KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 69 2020
Numer 4 (329)
Strony 607–621

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

JAN CELICHOWSKI, PIOTR KRUTKI

Zakład Neurobiologii
Akademia Wychowania Fizycznego w Poznaniu
Królowej Jadwigi 27/39, 61-871 Poznań
E-mail: celichowski@awf.poznan.pl
krutki@awf.poznan.pl

PLASTYCZNOŚĆ UKŁADU NERWOWO-MIĘŚNIOWEGO – ADAPTACJA DO ZMIENIONEGO POZIOMU AKTYWNOŚCI RUCHOWEJ*

WSTĘP

Najpowszechniejszą formą aktywności ruchowej podejmowanej w celach rekreacyjnych lub sportowych jest bieg. Może być on szybki, ale wtedy jest męczący i nie może trwać dłużej niż kilkanaście-kilkadziesiąt sekund, lub znacząco wolniejszy i wtedy możemy biec nawet kilka godzin. Dlatego w języku sportowym mówi się o biegaczu precyzyjniej: sprinter, średniodystansowiec lub długodystansowiec. Tacy sportowcy biorą udział w zawodach odpowiednio na dystansach 100-400 m, 800-1500 m albo wielu kilometrów, które to biegi mogą trwać nawet kilka godzin (w ekstremalnych warunkach nawet kilka dni). Dlaczego tak się dzieje? Czy i w jakim zakresie można zmieniać swoje przygotowanie do udziału w takich formach aktywności? Czy ograniczenie ruchu wpływa na układ nerwowo-mięśniowy?

STRUKTURA JEDNOSTKI RUCHOWEJ

Zwykle w kontekście ruchu mówimy o pracy mięśni, ale w zdecydowanej większości ruchów aktywna jest tylko pewna, często niewielka, część zaangażowanego w ten ruch mięśnia – kurczą się niektóre jego włókna mięśniowe, a pozostałe są nieczynne. Można to zrozumieć kiedy uwzględnimy fakt, że mięśnie pracują wyłącznie pod wpływem pobudzania przez nerwowe komórki ruchowe, tzw. motoneurony, zlokalizowane przede wszystkim w rdzeniu kręgowym, których wypustki (aksony) docierają bezpośrednio do włókien mięśniowych. Stanowią one ostatni, wspólny element skomplikowanej i rozproszonej w niemal całym ośrodkowym układzie nerwowym sieci neuronalnej, sterującej naszymi ruchami. Złożoność i zasięg tej sieci neuronalnej powoduje, że zarówno udar mózgu, móżdżku lub pnia mózgu, jak i uszkodzenie rdzenia kręgowego wywołują zaburzenia czynności ruchowych, a często całkowitą utratę możliwości wykonywania ruchów.

Jako pierwszy strukturę unerwienia mięśni opisał w latach 20. XX w. Charles Sherrington (LIDDELL i SHERRINGTON 1925), który zaproponował koncepcję jednego motoneuronu unerwiającego wiele włókien mięśniowych. Tę strukturę nerwowo-mięśniową później nazwano jednostką ruchową (motoryczną), będącą w takim ujęciu najmniejszym czynnościowym elementem biorącym udział w ruchu. Z biegiem czasu, w miarę postępu badań, potwierdzono i rozszerzono tą koncepcję. Wiemy dziś, że poza nielicznymi wyjątkami (np. mięśnie poruszające gałką oczną), każdy motoneuron unerwia na zasadzie wyłączności określoną liczbę włókien mięśniowych położonych w obrębie jednego mięśnia, że włókna mięśniowe jednostki ruchowej są jednakowe pod względem metabo-

