eroista

dynaamisessa asetelmassa on olemassa lukuisia tutkimuksia, mutta niiden tutkimusasetelmat ja siten myös mitatut tasapainomuuttujat vaihtelevat merkittävästi, joten niiden keskinäinen vertailu on vähintäänkin haastavaa. Tutkimuskysymyksen 1 kanssa linjassa tehdään oletus, että COP-muuttujissa ei havaita sukupuolten välisiä eroja.

Hypoteesi 2: Tasapainokontrollissa ei havaita sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana eikä niillä havaita yhteyttä neuraalisiin vasteisiin.

Mikäli aineiston perusteella kuitenkin havaitaan tasapainokontrollin eroja miehillä ja naisilla, voidaan tutkimuskirjallisuuden perusteella tehdä kaksi oletusta yhteydestä neuraalisiin vasteisiin. Ensiksi häiriön alussa, kun motorinen kontrolli on pääsääntöisesti spinaalista, voidaan olettaa, että suuremmalla spinaalisella aktiivisuudella on yhteys tehokkaampaan tasapainokontrolliin, koska H-refleksin ja COP-siirtymän välillä on havaittu käänteinen yhteys haastavassa tehtävässä (Taube ym. 2008a, Earles ym. 2000, Huang ym. 2009, Laudani ym. 2009). Toiseksi myöhemmin häiriön aikana, kun on havaittavissa myös supraspinaalista ohjausta, pienemmän spinaalisen tason ja voimakkaamman tahdonalaisen aktiivisuuden voidaan olettaa tuottavan parempaa tasapainokontrollia ilmentäviä COP-vasteita, koska refleksiaktiivisuuden inhibointi ja voimakkaampi tahdonalainen ohjaus on liitetty tehokkaampaan motoriseen kontrolliin (Llewellyn ym. 1990).

7 TUTKIMUSMENETELMÄT

7.1 Tutkittavat

Tutkittavina oli kahdeksan miestä ja kahdeksan naista, joiden iät vaihtelivat 30–45 vuoden välillä. Taulukossa 1 on esitetty tutkimushenkilöiden perustiedot. Taustaltaan he olivat tavanomaisia kuntoilijoiksi luokiteltavia liikkujia, joilla ei ollut vakavia tuki- ja liikuntaelinsairauksia kuten esimerkiksi lonkkaleikkauksia tai useita polven leikkauksia. Tutkittavien rekrytointi toteutettiin sosiaalisen median ja mainosjulisteiden avulla. Tutkimukseen osallistuminen oli vapaaehtoista, ja siihen osallistuneet henkilöt allekirjoittivat suostumuslomakkeen. Tutkimukselle oli toteutushetkellä hyväksytty Jyväskylän yliopiston eettisen toimikunnan ennakoarvio.

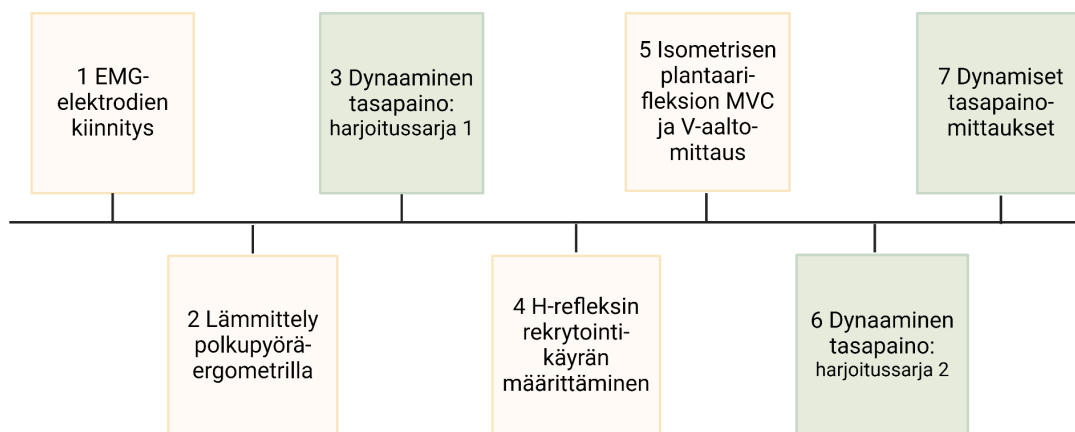
TAULUKKO 1. Tutkittavien perustiedot (keskiarvo \pm keskihajonta).

| | Ikä (v) | Pituus (cm) | Paino (kg) | BMI (kg/m ²) |
|---------------|----------------|------------------|-----------------|--------------------------|
| Miehet (n=8) | 39,9 \pm 2,9 | 183,7 \pm 5,9 | 95 \pm 7,1 | 28,2 \pm 1,8 |
| Naiset (n=8) | 37,0 \pm 2,8 | 166,2 \pm 3,8 | 67,5 \pm 7,3 | 24,5 \pm 2,8 |
| Kaikki (n=16) | 38,4 \pm 3,1 | 175,0 \pm 10,2 | 81,2 \pm 15,8 | 26,3 \pm 3,0 |

7.2 Mittausmenetelmät

Tutkimuksen mittaukset toteutettiin Jyväskylän yliopiston Vuokatin liikuntateknologian yksikön laboratoriossa kesän 2021 aikana. Mittaukset toistettiin kahtena eri tutkimuspäivänä samaan kellonaikaan 1–4 päivän välein. Mittausten toistettavuus on raportoitu aiemmin (Nevaperä ym. 2023). Tämän tutkimuksen aineisto koostuu toisen päivän mittauksista. Tällä pyrittiin minimoimaan mahdollinen pienikin oppimisen vaikutus mittaustuloksiin. Yksittäisen mittauskerran kesto oli noin 2 tuntia. Tutkittaville annettiin ohjeistus välttää voimakasta fyysistä rasitusta kaksi päivää ennen mittauksia ja alkoholia 24 tuntia ennen mittauksia. Mittausten vaiheet olivat keskenään identtiset lukuun ottamatta ensimmäisen mittauspäivän

suostumuslomakkeen täyttöä ja kehonkoostumusmittausta InBody-laitteella (InBody 770 body composition analyzer, Cerritos, California, USA). Keskeiset päävaiheet olivat EMG-elektrodien kiinnitys, lämmittelyvaihe polkupyöräergometrillä 8 minuutin ajan ja 80 watin teholla, H_{max} - ja M_{max} -arvojen mittaus levossa, maksimaalisen isometrisen nilkan ojennuksen eli nilkkanivelen plantaarifleksion (MVC) ja V-aallon mittaukset sekä varsinaiset dynaamiset tasapainotestit (kuva 13). Tasapainotesteissä häiriönaikaisista neuraalisista vasteista H-refleksimittaukset tehtiin ensimmäisenä ja niiden jälkeen V-aaltomittaukset. Molemmissa tapauksissa eri viiveiden mittausjärjestys oli satunnaistetussa järjestyksessä. Järjestys oli kuitenkin yksittäisellä tutkittavalla sama molempina päivinä. Tällä järjestelyllä pyrittiin minimoimaan väsymyksen ja/tai oppimisen vaikutus. Viimeisenä suoritettiin vielä yksi häiriösarja ilman stimulaatiota.



KUVA 13. Molempina mittauspäivinä identtisinä toteutuneet päävaiheet.

7.3 Mittaukset

7.3.1 EMG

EMG-mittauksissa pintaelektrodit (Ambu Blue Sensor, Tanska) asetettiin oikean jalan sääreen leveän kantalihaksen (SOL, musculus soleus), etumaisen säärilihaksen (musculus tibialis anterior) ja kaksoiskantalihaksen (musculus gastrocnemius) päälle. Tässä tutkimuksessa aineisto koostuu SOL:n mittauksista. Elektrodit asetettiin ennalta valmistellulle ihoalueelle

siten, että elektrodien navat olivat 2 cm:n päässä toisistaan (SENIAM 1999). Ihon valmisteluun kuului ihoharvojen poisto partahöylällä, ihon pinnan hiominen hiekkapaperilla ja ihon desinfiointi. Ihon ja elektrodien välisen impedanssin tarkistus tehtiin yleismittarilla. Mikäli tulos oli yli 5 k Ω , suoritettiin ihon valmistelu ja elektrodien asennus uudelleen. Hyväksytyin impedanssimittauksen jälkeen elektrodien paikka merkittiin iholle tussilla (permanent marker), jolla varmistettiin, että elektrodit olivat molemmilla mittauserroilla täsmälleen samassa kohdassa. Elektrodit kiinnitettiin vielä lopuksi urheiluteipillä ihoon. EMG-signaalin näytteenottotaajuus oli 1000 Hz. Se vahvistettiin 1000-kertaiseksi ja suodatettiin 10–500 Hz:n kaistanpäästösuodattimella. Lopuksi signaali kerättiin CED:n A/D-muuntimella (analogia-digitaalimuunnin) (CED Power 1401; CED Ltd., Cambridge, Englanti). Saatu data tallennettiin ja analysoitiin Spike 2 version 5.21 ohjelmistolla (CED Ltd., Cambridge, Englanti).

7.3.2 H-refleksin rekrytointikäyrän määrittäminen

H-refleksin ja M-aallon maksimaaliset vasteet mitattiin oikean jalan SOL:sta seisoma-asennossa stimuloimalla polvitaiteen säärihermoa. Tutkittaville laitettiin elektrodi (anodi) oikean polvilumpion päälle ja toinen (katodi) oikeaan polvitaiteeseen säärihermon kohdalle. Stimulaatiot suoritettiin 200 μ s:n kanttiaallolla (Constant current stimulator DS7A, Digimeter Ltd, Welwyn Garden City, Englanti). Signaali käsiteltiin CED:n A/D-muuntimella ja tallennettiin Spike 2 -ohjelmistoon. Optimaalinen stimulointikohta etsittiin liikuttamalla katodia säärihermon päällä antaen submaksimaalisia stimulaatioita, joiden avulla haettiin amplitudin suhteen suurin H-refleksi. Lopuksi optimaalisen kohdan löydyttyä katodi (EMG-elektrodi) ja anodi kiinnitettiin tukevasti paikoilleen joustavalla siteellä.

Itse mittaukset suoritettiin vaiheittain seuraamalla H-refleksin ja M-aallon amplitudien muutoksia Spike 2-ohjelmistossa. Stimulaatiot aloitettiin matalalla intensiteetillä ja niiden voimakkuutta nostettiin 1 mA välein siihen asti, että mitattiin H_{\max} . Stimulaation nostoa jatkettiin 1 mA kerrallaan kunnes H-refleksiä ei enää voitu havaita. Tämän jälkeen stimulaation intensiteettiä nostettiin 5 mA kerrallaan siihen asti, että saavutettiin M_{\max} . Tämän suhteen tehtiin lopuksi supramaksimaalinen varmistusstimulaatio (150 % M_{\max}), jotta nähtiin, että kyseessä on todellinen maksimiarvo.

7.3.3 MVC, RFD ja V-aalto

Maksimaalinen isometrinen plantaarifleksio (MVC) ja maksimaalinen voimantuottonopeus (maximal rate of force development, RFD) mitattiin erikoisvalmisteisella voimapenkillä (Jyväskylän yliopisto, Jyväskylä, Suomi). Tutkittavat suorittavat liikkeen istuma-asennossa 110 asteen lonkka-, 180 asteen polvi- ja 90 asteen nilkkakulmassa. Tutkittavien alaselkä oli tiiviisti penkin selkänöjää vasten ja heille asetettiin erityiset valjaat, jotka tukivat asennon paikoilleen. Penkin etäisyys (cm) voimalevystä kirjattiin, ja samaa etäisyyttä käytettiin molempien päivien mittauksissa. Tutkittavat asettivat oikean jalan voimalevylle samalla tavoin kaikissa mittauksissa ja pitivät kiinni penkin kahvoista merkityistä kohdin.

Tutkittavat suorittivat aluksi 3–5 nopeaa submaksimaalista lämmittelysuoritusta. Näiden jälkeen mittaukset tehtiin siten, että tutkittavat suorittivat kolme kappaletta kolmen sekunnin pituisia nopeita maksimaalisia plantaarifleksioita. Suoritusten välissä pidettiin 1,5 minuutin tauko. Jos kolmas suoritus oli yli 5 % suurempi kuin toinen, tehtiin 1–3 lisäsuoritusta, joilla varmistettiin, että mittauksissa saadaan maksimaalinen suoritus. Signaali kerättiin CED:n A/D-muuntimella (analogia-digitaalimuunnin) (CED Power 1401; CED Ltd., Cambridge, Englanti) 1000 Hz:n näytteenottotaajuudella. Saatu data tallennettiin ja analysoitiin Spike 2 version 5.14 ohjelmistolla (CED Ltd., Cambridge, Englanti).

MVC-mittausten jälkeen tehtiin maksimaalisessa isometrisessä plantaarifleksiossa V-aallon (V_{isom}) mittaukset. Suorituksen hyväksymisrajaksi asetettiin 90 % MVC:sta (Aagaard ym. 2002). Tutkittavat suorittivat viisi maksimaalista plantaarifleksiota, joiden yhteydessä takimmaiseen säärithermoon annettiin supramaksimaalinen sähköstimulaatio (150 % M_{max}) ja SOL:sta mitattiin V-aalto. Hyväksytyssä suorituksessa voiman tuli olla yli 90 % MVC:stä, stimulaation tuli tapahtua nousevan voimakäyrän aikana juuri 90 %:n ylityttyä ja V-aallon tuli olla havaittavissa EMG-signaalissa. Saadakseen viisi hyväksyttävää V_{isom} -aaltoa tutkittavat tekivät kukin 5–9 suoritusta.