Słowa kluczowe: adaptacja, jednostka ruchowa, motoneuron, plastyczność, trening

* Wyniki podsumowane w artykule są efektami realizacji następujących projektów badawczych Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego i Narodowego Centrum Nauki: grant 2 P05D 079 30 *Wpływ treningu wytrzymałościowego na cechy skurczy jednostek ruchowych mięśni ssaków*, grant N N404 042136 *Fizjologiczne i biochemiczne aspekty wpływu treningu wibracyjnego na układ ruchu*, grant M NZ4 00190 *Wpływ przewlekłego przeciążenia mięśnia na cechy motoneuronów i jednostek ruchowych*, grant 2013/09/B/NZ7/02555 *Wpływ treningu wytrzymałościowego na cechy skurczu jednostek ruchowych w relacji do zmian w ekspresji białek mięśniowych*, grant 2013/11/B/NZ7/0151 *Plastyczność jednostek ruchowych pod wpływem treningu siłowego.*

Tabela 1. Główne cechy włókien mięśniowych oraz powiązanych z nimi jednostek ruchowych.

Włókna mięśniowe	SO	FOG	FG
metabolizm	tlenowy	mieszany	glikolityczny
średnica	mała	przeciętna	duża
Motoneurony	S	FR	FF
średnica	mała	duża	duża
prędkość przewodzenia aksonu	niska	wysoka	wysoka
pobudliwość	wysoka	przeciętna	niska
częstotliwość wyładowań	niska	wysoka	wysoka
Jednostki ruchowe	S	FR	FF
czas skurczu	długi	krótki	krótki
siła skurczu	niska	przeciętna	wysoka
odporność na zmęczenie	bardzo wysoka	wysoka	niska
dobowy czas aktywności	kilka godzin	kilkadziesiąt minut	kilkadziesiąt sekund
rekrutacja typowo podczas	stania	chodu	biegu

lizmu, czyli są włóknami tego samego typu oraz, że wszystkie odpowiadają synchronicznie na każde pobudzenie dochodzące do nich aksonem ze strony motoneuronu. W czasie każdego ruchu w skurczu danego mięśnia uczestniczy mniejsza lub większa liczba jednostek ruchowych, w zależności od pobudzenia określonej liczby motoneuronów, co jest podstawowym źródłem regulacji siły skurczu tego mięśnia. Najsłabszy skurcz mięśnia jaki można sobie wyobrazić to taki, w którym bierze udział tylko jedna jednostka ruchowa, a najsilniejszy angażuje wszystkie w jego obrębie. Poszczególne mięśnie człowieka zawierają od stu do niemal tysiąca jednostek ruchowych.

Nie wszystkie mięśnie mają taką samą strukturę. Zależy ona m.in. od funkcji mięśnia, a świat sportu znakomicie pokazuje jak radykalnie różnią się analogiczne mięśnie sprintera i maratończyka. Różnice wynikają z proporcji trzech podstawowych typów włókien mięśniowych wchodzących w skład mięśni (BURKE 1981, BROOKE i KAISER 1970). Jedną z głównych przyczyn takiego zróżnicowania jest rodzaj metabolizmu: tlenowy, beztlenowy (glikolityczny) albo mieszany. Cechuje on odpowiednio włókna mięśniowe typów SO, FG i FOG (ang. slow oxidative, fast glycolytic, fast oxidative-glycolytic). Metabolizm tlenowy warunkuje wysoką odporność na zmęczenie, ale wymaga dobrego ukrwienia, co powoduje, że średnica włókien jest niewielka. Z kolei metabolizm glikolityczny cechuje niska odporność na zmęczenie, ale wiąże się z większą średnicą włókien mięśniowych, co umożliwia generowanie wysokiej siły skurczu (Tabela 1). Także motoneurony różnią się od siebie (m.in. wielkością, pobudliwością i aktywnością elektryczną; Tabela 1), a ponadto każdy motoneuron unerwia włókna mięśniowe tylko jednego typu, co warunkuje określone cechy skurczu. Na tej podstawie Burke zaproponował klasyfikację jednostek ruchowych (BURKE i współaut. 1973), które dzieli się najczęściej na trzy podstawowe typy: wolne (ang. slow, S), szybkie odporne na zmęczenie (ang. fast resistant, FR) i szybkie męczące się (ang. fast fatigable, FF) (Tabela 1). Co ciekawe, w tych pionierskich badaniach warunki prowadzenia doświadczeń na kotach, przetrzymywanych w niewielkich klatkach ograniczających możliwości ruchowe, wpłynęły na wyniki. Mianowicie, na skali odporności na zmęczenie jednostki ruchowe szybkie odporne i nieodporne na zmęczenie (FR i FF) były od siebie wyraźnie oddzielone, ale między nimi znaleziono także pojedyncze jednostki ruchowe o pośredniej odporności na zmęczenie. Dla tych jednostek zaproponowano więc odrębną kategorię: szybkie pośrednie (ang. fast intermediate, FI) (BURKE i współaut. 1973). Późniejsze badania na tym samym i innych mięśniach wykazały, że szybkie jednostki cechuje wyraźnie bimodalny rozkład ich odporności na zmęczenie i większość autorów nie wyróżniała już jednostek ruchowych tej ostatniej kategorii.