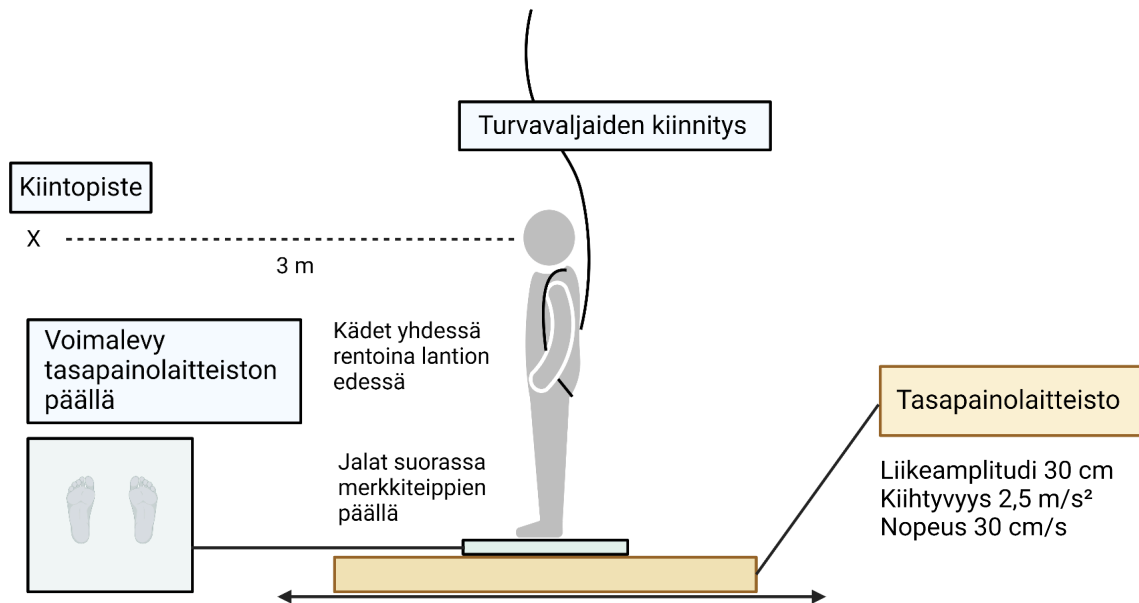
7.3.4 Dynaamiset tasapainomittaukset

Tasapainohäiriöt aiheutettiin Jyväskylän yliopiston rakentaman dynaamisen tasapainolaitteiston (Jyväskylän yliopisto, Jyväskylä, Suomi) avulla (kuva 14). Laitteiston päälle oli asennettu voimalevy (BT4 balance platform; HUR Labs, Tampere, Suomi), joka mittasi COP-muutoksia. Voimalevyyn oli liitetty COP-muutoksista johdettuja muuttujia laskeva Coachtech-ohjelmisto (Jyväskylän yliopisto, Vuokatti, Finland) ja A/D-muunnin (CED Power1401, Cambridge, Englanti). Jälkimmäinen oli puolestaan yhdistetty Neurologger aikaviiveyksikköön (NeuroLog NL405; Digitimer), joka oli liitetty vielä Digitimerin stimulaattoriin (Constant current stimulator DS7A, Digimeter Ltd, Welwyn Garden City, Englanti). Tasapainolaitteen aikasignaalin ja Neurologin aikaviiveyksikön avulla saatiin stimulaattori tuottamaan sähköstimulaatiot tietyillä aikaviiveillä. EMG-signaalia mitattiin Spike2-ohjelmistolla kaikista kolmesta edellä mainitusta säären lihaksesta. Tämän tutkimuksen aineistoon kuuluu SOL:ssa havaitut EMG-vasteet.

Testaustilanteessa koehenkilöt seisoivat voimalevyllä merkkiteippien päällä kädet lantion edessä yhdessä (kuva 14). Heille asetettiin turvavaljaat. Tutkittavat saivat ohjeen kiinnittää katseensa edessä olevassa seinässä olevaan kiintopisteeseen, jonka sijainti oli 3,0 m:n päässä. Heitä neuvottiin olemaan rentoina ja reagoimaan tuotettuun tasapainohäiriöön pienimmällä mahdollisella tehokkaalla korjausliikkeellä. Ennen mittauksia suoritettiin kaksi harjoitussarjaa tutkittavien tutustuttamiseksi laitteistoon. Tällä tavoin pyrittiin minimoimaan mahdollisen psyykkisen jännittämisen aiheuttamaa lihasaktiivisuutta. Yksi harjoitussarja tuotettiin ennen H-refleksin herkkyyskäyrän määrittystä ja toinen aivan ennen mittausten aloittamista.

Häiriösarjoissa tutkittaville aiheutettiin Coachtech-ohjelmistolla tasapainolaitteiston horisontaalisella eteenpäin tai taaksepäin suuntautuvalla liikkeellä tasapainohäiriö (kuva 14). Alustan liikkeen amplitudi oli 30 cm, kiihtyvyys $2,5 \text{ m/s}^2$ ja nopeus 30 cm/s. Yksittäinen häiriösarja koostui yhteensä 16 häiriöstä, joista puolet oli eteenpäin ja puolet taaksepäin. Häiriöt tulivat kullekin tutkittavalle suuntien puolesta satunnaistetussa järjestyksessä samalla tavalla kumpanakin tutkimuspäivänä. Häiriösarjoja tuli yksittäisenä päivänä yhteensä vähintään 11 kpl: yksi harjoitussarja ennen H-refleksin rekrytointikäyrää, yksi harjoitussarja ennen stimulaatioita, vähintään neljä häiriösarjaa H-refleksille siten, että jos M-aalto ei ollut raja-arvojen sisällä, suoritettiin ylimääräisiä ajoja sekä neljä häiriösarjaa V-aallolle ja yksi

häiriösarja lopuksi ilman stimulaatioita. Joka kolmannen häiriösarjan jälkeen oli kahden minuutin istumatauko. Tässä tutkimuksessa analysoitiin SOL:n taaksepäin suuntautuvat häiriöt.



KUVA 14. Dynaamisten tasapainohäiriöiden laitteisto ja suoritusasento. Tasapainohäiriö tuotettiin tasapainolaitteiston horisontaalisella eteenpäin tai taaksepäin suuntautuvalla liikkeellä (nuolet).

7.3.4.1 Neuraaliset mittaukset

Neuraaliset vasteet mitattiin neljällä eri viiveellä: 40, 70, 100 ja 130 ms nilkan liikkeen alusta. Tasapainolaitteen ja nilkan liikkeen välillä oli 25 ms viive. Edellä esitellyn kirjallisuuden (mm. Gajewski & Mazur-Rozycka, 2016; Palmieri ym. 2004; Schieppati, 1986) perusteella voitiin olettaa stimulointien kohdistuvan SLR:n, MLR:n, LLR:n ja tahdonalaisten vasteiden tuntumaan. H-refleksin mittauksissa stimulaatiointensiiteettiä muokattiin manuaalisesti. Tavoitteena oli pitää näin M-aallon amplitudi $5 \% \pm 2,5 \% M_{\max}$ -lepoarvosta ja siten varmistaa, että stimulaatiossa pysyttiin H-refleksin nousevalla käyrällä (Taube ym. 2006). Niissä häiriösarjoissa, joissa M-aalto poikkesi tavoitearvosta, suoritettiin lisäksi joko 8 tai 16

häiriötä, kunnes oli saatu vähintään viisi hyväksyttävää M-aaltomittausta. V-aallon osalta stimulaatio oli vakioidusti supramaksimaalinen 150 % M_{\max} (Aagaard ym. 2002).

Neuraaliset vasteet oli tutkittavissa yhteensä 16 koehenkilöltä (8 miestä, 8 naista). Spinaalisen tason aktiivisuutta kuvastava H-refleksi normalisoitiin maksimaalisen M-aallon (M_{\max}) suhteen, jolloin saatiin H/M_{\max} (% M_{\max}). Supraspinaalisen tason aktiivisuutta ilmentävä V-aalto normalisoitiin samoin M_{\max} :lla, jolloin saatiin V/M_{\max} (% M_{\max}). Lisäksi neuraalisista vasteista analysoitiin edellisten muuttujien suhde eli $(V/M_{\max})/(H/M_{\max})$, jota merkitään $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$. Sen voidaan katsoa mittaavan dynaamisen tasapainohäiriön aikaisen supraspinaalisen ja spinaalisen tason aktiivisuuden suhdetta toisiinsa nähden.

7.3.4.2 Tasapainokontrollin mittaukset

COP-muutokset mitattiin kolmessa vaiheessa: ennen häiriötä valmistautumisvaiheessa, häiriön aikaisessa aktiivisessa vaiheessa ja palautumisvaiheessa. Valmistautumisvaihe alkoi 1 sekuntia ennen alustan liikettä ja päättyi alustan liikkeen alkuun. Aktiivinen vaihe alkoi alustan liikkeestä ja kesti 1,2 sekuntia. Palautumisvaihe alkoi alustan liikkeen päättyessä ja kesti 1 sekunnin, jonka aikana tutkittavat nojasivat vielä eteenpäin ja pyrkivät palauttamaan tasapainoista asentoa. COP-muutoksista analysoitiin aktiivisen vaiheen pituuden ja painon suhteen normalisoitu ja keskiarvoistettu COP-siirtymä huipusta huippuun mitattuna ($\text{mm}/(\text{pituus}[\text{m}]*\text{paino}[\text{kg}]))$ ja siirtymän nopeus eli COP-nopeus ($(\text{mm}/\text{s})/(\text{pituus}[\text{m}]*\text{paino}[\text{kg}]))$ (Chiari 2002). COP-nopeusmuuttujaa tarkastellessa on syytä huomioida, että nopeus on määritelty alustan liikkeen ajalta ja se laskettiin ajan (s) ja siirtymän (mm) pinta-alan kautta, jolloin suurempi huojunta saa aikaan suuremman pinta-alan, ja näin ollen suuremmat COP-nopeuden arvot itse asiassa kuvastavat hitaampaa tasapainokontrollia. Mittausten aikana jäi teknisen ongelman vuoksi yksittäisiä COP-muutoksia tallentumatta, joten COP-data on analysoitu yhteensä 12 tutkittavasta (5 miestä, 7 naista).

7.4 Tilastolliset menetelmät

Tilastollisessa analyysissä käytettiin SPSS 28.0.1.1 -ohjelmistoa. Tutkittavien mittaustuloksista määriteltiin keskiarvot ja keskihajonnat. Aineiston normaaliutta arvioitiin Shapiro–Wilk -testillä. H-refleksi- ja V-aaltomittausten kaikki muuttujat eivät noudattaneet normaalijakaumaa, joten niille tehtiin logaritmuunnos ennen kuin niitä vertailtiin toistomittausten varianssianalyysillä (two-way repeated measures ANOVA). Päävaikutuksena analysoitiin viiveitä (40, 70, 100 ja 130 ms) ja sukupuolta. Lisäksi testattiin viiveen ja sukupuolen välistä yhdysvaikutusta (viive \times sukupuoli). Mikäli sfäärisyyden (sphericity) edellytys ei täyttnyt, vapausasteita korjattiin Greenhouse–Geisser -kaavalla. Jos tilastollisesti merkitsevä päävaikutus havaittiin, tehtiin vähiten merkitsevän erotuksen (least significant difference, LSD) parillinen testi. COP-muuttujat, MVC, RFD ja V_{isom} noudattivat normaalijakaumaa ja niiden analyysiin käytettiin kahden riippumattoman otoksen t-testiä. Muuttujien välisiä lineaarisia yhteyksiä tutkittiin yhtenä otoksena Spearmanin korrelaatiokertoimella (ρ). Tuloksien merkitsevyytasoina on käytetty $p < 0.05$, *, $p < 0.01$, ** ja $p < 0.001$, ***. Mikäli tilastollista merkitsevyyttä ei havaittu, käytetään merkintänä n.s. -merkintää (not significant).

8 TULOKSET

8.1 Isometrisen plantaarifleksion aikaiset mittaukset

8.1.1 MVC ja RFD

MVC:n ja RFD:n keskiarvot ja keskihajonnat on esitetty taulukossa 3. Sekä miesten MVC että RFD olivat suuremmat kuin naisilla ($p < 0.001$, $n = 15$).

TAULUKKO 3. MVC:n ja RFD:n keskiarvot ja keskihajonnat sukupuolittain. Sukupuolten väliset tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet on merkitty viimeiseen sarakkeeseen.

| | Miehet (n = 7) | Naiset (n = 8) | p-arvo |
|------------------|----------------|----------------|-------------------|
| MVC (N) | 2353 ± 288 | 1771 ± 182 | $p < 0.001^{***}$ |
| RFD (N/s) | 6174 ± 1097 | 4078 ± 814 | $p < 0.001^{***}$ |

8.1.2 V-aalto isometrisen MVC:n aikana

Isometrisen MVC:n aikainen V_{isom} suhteutettiin M_{max} :oon, ja viidestä hyväksytystä $V_{\text{isom}}/M_{\text{max}}$ -arvosta laskettiin keskiarvo. Saatujen $V_{\text{isom}}/M_{\text{max}}$ -suhteiden keskiarvot ja keskihajonnat on esitetty taulukossa 2. Miesten ja naisten välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa (n.s.).

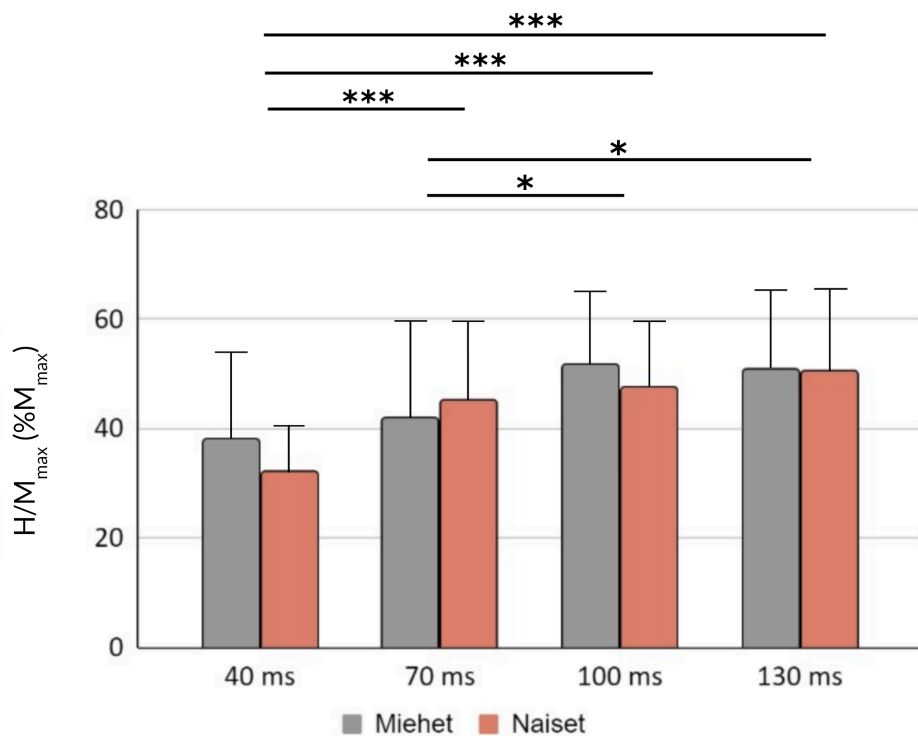
TAULUKKO 2. Maksimaalisen isometrisen plantaarifleksion V-aallon ($V_{\text{isom}}/M_{\text{max}}$) keskiarvot ja keskihajonnat sukupuolittain. Sukupuolten välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa.

| | Miehet (n = 7) | Naiset (n = 8) | p-arvo |
|---|----------------|----------------|--------|
| $V_{\text{isom}}/M_{\text{max}}$ (%M_{max}) | 42,9 ± 15,6 | 48,8 ± 15,2 | n.s. |

8.2 Neuraaliset muuttujat

8.2.1 H-refleksi tasapainohäiriön aikana

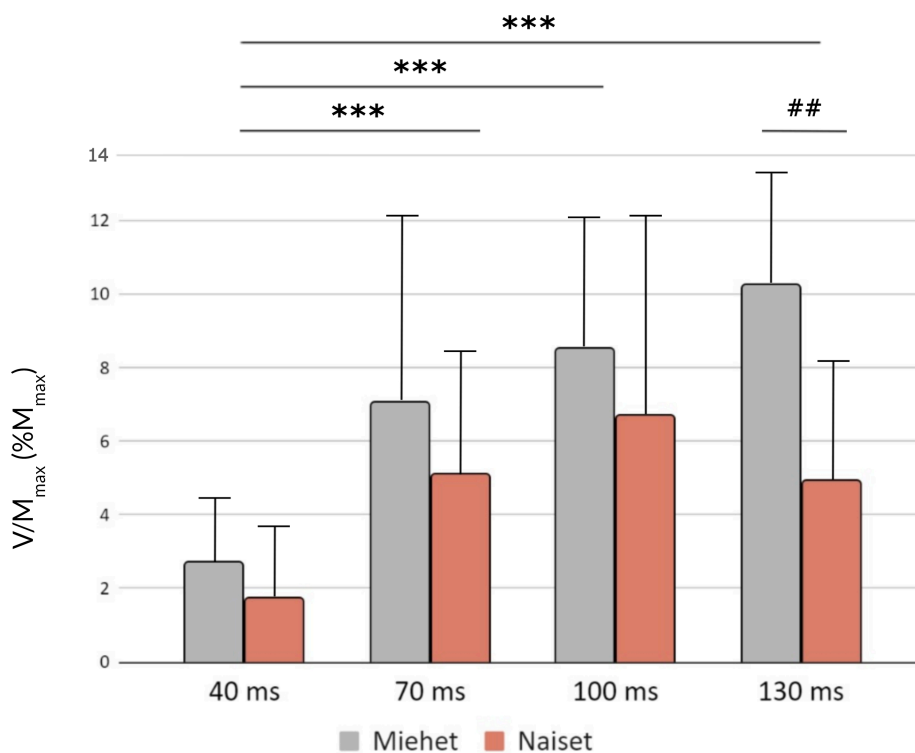
H-refleksi suhteutettiin maksimaaliseen M-aaltoon (M_{\max}) ja näin saatiin H/M_{\max} ($\%M_{\max}$), jonka keskiarvot ja keskihajonnat on esitetty eri viiveillä sukupuolittain kuvassa 16. Eri viiveillä havaittiin tilastollisesti merkitsevä päävaikutus eli eri viiveillä mitatut H-refleksit erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ($F = 18.623$, $p < 0.001$). Sukupuolten välillä ei havaittu päävaikutusta ($F = 0.063$, $p = 0.806$). Yhdysvaikutusta viive \times sukupuoli ei havaittu ($F = 1.516$, $p = 0.224$). Parillisessa vertailussa H/M_{\max} :ssa oli tilastollisesti merkitsevä ero kaikkien muiden viiveiden kesken paitsi 100 ms:n ja 130 ms:n kesken (kuva 15). H/M_{\max} -arvoissa ei ollut havaittavissa tilastollisesti merkitsevää eroa miesten ja naisten välillä millään viiveellä.



KUVA 15. H-refleksi (H/M_{\max}) tutkituilla viiveillä sukupuolittain. Viiveiden väliset tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet on merkitty tähtimerkein (* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$). Sukupuolten välillä ei havaittu tilastollisesti merkitseviä eroja eri viiveillä.

8.2.2 V-aalto tasapainohäiriön aikana

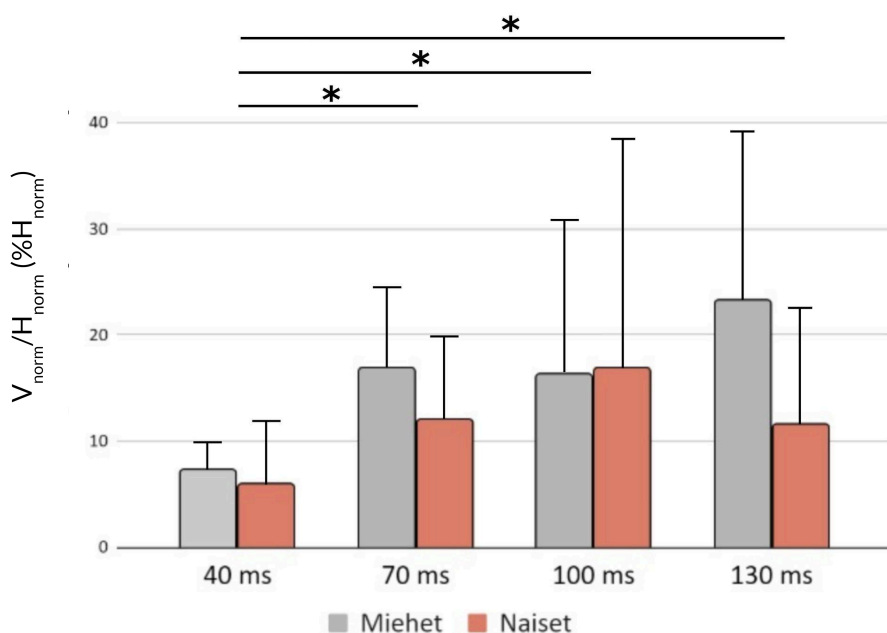
Myös V-aalto suhteutettiin M_{\max} -arvoon ja näin saatiin V/M_{\max} ($\%M_{\max}$), jonka keskiarvot ja keskihajonnat eri viiveillä on esitetty sukupuolittain kuvassa 16. Miehillä V-aalto kasvoi tasaisesti viiveiden kasvaessa, kun taas naisilla V-aallon kasvu kääntyi laskuun viiveiden 100 ms ja 130 ms välillä. Sekä viiveellä ja sukupuolella havaittiin tilastollisesti merkitsevä päävaikutus eli eri viiveillä mitatut V-aallot erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ($F = 8.598$, $p = 0.001$) ja sukupuolten välillä havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero ($F = 5.402$, $p = 0.036$). Yhdysvaikutusta viive \times sukupuoli ei havaittu ($F = 1.170$, $p = 0.326$). Parillisessa vertailussa V-aalto oli 40 ms:n viiveellä merkitsevästi pienempi ($p < 0.001$) kuin viiveillä 70 ms, 100 ms ja 130 ms. Viiveiden 70, 100 ja 130 ms välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa. Parillisessa vertailussa sukupuolten välinen ero oli tilastollisesti merkitsevä viiveellä 130 ms ($p = 0.007$). Muilla viiveillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa.



KUVA 16. V-aalto (V/M_{\max}) tutkituilla viiveillä sukupuolittain. Viiveiden väliset tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet on merkitty tähtimerkein (***) $p < 0.001$) ja sukupuolten väliset tilastollisesti merkitsevät erot on merkitty risuaitamerkein (## $p = 0.007$).

8.2.3 V-aallon ja H-refleksin suhde

M_{\max} -arvoon suhteutettujen V-aallon (V/M_{\max}) ja H-refleksin (H/M_{\max}) suhde $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ on esitetty keskiarvojen ja keskihajontojen osalta eri viiveillä sukupuolittain kuvassa 17. Viiveellä havaittiin tilastollisesti merkitsevä päävaikutus eli eri viiveillä $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -arvot erosivat tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ($F = 4.709$, $p = 0.006$). Sukupuolten välillä ei havaittu päävaikutusta ($F = 1.778$, $p = 0.204$) eikä yhdysvaikutusta viive \times sukupuoli ($F = 1.161$, $p = 0.336$). Parillisessa vertailussa $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ oli 40 ms:n viiveellä merkitsevästi pienempi ($p < 0.05$) kuin viiveillä 70 ms, 100 ms ja 130 ms. Viiveiden 70, 100 ja 130 ms välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa. Parillisessa vertailussa ei havaittu eroa sukupuolten välillä.

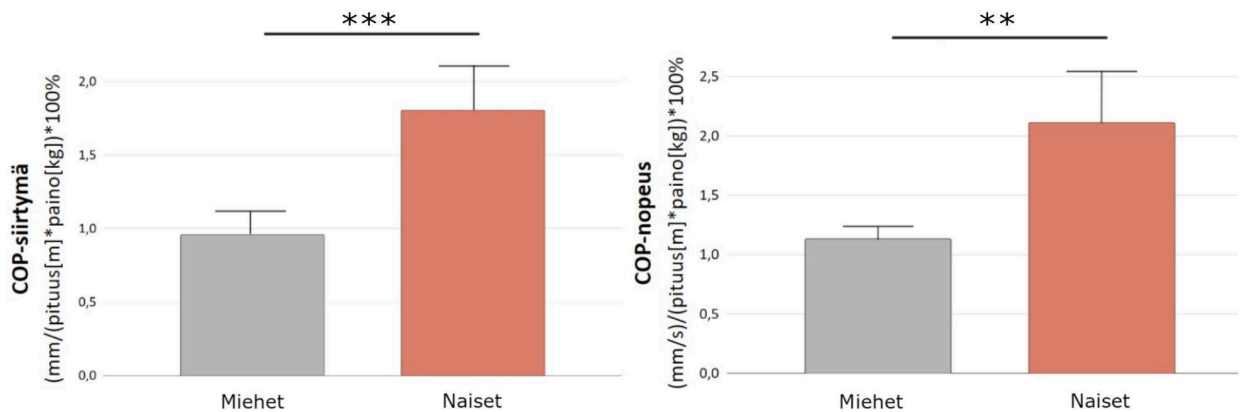


KUVA 17. V-aallon (V/M_{\max}) ja H-refleksin (H/M_{\max}) ja suhde ($V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$) eri viiveillä sukupuolittain. Viiveiden väliset tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet on merkitty tähtimerkein (* $p < 0.05$). Sukupuolten välillä ei havaittu tilastollisesti merkitseviä eroja eri viiveillä.

8.3 Tasapainomuuttujat

8.3.1 COP-siirtymä ja -nopeus

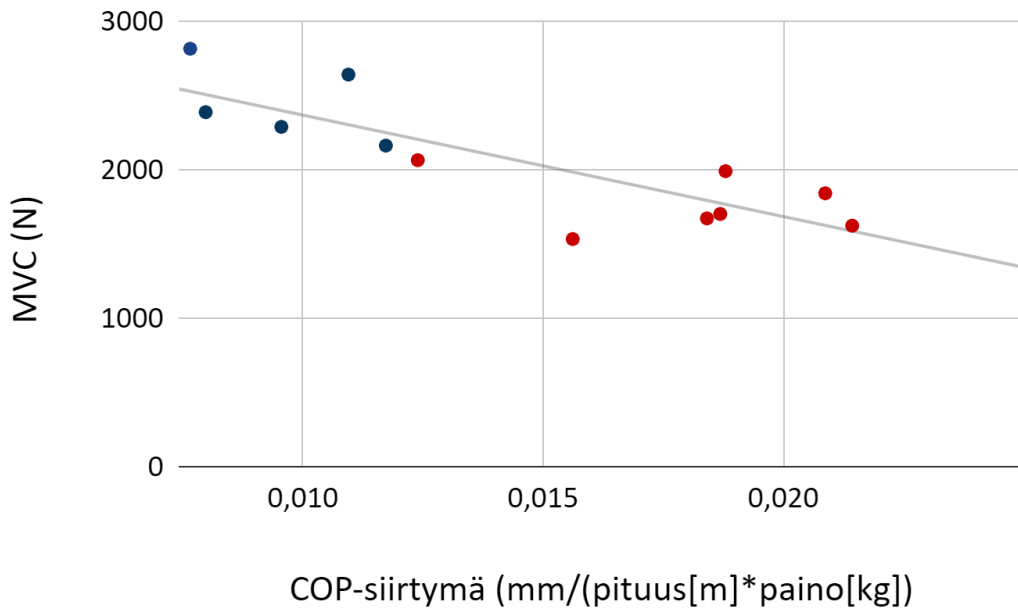
Valmistautumisvaiheen COP-siirtymän absoluuttiset arvot ($6,8 \pm 1,5$ mm) olivat määritellyissä rajoissa eivätkä siten vaikuttaneet aktiivisen vaiheen arvojen tulkintaan vaan toimivat kontrolliarvoina. Aktiivisen vaiheen pituuden ja painon suhteen normalisoitujen COP-muuttujien keskiarvot ja keskihajonnat sukupuolittain on esitetty taulukossa 4. Miehillä havaittiin naisia alhaisempi COP-siirtymä ($p < 0.001$, $n = 12$) ja COP-nopeus ($p = 0.002$, $n = 12$).



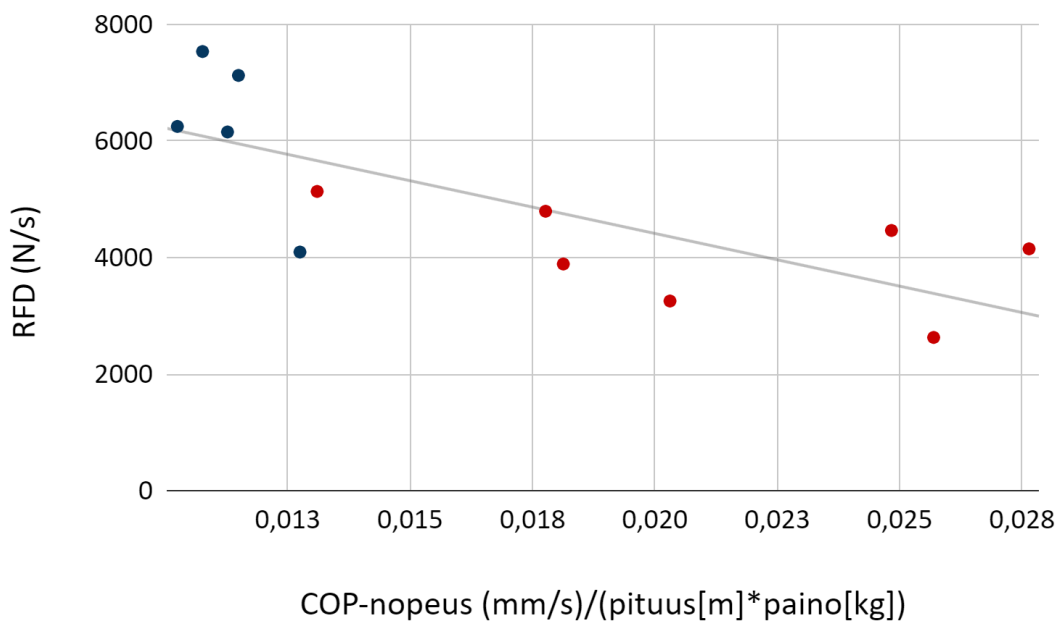
KUVA 18. COP-siirtymän ja -nopeuden keskiarvot ja keskihajonnat sukupuolittain. Sukupuolten väliset tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet on merkitty tähtimerkein (***) $p < 0.001$, ** $p < 0,05$).