Wolne jednostki ruchowe (S) unerwiane są przez małe motoneurony i cechują się długim skurczem w odpowiedzi na pojedyncze pobudzenie, mają niewielką siłę skurczu, gdyż w ich skład wchodzi niewielka liczba włókien mięśniowych, ale bardzo wysoką odporność na zmęczenie. Jednostki ruchowe szybkie, odporne na zmęczenie (FR), unerwiane są przez duże motoneurony, cechują

się krótkim czasem skurczu pojedynczego, mają przeciętną siłę skurczu, gdyż składają się z umiarkowanej liczby włókien mięśniowych, ale dość wysoką odporność na zmęczenie. Jednostki ruchowe szybkie męczące się (FF) również unerwiane są przez duże motoneurony, cechują się krótkim czasem skurczem pojedynczego, mają bardzo wysoką, a zarazem zmienną w dużym zakresie siłę skurczu (gdyż w ich skład wchodzi znacząca i liczebnie bardzo zmienna liczba włókien mięśniowych), ale bardzo niską odporność na zmęczenie.

Podobnie u człowieka - w naszych mięśniach znajdziemy szerokie spektrum jednostek ruchowych o różnych cechach, które predestynują je do udziału w różnego typu formach aktywności. Zarazem mięśnie, które odpowiadają za utrzymywanie postawy ciała i toniczne, długotrwałe skurcze, zawierają większą proporcję jednostek typu S, niż mięśnie fazowe, biorące udział w ruchach szybkich, ale wykonywanych rzadko. Ponieważ włókna mięśniowe wolne zawierają dużą ilość mioglobiny odpowiedzialnej za transport tlenu, nadającej podobnie jak hemoglobina czerwony kolor tkance mięśniowej, mięśnie zawierające w przewadze włókna wolne tradycyjnie nazywa się czerwonymi, a mięśnie z przewagą włókien szybkich – białymi. Różnica ta widoczna jest gołym okiem na świeżych preparatach mięśni, a nawet na mięsie, które kupujemy do celów spożywczych.

CZYNNOŚĆ MIĘŚNI I JEDNOSTEK RUCHOWYCH W RÓŻNYCH FORMACH AKTYWNOŚCI RUCHOWEJ

Potencjalni kandydaci do uprawiani sportu różnią się znacząco swoimi predyspozycjami do dyscyplin wytrzymałościowych, szybkościowych lub siłowych. Trenerzy lekkiej atletyki ze swoimi młodymi zawodnikami niekiedy próbują różnych dyscyplin, testując, w której można oczekiwać dobrych wyników. Częściowo te predyspozycje zawodnika zależą od składu mięśni – proporcji włókien mięśniowych (i jednostek ruchowych) różnych typów, a trzeba zaznaczyć, że skład mięśni ma uwarunkowania genetyczne. Przyszły maratończyk powinien cechować się większym niż przeciętny udziałem jednostek ruchowych S, podczas gdy sprinter powinien w swoich mięśniach mieć znaczący udział jednostek typu FF. Różnice w strukturze mięśni wpływają również na cechy antropometryczne i wygląd sportowca: maratończycy cechują się szczupłą budową ciała, podczas gdy sprinterzy mają wyraźnie rozbudowane mięśnie. Ciekawe przykłady przystosowania do różnych form aktywności dostarcza także obserwacja świata zwierząt. Zbliżone rozmiarami i kształtem króliki i zające wyraźnie różnią się strukturą większości mięśni zaangażowanych w lokomocji. Króliki mają przewagę włókien mięśniowych szybkich, a w razie zagrożenia uciekają do swojej nory - szybki bieg jest warunkiem skutecznej ucieczki. Natomiast zające nie szukają schronienia, ratując się uciekają długo, biegnąc wytrwale i taką szansę dają im liczne włókna mięśniowe wolne, bardzo odporne na zmęczenie. Wśród zwierząt domowych koty mają w mięśniach kończyn przewagę jednostek ruchowych typu FF i potrafią wskoczyć na płot kilkukrotnie wyższy od nich, ale nie należą do zwierząt wytrwale biegających, natomiast większość psów ma w mięśniach kończyn przewagę jednostek ruchowych odpornych na zmęczenie, dzięki czemu chętnie i wytrwale biegają – niekiedy nawet wiele kilometrów, nie przejawiając oznak zmęczenia.

Powiązanie wspomnianych różnic w strukturze jednostek ruchowych z odmiennymi efektami pracy mięśni podczas różnych form wysiłku fizycznego (zarówno w kontekście osiąganej siły skurczu, szybkości wykonywanych ruchów, jak i zdolności do długotrwałej pracy bez zmęczenia) wymaga poznania podstawowych zasad sterowania ruchem przez ośrodkowy układ nerwowy. Jak wspomniano, mięśnie pobudzane są poprzez motoneurony. Cechy motoneuronów są znacząco zróżnicowane i wyraźnie korelują z cechami unerwianych przez nie włókien mięśniowych. Dotyczy to przede wszystkim ich pobudliwości: najbardziej pobudliwe są motoneurony jednostek typu S (które są zarazem najbardziej odporne na zmęczenie) i to one jako pierwsze włączają się podczas każdej aktywności mięśnia (czyli są najczęściej wykorzystywane). Nieco niższa pobudliwość cechuje motoneurony jednostek typu FR, a najniższą pobudliwość mają motoneurony jednostek typu FF (które cechuje także najniższa odporność na zmęczenie), w konsekwencji są wykorzystywane rzadko, tylko podczas najsilniejszych ruchów. Kolejność włączania, czyli rekrutacji jednostek ruchowych do skurczu, jest więc powiązana z cechami ich motoneuronów i w zasadzie jest niezmienna, nawet gdy przy użyciu danego mięśnia wykonuje się różne czynności. Ten porządek rekrutacji opisuje tzw. zasada wielkości (prawo Hennemana), wiążąca kolejność rekrutacji z wielkością motoneuronów. Zasada ta wskazuje, że najpierw pobudzane są małe, najbardziej pobudliwe, a następnie kolejno większe i mniej pobudliwe motoneurony, a więc jako pierwsze są włączane najsłabsze, a jako ostatnie najsilniejsze jednostki ruchowe (HENNEMAN i współaut. 1965).