8.3.2 Tasapaino- ja voimamuuttujien välinen yhteys

Koko otoksen osalta havaittiin negatiivinen korrelaatio MVC:lla ja COP-siirtymällä ($\rho = -0.811$, $n = 12$, $p = 0.001$) sekä RFD:n ja COP-nopeuden välillä ($\rho = -0.783$, $n = 12$, $p = 0.003$) (kuva 19).



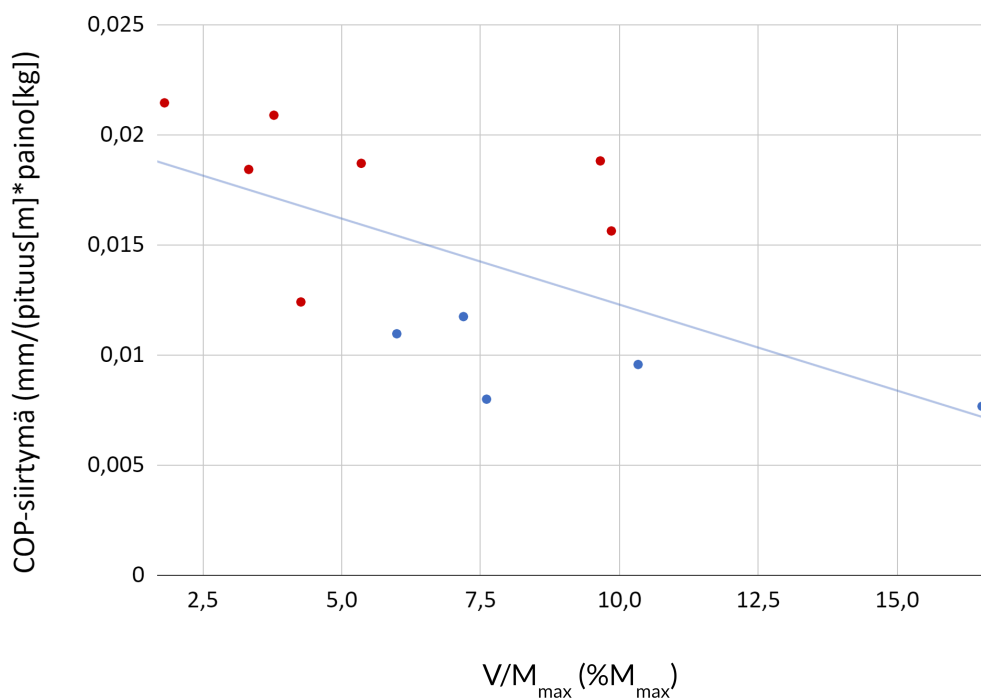
Kuva 19. COP-siirtymän ja MVC:n välinen negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.811$, $n = 12$, $p = 0.001$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.



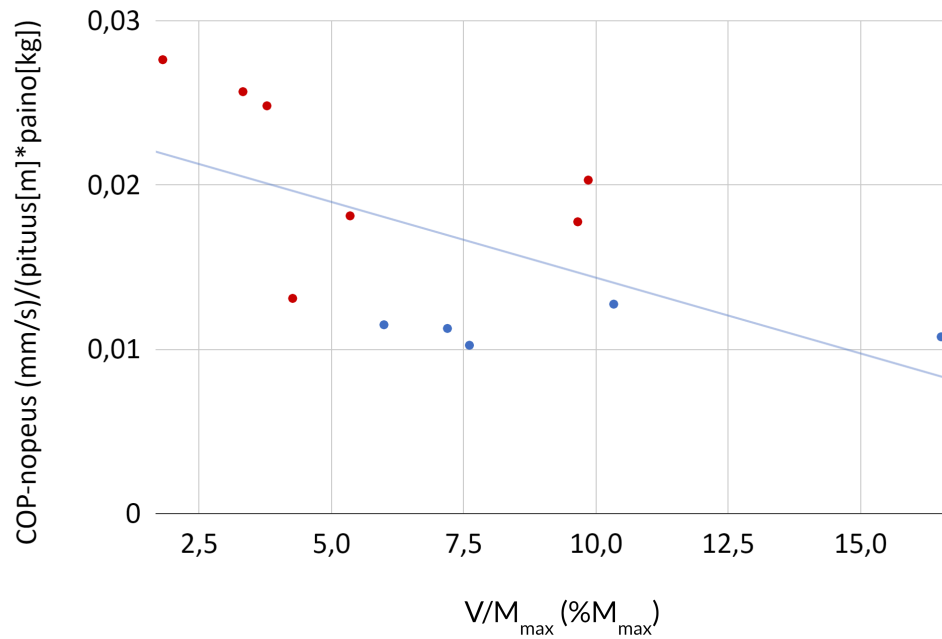
Kuva 20. RFD:n ja COP-nopeuden välinen negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.783$, $n = 12$, $p = 0.003$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.

8.3.3 Neuraalisten vasteiden yhteys voima- ja tasapainomuuttujiin

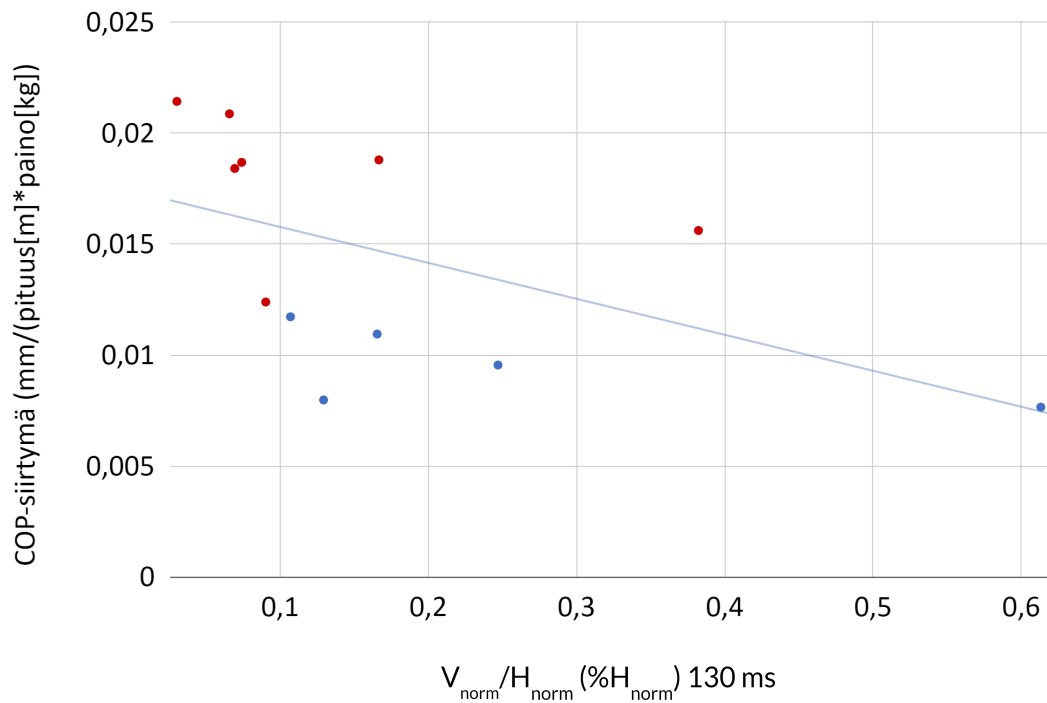
Neuraalisilla vasteilla ei havaittu aineistossa yhteyttä MVC:hen tai RFD:ään. Neuraalisista vasteista 130 ms:n V-aallolla ja 130 ms:n $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -suhteella havaittiin tilastollisesti merkitsevä yhteys COP-muuttujiin. COP-siirtymällä havaittiin kohtalainen negatiivinen korrelaatio 130 ms:n viiveen V-aallon kanssa ($\rho = -0.678$, $n = 12$, $p = 0.015$) (kuva 21). Samoin havaittiin negatiivinen korrelaatio COP-nopeuden ja 130 ms:n V-aallon kanssa ($\rho = -0.657$, $n = 12$, $p = 0.02$) (kuva 22). COP-siirtymällä ja $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -suhteella 130 ms:n viiveellä todettiin negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.685$, $n = 12$, $p = 0.014$) (kuva 23). COP-nopeudella ja $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -suhteella 130 ms:n viiveellä havaittiin niin ikään negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.608$, $n = 12$, $p = 0.036$) (kuva 24).



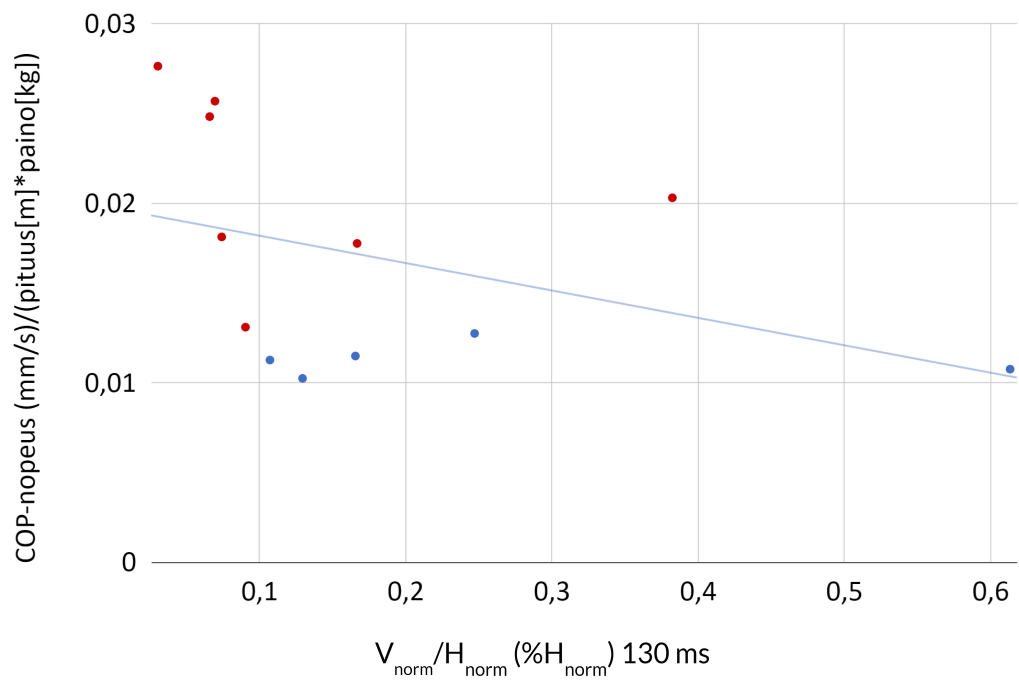
KUVA 21. COP-siirtymän ja 130 ms:n viiveen V-aallon (V/M_{max}) negatiivinen korrelaatio ($r = -0.625$, $n = 12$, $p = 0.03$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.



KUVA 22. COP-nopeuden ja 130 ms:n V-aallon (V/M_{\max}) negatiivinen korrelaatio ($r = -0.586$, $n = 12$, $p = 0.045$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.



KUVA 23. COP-siirtymän ja 130 ms:n $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -suhteen negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.685$, $n = 12$, $p = 0.014$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.



KUVA 24. COP-nopeuden ja 130 ms:n V_{norm}/H_{norm} -suhteen negatiivinen korrelaatio ($\rho = -0.608$, $n = 12$, $p = 0.036$). Miehet on merkitty sinisellä ja naiset punaisella.

9 POHDINTA

Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää, havaitaanko spinaalisessa ja/tai supraspinaalisessa motorisessa kontrollissa sukupuolten välisiä eroja dynaamisen tasapainohäiriön aikana. Tätä tutkittiin mittaamalla häiriön aikaisia neuraalisia vasteita H-refleksi- ja V-aaltotekniikoilla. Lisäksi tavoitteena oli selvittää, onko tasapainokontrollissa havaittavissa sukupuolten välisiä eroja ja onko tasapainokontrollilla yhteyttä neuraalisiin vasteisiin. Tutkimustuloksissa ei ilmennyt spinaalisen tason ohjauksen eroa sukupuolten kesken, mutta motorisen kontrollin siirtyessä enemmän supraspinaaliselle tasolle miehillä havaittiin voimakkaampi tahdonalainen ohjaus. Tasapainokontrolli oli miehillä naisia parempi ja se oli yhteydessä supraspinaalisen tason ohjauksen voimakkuuteen.

9.1 Neuraaliset vasteet

Spinaalisen tason aktiivisuutta ilmentävä H-refleksi kasvoi sekä miehillä että naisilla tasapainohäiriön aikana aina 100 ms:n viiveeseen saakka. Tämän jälkeen 130 ms:n kohdalla mitatussa H-refleksissä ei tapahtunut enää muutosta 100 ms:n viiveeseen verrattuna. Samansuuntainen H-refleksin kasvu on havaittu aiemmin 100 ms:n (Miranda ym. 2019) ja noin 86 ms:n viiveen kohdalla (Taube ym. 2006). Havaitun H-refleksin kasvun eli spinaalisen tason kokonaisaktivaation lisääntymisen on esitetty kuvastavan mahdollisesti proprioseptisen aktiivisuuden ja supraspinaalisen ohjauksen kasvun yhteisvaikutusta (Nevanperä ym. 2023).

H-refleksin käyttäytyminen oli yhdenmukaista miehillä ja naisilla, joten tutkimushypoteesi H-refleksin samankaltaisuudesta jäi voimaan. Tämän tutkimuksen kanssa samansuuntaisia tuloksia ovat saaneet levossa makuuasennossa tehdyissä mittauksissa Hoffman ym. (2008) ja Hoffman ym. (2018a) sekä istuma-asennossa Johnson ym. (2012). Edellä mainituista tutkimuksista poiketen Hoffman ym. (2017) raportoivat levossa makuulla naisilla suuremman H-refleksin. Levossa tehdyistä tutkimuksista poiketen isometrisessä plantaarifleksiossa H-refleksin on havaittu olevan miehillä suurempi (Mendonca ym. 2020). Samalla havaittiin naisilla suurempi etummaisen säärilihaksen koaktivaatio, jonka esitettiin selittävän naisten pienempää H-refleksiä. Nykyisen ja aiempien tutkimusten erilainen lihastyö haastaa kuitenkin tulosten keskinäistä vertailua.

Merkittävät sukupuolten väliset erot lihasspindelien tiheydessä ja/tai herkkyudessa heijastuisivat todennäköisesti H-refleksiin. Siltikään nykytutkimuksen tulosten perusteella ei voida tehdä päätelmää, ettei spindeleissä tai niiden herkkyyttä säätelevässä gammamotoneuronisysteemissä olisi sukupuolten välisiä eroja. Varsinkin jos lihasspindelien tai spinaalisen tason toimintaan liittyy mekanismeja kuten esimerkiksi PSI, jotka saattaisivat vaihdella miehillä ja naisilla, voisivat yksityiskohtaisemmat erot peittyä summasignaalina ilmenevän H-refleksin tarkastelussa.