Wykorzystanie jednostek ruchowych różnych typów najlepiej ilustrują opublikowane w czasopiśmie *Nature* wyniki doświadczeń HENNIG i LØMO (1985), którzy przy pomocy elektrod wszczepianych do mięśni tylnej kończyny u swobodnie poruszających się zwierząt doświadczalnych (szczurów), obserwowali dobowy czas aktywności poszczególnych jednostek ruchowych. Grupa jednostek wolnego mięśnia płaszczkowatego (łac. *m. soleus*), który zawiera niemal wyłącznie jednostki typu S, była czynna w ciągu doby łącznie przez 5–8 godzin, a w tym czasie ich włókna mięśniowe były pobudzane przez motoneurony przeciętnie 450 000 razy. W szybkim mięśniu prostowniku długim palców (łac. *m. extensor digitorum longus*), który zawiera prawie wyłącznie jednostki FR i FF, czynne jednostki ruchowe cechowała albo dość znacząca aktywność w ciągu doby, łącznie trwająca od 20 do 70 min (przeciętnie 100 000 pobudzeń), albo sporadyczna aktywność, której łączny czas w ciągu doby wynosił od 20 do 180 sek (przeciętnie zaledwie 5000 pobudzeń). Wyniki te interpretowano jako przykłady aktywności dobowej jednostek trzech typów: S, FR i FF. W odniesieniu do mięśni kończyn tylnych u zwierząt (i analogicznie mięśni kończyn dolnych człowieka) można powiedzieć, że typowymi formami aktywności jednostek ruchowych wolnych są skurcze toniczne, służące ruchom o działaniu antygrawitacyjnym, stabilizującym postawę ciała. Z kolei jednostki typu FR są rekrutowane podczas chodu, a jednostki typu FF podczas wchodzenia po schodach, szybkiego biegu lub skoku.

PLASTYCZNOŚĆ ADAPTACYJNA JEDNOSTEK RUCHOWYCH

Trening z zasady wiąże się z dodatkową aktywnością ruchową. Jeżeli obciążenie podczas treningu jest umiarkowane (np. jogging), to w tym czasie rekrutowane do skurczu są przede wszystkim jednostki ruchowe S i FR. W odniesieniu do jednostek typu S z reguły nie stanowi to znaczącego zwiększenia czasu ich łącznej dobowej aktywności, ale jednostki FR mogą wyraźnie dłużej pracować u trenującej w ten sposób osoby. Ze strony układu nerwowego i mięśniowego można się spodziewać reakcji dostosowujących jednostki ruchowe do zmienionych warunków aktywności. Takie zmiany adaptacyjne mogą dotyczyć właściwości elektrofizjologicznych motoneuronów, cech skurczu jednostek lub metabolizmu włókien mięśniowych. Aby w procesie treningu doszło do adaptacji, jednostki ruchowe muszą być rekrutowane częściej i być aktywne znacząco dłużej niż w warunkach normalnych. Dlatego do modyfikacji cech skurczu jednostek S może dojść pod warunkiem długotrwałych sesji treningowych, a do adaptacji w obrębie jednostek FF może dojść dopiero wtedy, gdy trening jest prowadzony na bardzo wysokim poziomie siły, gdy rekrutowane są niemal wszystkie jednostki ruchowe, łącznie z najmniej pobudliwymi jednostkami FF. Nie mamy pewności, czy podczas maksymalnych wysiłków faktycznie rekrutujemy wszystkie jednostki ruchowe zaangażowanego w ten wysiłek mięśnia, a wiele danych wskazuje, że zwykle tak się nie dzieje. Funkcjonalnie prawdopodobnie nie ma to kluczowego znaczenia dla danego ruchu, gdyż w miarę wzrostu liczby czynnych jednostek ruchowych ich siły sumują się z coraz mniejszą efektywnością - dlatego pod koniec procesu rekrutacji włączanie do skurczu kolejnych jednostek już nie powoduje oczekiwanego przyrostu siły (DRZYMAŁA-CELICHOWSKA i współaut. 2010).

Trenerzy, oceniając przygotowanie motoryczne zawodników, nie mają możliwości śledzenia aktywności ich motoneuronów ani cech skurczu jednostek ruchowych i posługują się innymi metodami oceny. Być może dlatego problem plastyczności jednostek ruchowych pod wpływem zmienionej aktywności ruchowej (treningu) do niedawna był w zasadzie niezbadany. Ten brak wiedzy skłonił nasz zespół, by w ramach kilku projektów badawczych przyjrzeć się na poziomie izolowanych jednostek i pojedynczych komórek nerwowych, w jaki sposób różne formy treningu modulują cechy skurczu i właściwości elektrofizjologiczne motoneuronów. Ze względu na inwazyjny charakter badań (eksperymenty połączone z rozległą ingerencją chirurgiczną i elektrostymulacją), zdecydowaną większość wiedzy o cechach jednostek ruchowych zawdzięczamy eksperymentom prowadzonym na zwierzętach doświadczalnych - tylko w nielicznych publikacjach opisywane są cechy skurczów jednostek ruchowych u ludzi, niestety także badane metodami inwazyjnymi. Niemniej wiadomo, że w obrębie najczęściej poddawanego analizom mięśnia brzuchatego łydki u ludzi jednostki ruchowe tworzą trzy główne typy, podobnie jak u zwierząt doświadczalnych (GARNETT i współaut. 1979). To uzasadnia możliwość przenoszenia wniosków płynących z doświadczeń u różnych gatunków ssaków. W naszych badaniach, w celu uzyskania odpowiedzi na wskazane pytanie posłużyliśmy się modelem zwierzęcym – wszystkie doświadczenia zostały przeprowadzone na szczurach szczepu Wistar, a jako modelowy mięsień do badań cech skurczu jednostek ruchowych wybrany został mięsień brzuchaty przyśrodkowy łydki, gdyż zawiera on jednostki ruchowe

Tabela 2. Zestawienie najistotniejszych zmian adaptacyjnych jednostek ruchowych w populacji mięśnia brzuchatego łydki pod wpływem treningu lokomocyjnego i treningu wytrzymałości.

↑ oznacza wzrost wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, ↓ oznacza spadek wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, – oznacza stwierdzony brak wpływu, a b.d. - brak danych.

	udział w populacji	siła skurczu	skurcz pojedynczy/tężcowy	czas skurczu	odporność na zmęczenie	pobudliwość motoneuronów	częstotliwość wyładowań motoneuronów
	Trening lokomocyjny						
S	–	–	–	↓	–		
FR	↑	↑	–	↓	–	b.d	b.d
FF	↓	↑	↑	–	–		
	Trening wytrzymałości						
S	–	–	–	–	–	–	↓
FR	↑	–	↓	↓	↑	–	↓
FF	↓	–	–	–	–		

wszystkich trzech typów i jest mięśniem, który można aktywować podczas różnych form treningu: biegu, podnoszenia ciężarów czy podczas drgań ciała na platformie wibracyjnej. Te trzy formy aktywności są istotnymi elementami treningu wytrzymałości (długotrwały bieg), treningu siły (podnoszenie ciężarów) czy treningu wibracyjnego. Ponadto, badaliśmy wpływ funkcjonalnego przeciążenia mięśnia przez usunięcie jego synergistów, a także skutki ograniczenia aktywności, m.in. wynikające z uszkodzenia rdzenia kręgowego. Wyniki tych eksperymentów, przedstawione w kolejnych rozdziałach, uzupełnione zostały o dane z badań wykonanych podobnymi metodami na modelach zwierzęcych w innych laboratoriach.