Supraspinaalisen tason aktiivisuutta heijastelevassa V-aallossa havaittiin häiriön aikana selvä kasvu 40 ms:n viiveen jälkeen. Aikaisempia V-aaltomenetelmällä tehtyjä tutkimuksia vastaavassa häiriössä ei ole tehty, mutta TMS-tekniikkaa hyödyntävissä dynaamisen tasapainon tutkimuksissa kortikaalisen aktiivisuuden on todettu kasvavan noin 86 ms:n (Taube ym. 2006), yli 120 ms:n (Taube ym. 2008b) ja noin 140 ms:n (Hu ym. 2022) viiveellä. Havaintojen pohjalta onkin esitetty, että V-aallon kasvu jo 70 ms:n viiveellä voisi mahdollisesti heijastella ohjausta subkortikaalisilta alueilta, kuten ydinjatkeesta, pikkuaivoista ja basaaliganglioista (Nevanperä ym. 2023).

V-aallon käyttäytymisessä ei havaittu häiriön alkuvaiheessa viiveillä 40–100 ms sukupuolten välistä eroa, mutta 130 ms:n viiveellä miesten V-aalto oli naisia suurempi. Tämä voidaan tulkita siten, että dynaamisen tasapainohäiriön alun jälkeen miehillä ilmenee voimakkaampi tahdonalainen ohjaus (Aagaard ym. 2002; Upton ym. 1971). Näin ollen V-aallon osalta sukupuolten välistä samankaltaisuutta oletettava nollahypoteesi hylättiin. Aiemmin Johnson ym. (2012) tai Mendonca ym. (2020) eivät kumpikaan raportoineet tilastollisesti merkitseviä sukupuolten välisiä eroja V-aalloissa, mutta koska kyseiset tutkimukset tehtiin isometrisessä lihastyössä, ei heidän tuloksiaan voida verrata suoraan tämän tutkimuksen tuloksiin.

V-aallon on osoitettu kasvavan suhteessa tahdonalaisen voimantuoton kanssa (Del Balso & Cafarelli, 2006; El Bouse ym. 2012; Pensini & Martin 2004), joten nykyisessä tutkimuksessa havaittu miesten suurempi 130 ms:n viiveen V-aalto ja suurempi maksimaalinen voimantuotto kuvastavat samansuuntaista yhteyttä. Tulokset ovat linjassa yleisesti tiedossa olevien sukupuolten välisten lihassoluerojen kanssa. Miesten suurempien lihassolujen (Miller ym. 1993), suuremman tyypin II lihassolujen osuuden (mm. Porter ym. 2002; Roepstorff ym. 2006; Schiaffino ja Reggiani 2011; Simoneau & Bouchard 1989; Staron ym. 2000) ja

glykolyyttisen aktiivisuuden (mm. Blatchford ym. 1985; Callahan ym. 2014; Haizlip ym. 2015; Kent-Braun & Hg 2000, Mauvais-Jarvis 2015; Phillips ym. 1993) voidaan olettaa selittävän miesten suurempaa tahdonalaista voimantuottoa sekä mahdollisesti suurempaa V-aaltoa.

Maksimaalisen tahdonalaisen lihastyön aikana V-aallon kasvun on esitetty johtuvan alfamotoneuronien lisääntyneestä rekrytoinnista ja/tai lisääntyneestä syttymistiheydestä (Aagaard ym. 2002). Mikäli V-aallon kasvun taustalla ovat samat mekanismit myös dynaamisessa tasapainotilanteessa, voitaisiin olettaa, että miehillä havaittu suurempi V-aalto liittyisi tehokkaampaan motoristen yksiköiden rekrytointiin ja/tai korkeampaan syttymistiheyteen. Toisaalta useissa tutkimuksissa naisilla on havaittu suurempi syttymistiheys ja sitä on esitetty kompensatoriseksi mekanismiksi naisten alhaisemman supistumisvoiman vuoksi (Inglis & Gabriel 2020; Sontag ym. 2021; Peng ym. 2018; Trevino ym. 2019). Lisäksi syttymistiheyden sukupuolierojen on havaittu vaihtelevan eri voimantuoton tasoilla (Inglis & Gabriel 2020; Trevino ym. 2019; Sontag ym. 2021), joten lisätutkimuksia tasapainohäiriön aikaisista V-aalloista ja motoristen yksiköiden käyttäytymisestä tarvitaan.

V-aallon eroa saattavat olla selittämässä myös erilaiset kontrollistrategiat lihastasolla. Miehillä ja naisilla on havaittu ero antagonistilihaksen koaktivaatiossa, siten että koaktivaatio oli naisilla voimakkaampaa kuin miehillä (Frey-Law & Avin 2013; Mendonca ym. 2020; Mengarelli ym. 2017; Padua ym. 2005). Lisäksi nykyisessä tutkimuksessa havaittiin, ettei maksimaalisen isometrisen plantaarifleksion V-aallossa ($V_{\text{isom}}/M_{\text{max}}$) ollut eroa miesten ja naisten kesken, joten tasapainohäiriön aikaisen V-aaltoeron taustalla voidaan epäillä koaktivaation eroavaisuuksia. Naisten voimakkaamman koaktivaatiotarpeen keskeiseksi syyksi on esitetty naisten alhaisempaa voimantuottoa, jota antagonistin koaktivaatio kompensoisi tuottaakseen niveleen suoritusta parantavaa stabiliteettia (Mendonca ym. 2020). Naisten suuremman koaktivaation taustalla saattaa olla supraspinaaliselta tasolta lähtöisin olevan ohjauksen vaikutus tai resiprokaalisen inhibition väheneminen (De Luca & Mambrito 1987; Nielsen & Kagamihara 1992), jotka molemmat voisivat ilmetä antagonistin suurempana aktivaationa (Mendonca ym. 2020). Mikäli dynaamisessa tasapainohäiriössä havaittaisiin vastaavasti naisilla voimakkaampi antagonistin koaktivaatio, se voisi selittää nykyisessä tutkimuksessa havaittua naisten pienempää V-aaltoa.

130 ms:n kohdalla motorisen ohjauksen voidaan olettaa olevan jo tahdonalaista, joten ohjaus on todennäköisesti lähtöisin pääasiallisesti ylemmiltä supraspinaalisilta rakenteilta kuten somatosensoriselta aivokuorelta, motoriselta aivokuorelta ja basaalganglioilta (Eccles 1981; Horak & Macpherson 1996; Nashner 1976). Tässä kohdin havaittavat V-aaltoerot miehillä ja naisilla heijastelevat todennäköisesti eroja näissä rakenteissa ja niiden mekanismeissa, sillä spinaalisen tason ohjausta kuvastavassa H-refleksissä ei havaittu tällä viiveellä sukupuolten välisiä eroja. Yksityiskohtaisemmista mekanismeista ei voida kuitenkaan tehdä tarkempia päätelmiä tämän tutkimuksen perusteella ja aiempi tutkimustietokin on varsin niukkaa, joten aihe vaatii lisätutkimuksia.

Naisilla havaitulla heikommalla proprioseptisellä hahmotuksella (Lephart ym. 1994; Muaidi 2017) ja visuaalisen aivokuoren suuremmalla aktiivisuudella (Blaszczyk ym. 2014; Park-Braswell ym. 2022) voisi olla yhteyttä naisten pienempään V-aaltoon, sillä proprioseptisellä informaatiolla on tyypillisesti suurempi painoarvo tasapainon ylläpidossa kuin visuaalisella informaatiolla (Peterka 2002, Horak 2006). Sensorisen tiedon voidaankin olettaa olevan keskeisemmässä asemassa tasapainohäiriössä alun jälkeen vasta suuremmalla viiveellä, jolloin hyödynnetään myös reaktiivista feedback-mallia (Gahery & Massion 1981; Purves 2018, 756; Rothwell 1994). Toisin sanoen, mikäli naisilla olisi todettavissa somatosensorisella aivokuorella ja/tai motorisilla kuorialueilla heikompaan proprioseptisen tiedon muuntamista motoriseksi vasteeksi, voisi tämä näkyä heikompana supraspinaalisena aktiivisuutena. Toisaalta mikäli Park-Braswellin ym. (2022) havaitsemat aktivaatioerot pikkuaivoissa ja premotorisella aivokuorella olisi havaittavissa myös dynaamisessa tasapainohäiriössä, voisivat ne olla kytköksissä V-aaltoeroihin. Park-Braswellin ym. (2022) tutkimuksessa naisten premotorisen kuorialueen suuremman aktivaation esitettiin liittyvän suunnitelmallisuuteen ja miesten suurempi aktivaatio pikkuaivoissa taas parempiin yhteyksiin motoriselle aivokuorelle. Tällöin miesten suurempi V-aalto voisi olla yhteydessä tehokkaampiin automaattisiin vasteisiin, joita generoidaan subkortikaalisesti erityisesti aivorungossa ja pikkuaivoissa noin 70–120 ms:n viiveestä lähtien (Horak & Macpherson 1996; Nashner 1976).

V-aallon sukupuolierojen taustalla on yleisellä tasolla perusteltua olettaa olevan myös mahdollisia hormonaalisia mekanismeja. Mikäli Eppersonin ym. (2002) osoittama estrogeenin ja inhiboivan GABA:n käänteinen yhteys ja Hoffmannin ym. (2018a) havaitsema estrogeenin

ja PSI:n käänteinen yhteys vaikuttaisivat tahdonalaiseen aktivaatioon, tulisi suuremmalla estrogeenipitoisuudella ilmetä vähemmän inhibitiota ja siten voimakkaampi tahdonalainen signaali. Koska naisilla on oletusarvoisesti suurempi estrogeenipitoisuus sen kierron mukaisesta fluktuaatiosta huolimatta mutta havaittu V-aalto oli miehiä pienempi, voidaan V-aaltoerojen taustalla olettaa olevan muitakin hormonaalisia ja/tai neuraalisia mekanismeja kuin mahdollinen GABA-välitteinen inhibiatiovaikutus. Muita hormonaalisia tekijöitä lihasaktivaatioerojen taustalla voivat olla estrogeenipitoisuuden lisäksi toisen keskeisen naissukupuolihormonin, progesteronin, miessukupuolihormoni testosteronin ja/tai relaksiinihormonin pitoisuudet (Subaryani ym. 2023). Tämän lisäksi hormonaalisten vaikutusten yhteydessä on syytä huomioida, että myös hormonireseptorien määrän tiedetään vaihtelevan eri osissa hermostoa ja eri lihaksissa (Piirainen ym. 2023), joten hormonaalisten erojen taustalla on todennäköisesti monimutkainen kokonaisuus.

9.2 Tasapainokontrolli

Tasapainokontrollin muuttujissa havaittiin miehillä parempaa tasapainokontrollia kuvastava COP-siirtymä sekä COP-nopeus, ja näin ollen tutkimushypoteesina ollut nollahypoteesi hylättiin. Näiden havaintojen kanssa linjassa havaittiin miehillä myös suurempi maksimivoimantuotto ja voimantuottonopeus, jotka ovat linjassa aiemman tutkimustiedon kanssa (Behm & Sale 1994; Bell & Jacobs 1986; Häkkinen, 1991). COP-siirtymällä havaittiin lisäksi käänteinen yhteys MVC:hen eli parempi maksimaalinen voimantuotto oli yhteydessä parempaan tasapainokontrolliin. Samoin COP-nopeudella ja RFD:lla havaittiin käänteinen yhteys, joka niin ikään viittaa siihen, että paremmalla voimantuottonopeudella on yhteys parempaan tasapainokontrolliin. Molemmat edellä mainitut havainnot voimantuottoon liittyen ovat linjassa aiemman tiedon kanssa, sillä miesten on havaittu suoriutuvan paremmin karkeamotorisista suurista lihasryhmiä kuormittavista tehtävistä (mm. Hall & Kimura 1995; Nicholson & Kimura 1996; Halpern 1997). Voimantuoton kannalta miesten aiemmin esiteltyt optimaalisemmat lihassoluominaisuudet selittävät todennäköisesti merkittävän osan miesten paremmasta voimantuotosta ja siten mahdollisesti myös paremmasta tasapainokontrollista.

Refleksiaktiivisuudella ei havaittu yhteyttä tasapainomuuttujiin eli spinaalisen säätelyn yhteyttä tasapainokontrolliin dynaamisessa tasapainohäiriössä ei voitu vahvistaa. Sen sijaan

tahdonalaisella aktiivisuudella havaittiin käänteinen yhteys tasapainokontrolliin siten, että suurempi V-aalto ja suurempi $V_{\text{norm}}/H_{\text{norm}}$ -suhde 130 ms:n viiveellä olivat yhteydessä pienempiin COP-muuttujiin eli paremmaksi tulkittavaan tasapainokontrolliin. Havainnot voivat liittyä siihen, että häiriön alun jälkeen refleksiaktiivisuuden inhibointi ja voimakkaampi tahdonalainen ohjaus liittyvät tehokkaampaan motoriseen kontrolliin (Llewellyn ym. 1990).

9.3 Tutkimuksen rajoitukset

Tässä tutkimuksessa havaitut sukupuolierot V-aaltoaktiivisuudessa ja tasapainokontrollissa voivat selittyä useilla eri tekijöillä ja todennäköisimmin kyseessä onkin lukuisten osatekijöiden muodostama kokonaisuus, jossa on vielä paljon selvittämättömiä yksityiskohtia sekä näiden välisiä yhteyksiä. Tuloksia tarkastellessa onkin syytä huomioida erityisesti seuraavat rajoitukset. Tutkittavien harjoittelusta ei vakioitu ja tällä saattaa olla vaikutusta mitattuihin vasteisiin, kun tiedetään, että eri lihassolutyypin osuudet voivat muuttua harjoitteluadaptaation seurauksena (Bassel-Duby & Olson 2006; Pette & Staron 2000; Schiaffino & Reggiani 2011). Tällöin esimerkiksi kestävyyspaineista harjoittelua tehneillä tutkittavilla voidaan olettaa olevan suhteellisesti enemmän hitaampia tyypin I lihassoluja (Talbot & Maves 2016). Toisaalta SOL:ssa suurin osa, jopa 80 % lihassoluista edustaa hitaita tyypin I soluja (Gollnick ym. 1974), joten lähtökohtaisesti harjoitteluadaptaation vaikutukset SOL:ssa olisivat todennäköisesti vähäisiä. COP-mittauksissa tekninen häiriö laski hieman tutkittavien määrää ja yksittäisen poikkeavan havaintoarvon vaikutus korostui COP-muuttujien ja neuraalisten vasteiden välisissä korrelaatioissa, joten jatkotutkimuksissa otoskoon on suositeltavaa olla suurempi.