EFEKTY TRENINGU UKIERUNKOWANEGO NA POPRAWĘ ODPORNOŚCI NA ZMĘCZENIE

Zdecydowana większość aktywnych fizycznie ludzi to nie profesjonalni sportowcy, ale osoby wykonujące wysiłki na umiarkowanym poziomie: systematycznie biegające, jeżdżące na rowerze, pływające, ćwiczące w klubach fitness czy uprawiające Nordic walking. Nasze pierwsze badania zmian adaptacyjnych pod wpływem aktywności ruchowej dotyczyły modelu takich właśnie umiarkowanych obciążeń (POGRZEBNA i CELICHOWSKI 2008). Badane szczury systematycznie przez miesiąc, 5 dni w tygodniu, godzinę dziennie, były trenowane poprzez umieszczanie ich na ruchomym bieżniku (poruszającej się ze stałą prędkością taśmie). Prędkość lokomocji w kolejnych tygodniach stopniowo wzrastała i ostatecznie wynosiła 16 m/min, czyli w ramach dobowej dawki treningowej zwierzęta pokonywały około 1 km. Maksymalna prędkość biegu szczura wynosi około 75 m/min (COHEN i GANS 1975), a stosowana w eksperymencie prędkość odpowiada szybkiemu chodzeniu, jest więc porównywalna z godzinnym treningiem marszowym, co można uznać za model lokomocyjnego treningu prozdrowotnego. Po okresie treningu, w doświadczeniach elektrofizjologicznych porównano efekty uzyskane na zwierzętach trenowanych i w grupie kontrolnej, niepoddanej treningowi. W 150 jednostkach ruchowych, wyizolowanych poprzez stymulację pojedynczych aksonów motoneuronów, zarejestrowano skurcze pojedyncze (czyli minimalną aktywność włókien mięśniowych, wywołaną jednym pobudzeniem), następnie skurcze tężcowe (wywołane seriami bodźców o stopniowo rosnących częstotliwościach), od najsłabszych, przez coraz silniejsze, aż do skurczu o maksymalnej sile (zupełnego), a na koniec pomiarów testowana była odporność na zmęczenie każdej jednostki ruchowej. Taki test trwał kilka minut i polegał na wywoływaniu systematycznie co sekundę skurczu tężcowego. Wyniki tej serii doświadczeń są syntetycznie podsumowane w górnej części Tabeli 2.

Po porównaniu obu grup zaobserwowano zmianę proporcji jednostek ruchowych szybkich: w grupie trenowanej było znacząco więcej jednostek FR (55%) niż w grupie kontrolnej (39%), a równocześnie mniej jednostek typu FF (31%) niż w grupie kontrolnej (46%). Wynik ten sugeruje, że pod wpływem zwiększonej aktywności, w relatywnie krótkim czasie w mięśniach szkieletowych zaszły zmiany w obrębie jednostek szybkich w postaci transformacji jednostek męczących się w jednostki szybkie odporne na zmęczenie.

Nie stwierdzono przy tym zmian udziału jednostek wolnych w mięśniach obu badanych grup. Warto zaznaczyć, że zapewne taki efekt był dość łatwy do osiągnięcia, gdyż grupę kontrolną stanowiły zwierzęta o niskim stopniu aktywności ruchowej, mieszkające w standardowych klatkach, w których mają dość ograniczone możliwości poruszania się. Kolejną obserwacją było zwiększenie siły skurczu (pojedynczego i maksymalnego) jednostek ruchowych szybkich typu FR i FF. Może się to wiązać ze zmianami transformacyjnymi, gdyż należy oczekiwać, że zgodnie z zasadą wielkości, w treningu oprócz jednostek FR aktywowane były (i podległy transformacji) jednostki typu FF o najniższych progach pobudliwości, które przeciętnie są silniejsze od FR (co podniosło średnią siłę jednostek FR), ale słabsze od pozostałych FF (co także podniosło ich średnią siłę). Ponadto, w trakcie lokomocji zwierzęta niekiedy podbiegały, niewątpliwie rekrutując w czasie takich epizodów dodatkowe jednostki FF – mogło to być impulsem do wzrostu ich siły. W grupie trenowanej zaobserwowano także skrócenie czasu skurczu pojedynczego, szczególnie w przypadku jednostek FR i S. Taka dość subtelna zmiana ma duże znaczenie czynnościowe, gdyż oznacza, że w celu osiągnięcia względnego poziomu siły (np. 75% siły maksymalnej), co dzieje się w wyniku sumowania kolejnych skurczów pojedynczych, motoneurony powinny generować wyładowania o większej częstotliwości. Z drugiej strony, wobec wzrostu siły skurczu jednostek szybkich, osiągnięcia takich samych wartości bezwzględnych siły można by oczekiwać przy niższej częstotliwości wyładowań. Dotychczas jednak wpływu takiej formy treningu lokomocyjnego na czynność motoneuronów nie zbadano. Skrócenie czasu skurczu jest zapewne również powiązane ze zmianami prędkości skracania włókien (FITTS i WIDRICK 1996), co z kolei ma bardzo istotne znaczenie dla sportu, gdyż wpływa na istotną dla wielu dyscyplin prędkość wykonywanych ruchów.