9.4 Jatkotutkimus

Havaitut miesten ja naisten erot V-aalloissa ja COP-muuttujissa sekä niiden välillä todetut yhteydet herättävät runsaasti lisäkysymyksiä. Jatkossa tämän tutkimuksen pohjalta voisi tarkastella antagonistin koaktivaation mahdollista yhteyttä V-aaltoon dynaamisessa tasapainohäiriössä. Tällöin olisi mahdollisuus saada uutta tietoa siitä, sillä vastaavia

tutkimuksia ei ole aiemmin tehty. Lisäksi jatkotutkimuksissa voisi harkita kinematiikan hyödyntämistä tarkasteltaessa, voisiko nykyisessä tutkimuksessa havaittujen sukupuolten välisten erojen taustalla olla eroja liikestrategioissa. Myös hormonaalisten yhteyksien tutkimuksella voitaisiin saada viitettä havaittujen sukupuolierojen taustamekanismeista. Mikäli tahdonalaisen motorisen vasteen taustalla vaikuttavaa sensorista hahmottamista haluttaisiin selvittää lisää, visuaalisen informaation vaikutusta tasapainoon voisi tutkia esimerkiksi virtuaalisen todellisuuden menetelmin aiheuttamalla visuaalinen tasapainohäiriö kuten esim. Chandlerin ym. (2019) tutkimuksessa ja proprioseptista hahmottamista voisi selvittää esimerkiksi Hanin ym. (2016) arvioimin menetelmin. Näin voitaisiin saada lisätietoa siitä, millä tavoin sensorisen hahmottamisen mahdolliset erot näkyisivät neuraalisissa vasteissa ja tasapainokontrollissa.

9.5 Johtopäätökset

Tutkimuksessa pyrittiin selvittämään, onko miesten ja naisten motorisessa kontrollissa havaittavissa eroavaisuuksia dynaamisen tasapainohäiriön aikana. Mitattavina muuttujina tarkasteltiin neuraalisista vasteista H-refleksiä ja V-aaltoa sekä tasapainokontrollin vasteista COP-siirtymää ja -nopeutta. Tulosten perusteella voidaan esittää, että miesten ja naisten motorinen kontrolli poikkeaa toisistaan dynaamisessa tasapainohäiriössä. Tämä ilmeni siten, että miehillä oli havaittavissa voimakkaampaa tahdonalaista ohjausta, jolla oli yhteys parempaan tasapainokontrolliin häiriön aikana. Spinaalisen tason ohjauksessa ei kuitenkaan havaittu sukupuolten välistä eroa tai yhteyttä tasapainokontrolliin dynaamisessa häiriötilanteessa. Havaittu tahdonalaisen ohjauksen ero voi olla yksi selittävä tekijä miesten ja naisten tasapainon erojen taustalla. Tämän ilmiön jatkotutkimukset voivat tuoda uutta tietoa häiriön aikaisista motorisen kontrollin mekanismeista ja mahdollistaa tulevaisuudessa tiedon hyödyntämisen mm. tasapainoharjoittelussa, loukkaantumisten ja kaatumisten ennaltaehkäisyssä sekä erilaisten vammojen ja sairauksien kuntoutuksessa.

LÄHTEET

- Agel J, Arendt EA, Bershadsky B. (2005) Anterior cruciate ligament injury in national collegiate athletic association basketball and soccer. A 13-year review. *Am J Sports Med.* 2005;33(4):524-531.
- Alkjær T., Meyland J., Raffalt P., Lundbye-Jensen J. & Simonsen E. (2013) Neuromuscular adaptations to 4 weeks of intensive drop jump training in well-trained athletes. *Physiol Rep.* 2013 Oct;1(5):e00099.
- Allen JS, Damasio H, Grabowski TJ, Bruss J, Zhang W. (2003) Sexual dimorphism and asymmetries in the gray-white composition of the human cerebrum. *NeuroImage.* 2003;18:880–894.
- Alonso-Nanclares L, Gonzalez-Soriano J, Rodriguez JR, DeFelipe J. (2008) Gender differences in human cortical synaptic density. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2008 Sep 23;105(38):14615-9.
- Amunts K, Jäncke L, Mohlberg H, Steinmetz H, Zilles K. (2000) Interhemispheric asymmetry of the human motor cortex related to handedness and gender. *Neuropsychologia.* 2000;38(3):304-12.
- Ansdell, P., Brownstein, C. G., Skarabot, J., Hicks, K. M., Howatson, G., Thomas, K., & Goodall, S. (2019). Sex differences in fatigability and recovery relative to the intensity-duration relationship. *Journal of Physiology*, 597(23), 5577–5595.
- Arendt E, Dick R. (1995) Knee injury patterns among men and women in collegiate basketball and soccer. NCAA data and review of literature. *Am J Sports Med.* 1995;23(6):694-701
- Avin, K. G., Naughton, M. R., Ford, B. W., Moore, H. E., Monitto-Webber, M. N., Stark, A. M., et al. (2010). Sex differences in fatigue resistance are muscle group dependent. *Med. Sci. Sports Exerc.* 42, 1943–1950.
- Banks, R. W. (2006). An allometric analysis of the number of muscle spindles in mammalian skeletal muscles. *J. Anat.* 208, 753–768.
- Barbeau H., Marchand-Pauvert V., Meunier S., Nicolas G. & Pierrot-Deseilligny E. (2000) Posture-related changes in heteronymous recurrent inhibition from quadriceps to ankle muscles in humans. *Exp Brain Res* 2000;130:345–61.

- Baret M., Katz R., Lamy JC., Penicaud A. & Wargon I. (2003) Evidence for recurrent inhibition of reciprocal inhibition from soleus to tibialis anterior in man. *Exp Brain Res* 2003;152:133–6.
- Bassel-Duby R, Olson EN. (2006) Signaling pathways in skeletal muscle remodeling. *Annu Rev Biochem.* 2006;75:19–37.
- Behm DG & Sale DG (1994) Voluntary and evoked muscle contractile characteristics in active males and females. *Can J Appl Physiol* 19, 253–265.
- Bell DG & Jacobs I (1986). Electro-mechanical response times and rate of force development in males and females. *Med Sci Sports Exerc* 18, 31–36.
- Bergmann J, Kramer A & Gruber M. (2013) Repetitive hops induce postactivation potentiation in triceps surae as well as an increase in the jump height of subsequent maximal drop jumps. *PLoS One.* 2013 Oct 11;8(10):e77705.
- Bishop P, Cureton K, Collins M. (1987) Sex difference in muscular strength in equally-trained men and women. *Ergonomics.* 1987 Apr;30(4):675-87.
- Blaszczyk JW, Beck M, Sadowska D. (2014) Assessment of postural stability in young healthy subjects based on directional features of posturographic data: vision and gender effects. *Acta Neurobiol Exp.* 2014;74(4):433-442.
- Blatchford, F. K., Knowlton, R. G., & Schneider, D. A. (1985). Plasma FFA responses to prolonged walking in untrained men and women. *European journal of applied physiology and occupational physiology*, 53(4), 343-347.
- Boyd, I. A., and Smith, R. S. (1984). “The muscle spindle,” in *Peripheral Neuropathy*, 2nd Edn, eds R. J. Dyck, P. K. Thomas, E. H. Lomberg, and R. Bunge (Philadelphia, PA: W.B. Saunders Company), 171–202.
- Brown RE, Edwards DL, Jakobi JM (2010) Sex differences in force steadiness in three positions of the forearm. *Eur J Appl Physiol* 110:1251–1257
- Burke, D. (2014). Fusimotor System. Reference Module in Biomedical Sciences. 10.1016/B978-0-12-801238-3.00249-X.
- Carne RP, Vogrin S, Litewka L, Cook MJ. (2006) Cerebral cortex: an MRI-based study of volume and variance with age and sex. *J Clin Neurosci.* 2006 Jan;13(1):60-72.
- Carson DW, Ford KR. (2011) Sex differences in knee abduction during landing: a systematic review. *Sports Health.* 2011;3(4):373-382.
- Casamento-Moran A, Hunter SK, Chen YT, Kwon MH, Fox EJ, Yacoubi B, Christou EA. (2017) Sex differences in spatial accuracy relate to the neural activation of antagonistic muscles in young adults. *Exp Brain Res.* 2017 Aug;235(8):2425-2436.

- Chandar K. & Freeman B.K. (2014) *Encyclopedia of the Neurological Sciences* (Second Edition), 2014, s. 254-263.
- Chandler H, Kodithuwakku Arachchige SNK, Hill CM, Turner AJ, Deb S, Shojaei A, Hudson C, Knight AC, Carruth DW. (2019) Virtual-Reality-Induced Visual Perturbations Impact Postural Control System Behavior. *Behav Sci (Basel)*. 2019 Nov 12;9(11):113.
- Chiari, L., Rocchi, L. & Cappello, A. (2002) Stabilometric parameters are affected by anthropometry and foot placement. *Clin. Biomech.* 2002, 17, 666–677.
- De Luca, C. J., & Mambrito, B. (1987). Voluntary control of motor units in human antagonist muscles: Coactivation and reciprocal activation. *Journal of Neurophysiology*, 58, 525–542.
- Del Vecchio A, Casolo A, Negro F, Scorcelletti M, Bazzucchi I,Enoka R, Felici F & Farina D (2019). The increase in muscleforce after 4 weeks of strength training is mediated by adaptations in motor unit recruitment and rate coding. *J Physiol*597, 1873–1887.
- Dideriksen JL, Del Vecchio A, Farina D. (2020) Neural and muscular determinants of maximal rate of force development. *J Neurophysiol*. 2020 Jan 1;123(1):149-157.
- Diener HC, Dichigans J, Bootz F, Bacher M. (1984) Early stabilization of human posture after a sudden disturbance: influence of rate and amplitude of displacement. *Experimental Brain Research*, 56, 126-134.
- Dieterich M. & Brandt T. (2018) *The Parietal Lobe in Handbook of Clinical Neurology*, 2018, Volume 151, 2018, Pages 119-140 (2018)
- Dietz V, Quintern J, Berger W, Schenck E (1985) Cerebral potentials and leg muscle e.m.g, responses associated with stance perturbation. *Exp Brain Res* 57:348-354.
- Dietz V. (1998) Evidence for a load receptor contribution to the control of posture and locomotion. *Neurosci Biobehav Rev* 22:495–499
- Doherty C, Delahunt E, Caulfield B, Hertel J, Ryan J, Bleakley C. (2013) The incidence and prevalence of ankle sprain injury: A systematic review and meta-analysis of prospective epidemiological studies. *Sports Med*.2013;44(1):123-140.
- Duchateau J. & Enoka R. (2016) Neural control of lengthening contractions. *Journal of Experimental Biology*. 219. 197-204.
- Earles D.R., Koceja DM, Shively CW. (2000) Environmental changes in soleus H-reflex excitability in young and elderly subjects. *Int J Neurosci* 2000;105:1–13.

- Earles D.R., Dierking J.T., Robertson C.T. & Koceja D.M. (2002) Pre- and post-synaptic control of motoneuron excitability in athletes. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 34:1766–1772.
- Eccles JC. (1981) Physiology of motor control in man. *Appl Neurophysiol.* 1981;44:5-15.
- Ekenros, L., Papoutsi, Z., Fridén, C., Dahlman Wright, K., Lindén Hirschberg, A., and Linden Hirschberg, A. (2017). Expression of sex steroid hormone receptors in human skeletal muscle during the menstrual cycle. *Acta Physiol.* 219, 486–493.
- Elena S, Georgeta N, Florentina P, Cristiana P, Cecilia G, Elena L. (2015) Study of dynamic postural control in young adults. *Ovidius Univ Ann Ser Phys Educ Sport Sci Mov Health* 2015;15:515-20
- Enoka, R.M. (2002) *Neuromechanics of human movement.* Human Kinetics, Champaign, IL.
- Epperson CN, Haga K, Mason GF, (2002) Cortical γ -Aminobutyric Acid Levels Across the Menstrual Cycle in Healthy Women and Those With Premenstrual Dysphoric Disorder: A Proton Magnetic Resonance Spectroscopy Study. *Arch Gen Psychiatry.* 2002;59(9):851–858.
- Frey-Law, L. A., & Avin, K. G. (2013). Muscle coactivation: A generalized or localized motor control strategy? *Muscle & Nerve*, 48(4), 578–585.
- Gahery Y & Massion J (1981) Coordination between posture and movement, *TINS* 4: 199-202.
- Gargiulo-Monachelli, G. M., Campos-Melo, D., Droppelmann, C. A., Keller, B. A., Leystra-Lantz, C., De Nicola, A. F., et al. (2014). Expression and cellular localization of the classical progesterone receptor in healthy and amyotrophic lateral sclerosis affected spinal cord. *Eur. J. Neurol.* 21, 273–280.
- Gartych M, Jackowiak H, Bukowska D, Celichowski J. (2021) Evaluating Sexual Dimorphism of the Muscle Spindles and Intrafusal Muscle Fibers in the Medial Gastrocnemius of Male and Female Rats. *Front Neuroanat.* 2021 Oct 1;15:734555.
- Gebel A, Lesinski M, Behm DG, Granacher U. (2018) Effects and dose-response relationship of balance training on balance performance in youth: a systematic review and meta-analysis. *Sports Med.* 2018;48(9):2067–2089.
- Giedd, J.N., Raznahan, A., Mills, K.L. (2012) Review: magnetic resonance imaging of male/female differences in human adolescent brain anatomy. *Biol Sex Differ* 3, 19 (2012).

- Gollnick, P.D., Sjödin, B., Karlsson, J. et al. (1974) Human soleus muscle: A comparison of fiber composition and enzyme activities with other leg muscles. *Pflugers Arch.* 348, 247–255 (1974).
- Gordon J & C Ghez (1991) Muscle receptors and spinal reflexes: the stretch reflex. *Teoksessa Kandel E, Schwatz JH Jessell Principles of neuroscience.* 3. Pianos. New York Elsevier. 564-580.
- Granacher U, Gollhofer A, Kriemler S. (2010) Effects of balance training on postural sway, leg extensor strength, and jumping height in adolescents. *Res Q Exerc Sport.* 2010;81(3):245–251
- Granacher, U., Muehlbauer, T., Gollhofer, A., Kressig, R. W., and Zahner, L. (2011). An intergenerational approach in the promotion of balance and strength for fall prevention - a mini-review. *Gerontology* 57, 304–315.
- Grey MJ, Ladouceur M, Andersen JB, Nielsen JB & Sinkjaer T (2001) Group II muscle afferents probably contribute to the medium latency soleus stretch reflex during walking in humans. *J Physiol* 534:925–933.
- Grospretre S. & Martin A. (2014) Conditioning effect of transcranial magnetic stimulation evoking motor-evoked potential on V-wave response. *Physiological Reports.*
- Haizlip KM, Harrison BC & Leinwand LA (2015) Sex-based differences in skeletal muscle kinetics and fiber-type composition. *Physiology (Bethesda).* 2015;30(1):30–9.
- Han J, Waddington G, Adams R, Anson J, Liu Y. Assessing proprioception: A critical review of methods. *J Sport Health Sci.* 2016 Mar;5(1):80-90.
- Hall JA & Kimura D. (1995) Sexual orientation and performance on sexually dimorphic motor tasks. *Arch Sex Behav.* 1995 Aug;24(4):395-407.
- Halpern, D. F. (1997). Sex differences in intelligence: Implications for education. *American Psychologist*, 52(10), 1091–1102.
- Harada, M., Kubo, H., Nose, A., Nishitani, H. and Matsuda, T. (2011), Measurement of variation in the human cerebral GABA level by in vivo MEGA-editing proton MR spectroscopy using a clinical 3 T instrument and its dependence on brain region and the female menstrual cycle. *Hum. Brain Mapp.*, 32: 828-833.
- Hicks AL, Kent-Braun J, Ditor DS. (2001) Sex differences in human skeletal muscle fatigue. *Exerc Sport Sci Rev.* 2001 Jul;29(3):109-12.
- Horak, F.B. (2006) Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls? *Age and Ageing* 35- S2, ii7- ii11.

- Horak, F.B. & Macpherson J.M. (1996) Postural orientation and equilibrium. Teoksessa L.B. Rowell, J.T. Shepherd (toim.) Handbook of physiology. Oxford University Press. New York. 255–292.
- Hoffman, M., Harter, R. A., Hayes, B. T., Wojtys, E. M., & Murtaugh, P. (2008). The interrelationships among sex hormone concentrations, motoneuron excitability, and anterior tibial displacement in women and men. *Journal of Athletic Training*, 43(4), 364–372.
- Hoffman MA, Doeringer JR, Norcross MF, Johnson ST, Chappell PE. (2018a) Presynaptic inhibition decreases when estrogen level rises. *Scand J Med Sci Sports*. 2018 Sep;28(9):2009-2015.
- Hoffman M, Norcross M, Johnson S. (2018b) The Hoffmann reflex is different in men and women. *Neuroreport*. 2018 Mar 7;29(4):314-316.
- Hrysomallis C. (2007) Relationship between balance ability, training and sports injury risk. *Sports Medicine* 37: 547–556.
- Hu M, Watson CJ, Kennedy RT, Becker JB. (2006) Estradiol attenuates the K⁺-induced increase in extracellular GABA in rat striatum. *Synapse*. 2006;59:122-124.
- Hu N, Avela J, Kidgell DJ, Nevanperä S, Walker S, Piirainen JM (2022) Reliability of transcranial magnetic stimulation and H-reflex measurement during balance perturbation tasks. *Front Physiol*.
- Huang CY, Chheng RJ, Yang ZR, Chen YT & Hwang IS. (2009) Modulation of soleus H reflex due to stance pattern and haptic stabilization of posture. *J Electromyogr Kinesio* 2009;19:492–9.
- Hultborn H., Illert M. & Santini M. (1976) Convergence on interneurons mediating the reciprocal Ia inhibition of motoneurons. III. Effects from supraspinal pathways. *Acta Physiologica Scandinavia*, 96:368–91
- Hultborn H., Illert M. & Santini M. (1976) Convergence on interneurons mediating the reciprocal Ia inhibition of motoneurons. II. Effects from segmental flexor reflex pathways. *Acta Physiologica Scandinavia* 96:351–67.
- Hultborn H. (2006) Spinal reflexes, mechanisms and concepts: from Eccles to Lundberg and beyond. *Journal of Neurophysiology*, 78:215–32.
- Hunter SK., Butler JE., Todd G., Gandevia SC. & Taylor JL. (2006) Supraspinal fatigue does not explain the sex difference in muscle fatigue of maximal contractions. *J Appl Physiol*. 2006;101:1036–44.

- Huxham, F.E., Goldie, P.A. & Patla, A.E. (2001) Theoretical considerations in balance assessment. *Journal of Physiotherapy* 47, 89-100.
- Hwang IS, Lin YC & Ho KY (2002) Modulation of soleus H-reflex amplitude and variance during pretibial contraction—effects of joint position and effort level. *Int J Neurosci* 2002;112:623–38.
- Häkkinen K. (1991). Force production characteristics of leg extensor, trunk flexor and extensor muscles in male and female basketball players. *J Sports Med Phys Fitness* 31, 325–331.
- Inglis, J Greig & Gabriel, David. (2020). Sex Differences in Motor Unit Discharge Rates at Maximal and Submaximal Levels of Force Output. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*. 45. 10.1139/apnm-2019-0958.
- Jacobs JV & Horak FB. (2007) Cortical control of postural responses. *J Neural Transm* 2007;114(10):1339-48.
- Johnson ST, Kipp K, Hoffman MA. (2012) Spinal motor control differences between the sexes. *Eur J Appl Physiol*. 2012 Nov;112(11):3859-64.
- Katz R & Pierrot-Deseilligny E. (1999) Recurrent inhibition in humans. *Prog Neurobiol* 1999;57:325–55.
- Kawabata H, Demura S, Uchiyama M, Takahashi K. (2013) Relations among dynamic balance tests and a coordination test using center of pressure to pursue a randomly moving target. *Percept Mot Skills* 2013;117:811-20.
- Kent-Braun J. & Ng A. (2000) Skeletal muscle oxidative capacity in young and older women and men *Journal of Applied Physiology* 2000 89:3, 1072-1078.
- Kent-Braun, J. A., Ng, A. V., Doyle, J. W., & Towse, T. F. (2002). Human skeletal muscle responses vary with age and gender during fatigue due to incremental isometric exercise. *Journal of Applied Physiology*, 93(5), 1813–1823.
- Keshner EA, Woollacott MH, Debu B (1988) Neck, trunk and limb muscle responses during postural perturbations in humans. *Exp Brain Res* 71:455-466
- Knikou M. (2008) The H-reflex as a probe: pathways and pitfalls. *J Neurosci Methods* 2008;171:1–12.
- Kokkorogiannis, T. (2004) Somatic and intramuscular distribution of muscle spindles and their relation to muscular angiotypes. *J. Theor. Biol.* 229, 263–280.
- Kurtzer I, Pruszynski JA, Scott SH (2010) Long-latency and voluntary responses to an arm displacement can be rapidly attenuated by perturbation offset. *J Neurophysiol* 103: 3195–3204.

- Kurtzer I.L. (2015) Long-latency reflexes account for limb biomechanics through several supraspinal pathways. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 29, 8.
- Lanciego JL, Luquin N, Obeso JA. (2012) Functional neuroanatomy of the basal ganglia. *Cold Spring Harb Perspect Med*. 2012 Dec 1;2(12):a009621.
- Laudani L, Wood L, Casabona A, Giuffrida R & De Vito G. (2009) Effects of repeated ankle plantar-flexions on H-reflex and body sway during standing. *J Electromyogr Kinesiol* 2009;19:85–92.
- Lemoine, S., Granier, P., Tiffoche, C., Rannou-Bekono, F. F., Thieulant, M. L. L., and Delamarche, P. (2003). Estrogen receptor alpha mRNA in human skeletal muscles. *Med. Sci. Sports Exerc.* 35, 439–443.
- Lenroot, R. K., Gogtay, N., Greenstein, D. K., Wells, E. M., Wallace, G. L., Clasen, L. S., ... Giedd, J. N. (2007). Sexual dimorphism of brain developmental trajectories during childhood and adolescence. *Neuroimage*, 36(4), 1065–1073.
- Lephart SM, Warner JJP, Borsa PA, Fu FH. (1994) Proprioception of the shoulder joint in healthy, unstable, and surgically repaired shoulders. *J Shoulder Elb Surg*. 1994;3(6):371-380.
- Lewis G , Polych MA, Byblow WD (2004) Proposed cortical and sub-cortical contributions to the long-latency stretch reflex in the forearm. *Exp Brain Res* 156: 72–79.
- Lissek S, Hausmann M, Knossalla F, Peters S, Nicolas V, Güntürkün O, Tegenthoff M. (2007) Sex differences in cortical and subcortical recruitment during simple and complex motor control: an fMRI study. *Neuroimage*. 2007 Sep 1;37(3):912-26.
- Lopez C. (2015) *Brain Mapping. An Encyclopedic Reference Volume 2*, 2015, s. 305-312.
- Lourenço G, Iglesias C, Cavallari P, Pierrot-Deseilligny E, Marchand-Pauvert V (2006) Mediation of late excitation from human hand muscles via parallel group II spinal and group I transcortical pathways. *J Physiol* 572: 585–603.
- Lukas, J. R., Aigner, M., Blumer, R., Heinzl, H., and Mayr, R. (1994). Number and distribution of neuromuscular spindles in human extraocular muscles. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 35, 4317–4327.
- Matthews PBC (1984) Evidence from the use of vibration that the human long-latency stretch reflex depends upon spindle secondary afferents. *J Physiol* 348:383–415
- Matthews PB. (2015) Where Anatomy led, Physiology followed: a survey of our developing understanding of the muscle spindle, what it does and how it works. *J Anat.* 2015;227(2):104–14

- Mauvais-Jarvis F. (2015) Sex differences in metabolic homeostasis, diabetes, and obesity. *Biol Sex Differ.* 2015;6.
- Mendonca, GV, Pezarat-Correia, P, Gonçalves, AD, Gomes, M, Correia, JM, Vila-Chã, C. (2020) Sex differences in soleus muscle H-reflex and V-wave excitability. *Experimental Physiology.* 2020; 105: 1928– 1938.
- Mengarelli, A., Maranesi, E., Burattini, L., Fioretti, S., & Di Nardo, F. (2017). Co-contraction activity of ankle muscles during walking: A gender comparison. *Biomedical Signal Processing and Control*, 33, 1–9.
- Meskers CG, Schouten AC, Rich MM, de Groot JH, Schuurmans J, Arendzen JH (2010) Tizanidine does not affect the linear relation of stretch duration to the long latency M2 response of m. flexor carpi radialis. *Exp. Brain Res.* 201, 681–688.
- Michael-Titus A, Revest P & P Shortland (2010) *The Spinal Cord. Teoksessa The Nervous System (Second Edition)*, Churchill Livingstone, 2010, s. 59-78.
- Milner-Brown HS, Stein RB, Yemm R. (1973) Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary contractions. *J Physiol* 230: 371–390.
- Miranda Z, Pham A, Elgbeili G. & Barthélemy D. (2019) H-reflex modulation preceding changes in soleus EMG activity during balance perturbation. *Exp Brain Res.* 2019 Mar;237(3):777-791.
- McArdle, W. D, Katch, F. I. & Katch, V. L. (2015). *Exercise Physiology: nutrition, energy and human performance.* 8. Painos. Philadelphia, PA: Wolters Kluwer Health.
- Moreno-Briseño P, Díaz R, Campos-Romo A, Fernandez-Ruiz J (2010) Sex-related differences in motor learning and performance. *Behav Brain Funct* 6:74
- Muaidi QI. (2017) Does gender make a difference in knee rotation proprioception and range of motion in healthy subjects? *J Back Musculoskelet Rehabil.* 2017;30(6):1237-1243. doi:10.3233/bmr-169613
- Mukherjee, J. (2017) Estradiol modulates the efficacy of synaptic inhibition by decreasing the dwell time of GABAA receptors at inhibitory synapses." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114.44 (2017): 11763-11768.
- Murphy DD, Cole NB, Greenberger V, Segal M (1998) Estradiol increases dendritic spine density by reducing GABA neurotransmission in hippocampal neurons. *J Neurosci* 18:2550–2559.
- Mynark RG. (2005) Reliability of the soleus H-reflex from supine to standing in young and elderly. *Clinical Neurophysiology*,116:1400–4.

- Nakazawa K., Kawashima N., Obata H., Yamanaka K., Nozaki D. & Akai M. (2003) Facilitation of both stretch reflex and corticospinal pathways of the tibialis anterior muscle during standing in humans. *Neuroscience Letters* 338(1), 53-56.
- Nardone A., Giordano A., T. Corrà, M. Schieppati, (1990) Responses Of Leg Muscles In Humans Displaced While Standing: Effects Of Types Of Perturbation And Of Postural Set, *Brain*, Volume 113, Issue 1, February 1990, s. 65–84.
- Nashner LM. (1976) Adapting reflexes controlling the human posture. *Exp Brain Res.* 1976;26:59–72.
- Nashner LM (2001) Computerized dynamic posturography. In: Joel A Goebel: *Practical Management of Dizzy Patient*. Lippicott Williams & Wilkins. Philadelphia pp.143-170.
- Ness BM, Taylor AL, Haberl MD, Reuteman PF, Borgert AJ. (2015) Clinical observation and analysis of movement quality during performance on the star excursion balance test. *Int J Sports Phys Ther* 2015;10:168-77.
- Nicholson, K. G. & Kimura, D. (1996). Sex differences for speech and manual skill. *Perceptual and Motor Skills*, 82(1), 3–13.
- Nielsen J. & Kagamihara Y. (1992) The regulation of disynaptic reciprocal Ia inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *Journal of Physiology*, 456:373–91.
- Niu W, Zhang M, Fan Y, Zhao Q. (2013) Dynamic postural stability for double-leg drop landing. *J Sports Sci* 2013;31:1074-81
- Nevanperä, S., Hu, N., Walker, S., Avela, J., & Piirainen, J. M. (2023). Modulation of H-reflex and V-wave responses during dynamic balance perturbations. *Experimental Brain Research*, Early online.
- Padua, D. A., Carcia, C. R., Arnold, B. L., & Granata, K. P. (2005). Gender differences in leg stiffness and stiffness recruitment strategy during two-legged hopping. *Journal of Motor Behavior*, 37(2), 111–125.
- Pakkenberg B, Gundersen HJ. Neocortical neuron number in humans: Effect of sex and age. *J Comp Neurol.* 1997;384:312–320.
- Palmieri R.M., Hoffman M.A. & Ingersoll C.D. (2002) Intersession reliability for H-reflex measurements arising from the soleus, peroneal, and tibialis anterior musculature. *International Journal of Neuroscience*, 112:841–50

- Park-Braswell K, Grooms D, Shultz S, Raisbeck L, Rhea C, Schmitz R. Sex-Specific Brain Activations during Single-Leg Exercise. *Int J Sports Phys Ther.* 2022 Dec 1;17(7):1249-1258.
- Pierrot-Deseilligny E. (1997) Assessing changes in presynaptic inhibition of Ia afferents during movement in humans. *Journal of Neuroscience Methods*, 74:189–99.
- Pierrot-Deseilligny E. & Burke D (2005) *The circuitry of the human spinal cord: Its role in motor control and movement disorders.* Cambridge University Press, New York.
- Piirainen, J.M., Linnamo, V., Cronin, N.J., Avela, J. (2013). Age related neuromuscular functions and dynamic balance control during slow and fast dynamic balance perturbations. *Journal of Neurophysiology* 110 (11), 2557-2562.
- Piirainen J., Nevanperä, S. & Tenan M. (2023). Sex Hormone Effects on the Nervous System and Their Impact on Muscle Strength and Motor Performance in Women. Teoksessa Hackney, A.C. (eds) *Sex Hormones, Exercise and Women.* Springer, Cham.
- Peng Y.-L., Tenan M.S., and Griffin L. (2018) Hip position and sex differences in motor unit firing patterns of the vastus medialis and vastus medialis oblique in healthy individuals. *J. Appl. Physiol.* 124(6): 1438–1446.
- Pereira HM, Spears VC, Schlinder-Delap B, Yoon T, Nielson KA, Hunter SK (2015) Age and sex differences in steadiness of elbow flexor muscles with imposed cognitive demand. *Eur J Appl Physiol* 115:1367–1379.
- Prodromos CC, Han Y, Rogowski J, Joyce B, Shi K. (2007) A meta-analysis of the incidence of anterior cruciate ligament tears as a function of gender, sport, and a knee injury-reduction regimen. *Arthroscopy*.2007;23(12):1320-1325.
- Pruszynski, J. A., Kurtzer, I. & Scott, S. H. (2011) The long-latency reflex is composed of at least two functionally independent processes. *Journal of Neurophysiology* 106, 449–459.
- Rabinowicz T, Dean DE, Petetot JM, de Courten-Myers GM. (1999) Gender differences in the human cerebral cortex: More neurons in males; more processes in females. *J Child Neurol.* 1999;14:98–107.
- Rack, P.M.H., and Westbury, D.R. (1969) The effects of length and stimulus rate ontension in the isometric cat soleus muscle. *J. Physiol.* 204(2): 443–460.
- Rasmus, I., Wilson, D., Smith, R., and Newman, E. (2006). Falls in hospitalized children. *Pediatr. Nurs.* 32, 568–572.
- Renshaw B. (1946) Central effects of centripetal impulses in axons of spinal ventral roots. *J Neurophysiol* 1946;9:191–204.

- Rubenstein, L. Z. (2006). Falls in older people: epidemiology, risk factors and strategies for prevention. *Age Ageing* 35(Suppl. 2), ii37–ii41. doi: 10.1093/ageing/afl084
- Runge, C., Shupert, C., Horak, F. & Zajac, F. (1999) Ankle and hip postural strategies defined by joint torques. *Gait Posture* 1999, 10, 161–170.
- Sabin MJ, Ebersole KT, Martindale AR, Price JW, Broglio SP. (2010) Balance performance in male and female collegiate basketball athletes: Influence of testing surface. *J Strength Cond Res* 2010;24:2073-8.
- Schieppati M. & Nardone A. (1997) Medium-latency stretch reflexes of foot and leg muscles analysed by cooling the lower limb in standing humans. *J Physiol* 503(Pt 3):691–698
- Sekulic D, Spasic M, Mirkov D, Cavar M, Sattler T. (2013) Gender-specific influences of balance, speed, and power on agility performance. *J Strength Cond Res* 2013;27:802-11.
- Sell T.C., M.T. Lovalekar, T. Nagai, M.D. Wirt, J.P. Abt, S.M. Lephart (2018) Gender differences in static and dynamic postural stability of soldiers in the Army’s 101st airborne division (air assault), *J. Sport Rehabil.* 27 (2018) 126–131.
- Seniam (1999) European recommendations for surface electromyography. Roessingh Research and Development BV.
- Schiaffino S, Reggiani C. (2011) Fiber types in mammalian skeletal muscles. *Physiol Rev.* 2011;91(4):1447–1531.
- Schuermans J, de Vlugt E, Schouten AC, Meskers CG ,de Groot JH ,van der Helm FC (2009) The monosynaptic Ia afferent pathway can largely explain the stretch duration effect of the long latency M2 response. *Exp Brain Res* 193: 491–500.
- Shemmell J, Krutky MA & Perreault EJ (2010) Stretch sensitive reflexes as an adaptive mechanism for maintaining limb stability. *Clinical Neurophysiology* 121, 1680–1689.
- Shumway-Cook A. & Woollacott M. H. (2001) *Motor Control* Second Edition. Maryland: Lippincott Williams & Wilkins.
- Silva, M.G., Moreira, P.V.S. & Rocha, H.M. (2017) Development of a low cost force platform for biomechanical parameters analysis. *Research on Biomedical Engineering*, 33, 259–268.
- Smith P.A, Chana A., Marlow S., Nzewi S. & LLewelyn-Davies J. (2014) Oral Communications: Alpha motor neurons in the human femoral nerve have a faster conduction velocity in females than males. *Physiology* 2014 (London, UK) (2014) Proc Physiol Soc 31, C43

- Soedirdjo SDH, Rodriguez LA 2nd, Chung YC, Casey E, Dhaher YY. (2023) Sex hormone-mediated change on muscle activation deactivation dynamics in young eumenorrheic women. *Front Physiol.* 2023 Mar 7;14:1104578. doi: 10.3389/fphys.2023.1104578
- Sontag SA, Trevino MA, Herda TJ, Sterczala AJ, Miller JD, Parra ME, Dimmick HL & Deckert J (2021). Endurance training alters motor unit activation strategies for the vastus lateralis, yet sex-related differences and relationships with muscle size remain. *Eur J Appl Physiol* 121(5), 1367–1377.
- Souma, Y., Goto, N., Goto, J., Chiba, K., & Ishida, Y. (2008). Morphological evaluation of the human pyramidal tract: Gender and age differences. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 85(3), 107-109.
- Sowell ER, Peterson BS, Kan E, Woods RP, Yoshii J, Bansal R, Xu D, Zhu H, Thompson PM, Toga AW. (2007) Sex differences in cortical thickness mapped in 176 healthy individuals between 7 and 87 years of age. *Cereb Cortex.* 2007 Jul;17(7):1550-60.
- Staron RS. (1997) Human skeletal muscle fiber types: delineation, development, and distribution. *Can J Appl Physiol.*1997;22:307–327.
- Staron RS, Hagerman FC, Hikida RS, Murray TF, Hostler DP, Crill MT, Ragg KE & Toma K. (2000) Fiber type composition of the vastus lateralis muscle of young men and women. *J Histochem Cytochem* 48: 623– 629, 2000.
- Stein R.B. (1995) Presynaptic inhibition in humans. *Progress in Neurobiology*, 47:533–44.
- Stevens J.A. & Sogolow E.D. Gender differences for non-fatal unintentional fall related injuries among older adults. *Inj Prev.* 2005;11(2):115–9.
- Strominger, N.L., Demarest, R.J. & Laemle, L.B. (2012). *Noback’s Human Nervous System. Structure and Function.* 7th Edition. Humana Press.
- Takakusaki, K. (2017) Functional Neuroanatomy for Posture and Gait Control. *Journal of Movement Disorders*, 10, 1-17.
- Talbot J, Maves L. (2016) Skeletal muscle fiber type: using insights from muscle developmental biology to dissect targets for susceptibility and resistance to muscle disease. *Wiley Interdiscip Rev Dev Biol.* 2016 Jul;5(4):518-34.
- Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M. & Gollhofer, A. (2006). Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *Journal of Applied Physiology.* 101, 420–429.

- Taube, W., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., Gollhofer, A. & Schubert, M. (2007). Cortical and spinal adaptations induced by balance training: correlation between stance stability and corticospinal activation. *Acta Physiologica*. 189(4), 347–358.
- Taube, W., Leukel, C. and Gollhofer A. (2008a). Influence of enhanced visual feedback on postural control and spinal reflex modulation during stance. *Experimental Brain Research*. 188, 353–361.
- Taube, W., Leukel, C., Schubert, M., Gruber, M., Rantalainen, T. & Gollhofer, A. (2008b) Differential Modulation of Spinal and Corticospinal Excitability During Drop Jumps. *Journal of Neurophysiology*. 99, 1243–1252.
- Tindell, Georgina & Smith, Paul. (2017). Females recruit faster alpha motor neurons than males during the patellar stretch reflex: evidence for neurophysiological sexual dimorphism. 10.1101/202713.
- Ting, L.H. & McKay, J.L. (2007) Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Current Opinion in Neurobiology* 17, 622- 628.
- Trevino MA, Sterczala AJ, Miller JD, Wray ME, Dimmick HL, Ciccone AB, Weir JP, Gallagher PM, Fry AC & Herda TJ (2019). Sex-related differences in muscle size explained by amplitudes of higher-threshold motor unit action potentials and muscle fibre typing. *Acta Physiol (Oxf)* 225(4), e13151.
- Tucker, K.J., Tuncer, M. & Türker, K.S. (2005) A review of the H-reflex and M-wave in the human triceps surae. Review Article. *Human Movement Science*. 24, 667–688.
- de Oliveira-Souza R. (2012) The human extrapyramidal system. *Medical Hypotheses*, 79,6, 843-52.
- Pensini M & Martin A. (2004) Effect of voluntary contraction intensity on the H-reflex and V-wave responses. *Neurosci Lett*. 2004 Sep 9;367(3):369-74.
- Peterka RJ. (2002) Sensorimotor integration in human postural control. *J Neurophys* 2002; 88: 1097–118.
- Peterka R (2018) *Handbook of Clinical Neurology*. Elsevier, Volume 159, 2018, s. 27-42.
- Pette D, Staron RS. Myosin isoforms, muscle fiber types, and transitions. *Microsc Res Tech*. 2000;50(6):500–509.
- Phillips, S. M., Atkinson, S. A., Tarnopolsky, M. A., & MacDougall, J. D. (1993). Gender differences in leucine kinetics and nitrogen balance in endurance athletes. *Journal of Applied Physiology*, 75(5), 2134-2141.

- Prochazka, A., Clarac, F., Loeb, G. E., Rothwell, J. C. & Wolpaw, J. R. (2000) What do reflex and voluntary mean? Modern views on an ancient debate. *Exp Brain Res* 130, 417–432.
- Proske U, Gandevia SC. (2012) The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev.* 2012;92(4):1651–97.
- Purves, D., Augustine, G.J., Fitzpatrick, D., Hall, W.C., LaMantia, A.-S., Mooney, R.D., Platt, M.L. & White, L.E. (2018). *Neuroscience*. 6th Edition. Oxford University Press
- Purves D., Augustine G.J., Fitzpatrick D. (2012) *Neuroscience*. Sunderland (MA), Sinauer Associates.
- Robertson D., Caldwell G., Hamill J., Kamen G. & Saunders W. (2013). *Research Methods in Biomechanics: Second edition (e-kirja)*.
- Rothwell J. (1994) *Control of Human Voluntary Movement*. Published by Chapman & Hall. 2-6 Boundary Row. London. s. 252-290.
- Vanden Noven ML, Pereira HM, Yoon T, Stevens AA, Nielson KA, Hunter SK (2014) Motor variability during sustained contractions increases with cognitive demand in older adults. *Front Aging Neurosci* 6:97
- Vickery HS, Smith PA. (2012) Surface electromyography reveals males have a slower patellar reflex than females. *J Electromyogr Kinesiol.* 2012 Dec;22(6):990-6. doi: 10.1016/j.jelekin.2012.06.001.
- Wang, H. K., Chen, C. H., Shiang, T. Y., Jan, M. H., and Lin, K. H. (2006). Risk-factor analysis of high school basketball-player ankle injuries: a prospective controlled cohort study evaluating postural sway, ankle strength, and flexibility. *Arch. Phys. Med. Rehabil.* 87, 821–825.
- Watson NV, Kimura D (1991) Nontrivial sex differences in throwing and intercepting: relation to psychometrically-defined spatial functions. *Pers Individ Dif* 12:375–385
- Watson C., Kirkcaldie M. & G. Paxinos (2010) *The Brain - An Introduction to Functional Neuroanatomy*, 1st Edition, 97-108.
- Wei F, Hester AL. (2014) Gender Difference in Falls among Adults Treated in Emergency Departments and Outpatient Clinics. *J Gerontol Geriatr Res.* 2014;3:152.
- Welniarz Q, Dusart I & Roze E. (2017) The corticospinal tract: Evolution, development, and human disorders. *Dev Neurobiol.* 2017 Jul;77(7):810-829.
- Whyte E, Burke A, White E, Moran K. (2015) A high-intensity, intermittent exercise protocol and dynamic postural control in men and women. *J Athl Train* 2015;50:392-9.

- Wiik, A., Ekman, M., Johansson, O., Jansson, E., and Esbjörnsson, M. (2009). Expression of both oestrogen receptor alpha and beta in human skeletal muscle tissue. *Histochem. Cell. Biol.* 131, 181–189.
- Wikstrom, E.; Tillman M., Kline K., Borsa, P. (2006) Gender and Limb Differences in Dynamic Postural Stability During Landing. *Clinical Journal of Sport Medicine* 16(4):p 311-315.
- Winter, D.A., Patla, A.E. & Frank, J.S. (1990). Assesment of balance control in humans. *Medical Progress through Technology* 16, 31–51.
- Witelson SF, Glezer II, Kigar DL. (1995) Women have greater density of neurons in posterior temporal cortex. *J Neurosci.* 1995 May;15(5 Pt 1):3418-28.
- Yoon T, Keller ML, De-Lap BS, Harkins A, Lepers R, Hunter SK (2009) Sex differences in response to cognitive stress during a fatiguing contraction. *J Appl Physiol* 107:1486–1496
- Yoon T, Vanden Noven ML, Nielson KA, Hunter SK. (2014) Brain areas associated with force steadiness and intensity during isometric ankle dorsiflexion in men and women. *Exp Brain Res.* 2014 Oct;232(10):3133-45.
- Yuan H, Goto N, Akita H, Goto J, Jīn SR. (2000) Sexual dimorphism of the motoneurons in the human spinal cord. *Okajimas Folia Anat Jpn.* 2000 Dec;77(5):143-8.
- Zalewska T, Pawelec P, Ziabska K, Ziemka-Nalecz M. (2022) Sexual Dimorphism in Neurodegenerative Diseases and in Brain Ischemia. *Biomolecules.* 2022 Dec 22;13(1):26.
- Zehr P. (2002) Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise studies. *European Journal of Applied Physiology*, 86(6):455–68.
- Zewdie E. & Kirton A. (2016) TMS basics: single and paired pulse neurophysiology. *Pediatric Brain Stimulation: Mapping and Modulating the Developing Brain*, eds Kirton A., Gilbert D. L. (Amsterdam: Elsevier;), 475.
- Zhou, M., Goto, N., Goto, J., Moriyama, H., & He, H. J. (2000). Gender dimorphism of axons in the human lateral corticospinal tract. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 77(1), 21-27.