Uzyskanie wysokiej wytrzymałości jest kluczowe dla takich dziedzin sportu jak biegi długodystansowe czy kolarstwo szosowe. W kolejnej serii doświadczeń, zbliżoną do poprzedniej metodą, badaliśmy wpływ intensywnego treningu wytrzymałości na cechy jednostek ruchowych. Trening lokomocyjny na ruchomym bieżniku (80 min przez 5 dni w tygodniu) miał stopniowo zwiększaną intensywność tak, by ostatecznie zwierzęta biegały z prędkością 30 m/min, z sześcioma krótkimi przyspieszeniami biegu do 40 m/min (KRYŚCIAK i współaut. 2018). Wcześniej wykazano, że takie postępowanie powoduje znaczące przyspieszenie biogenezy białek mitochondrialnych w mięśniach kończyn trenowanych zwierząt (ZOLADZ i współaut. 2016), dzięki czemu omawiane doświadczenia można traktować jako model treningu wytrzymałości. Efekty treningu były oceniane poprzez porównanie grupy kontrolnej z grupami trenowanymi przez 2, 4 i 8 tygodni. Wyniki tej serii doświadczeń są syntetycznie podsumowane w dolnej części Tabeli 2.

Trening wytrzymałości miał wyraźnie największy wpływ na cechy jednostek ruchowych typu FR. Po 8 tygodniach treningu w grupie trenowanej zaobserwowano znacząco więcej jednostek FR (51%) niż w grupie kontrolnej (38%), a równolegle odwrotna zmiana dotyczyła jednostek typu FF (45% w grupie kontrolnej i 27% w trenowanej). Mimo transformacji dość znaczącej liczby jednostek typu FF do grupy jednostek FR dopiero po dłuższym czasie, średnia odporność na zmęczenie tych ostatnich poprawiała się w sposób istotny już po 2 tygodniach trenowania. Czas skurczu jednostek typu FR również uległ skróceniu, wpływając, tak jak w wyżej opisanych doświadczeniach, na relację między siłą a częstotliwością pobudzeń, a efekt ten był także istotny już po 2 tygodniach. Co ciekawe, w ramach badań udowodniono również, że te bardzo wczesne funkcjonalne efekty treningu (po 2 tygodniach) wyprzedzały zmiany w markerach mitochondrialnej biogenezy, które były istotne dopiero w grupach trenowanych dłużej (4 lub 8 tygodni) i były wykrywalne tylko w tej głębokiej części mięśnia, w której położone są włókna mięśniowe jednostek typu FR.

Uzupełnieniem tych wyników są rezultaty doświadczeń elektrofizjologicznych na motoneuronach rdzenia kręgowego unerwiających mięśnie kończyn tylnych szczurów poddanych 16-tygodniowemu treningowi wytrzymałości (BEAUMONT i GARDINER 2003, MACDONELL i współaut. 2012). W tych badaniach nie wykazano zmian pobudliwości motoneuronów, ale zaobserwowano zmniejszenie częstotliwości ich wyładowań rytmicznych (Tabela 2) wskazujące na to, że motoneurony po treningu wytrzymałości generują mniej impulsów na sekundę, ale dzięki temu mają potencjał pobudzania włókien mięśniowych przez dłuższy okres.

EFEKTY TRENINGU UKIERUNKOWANEGO NA WZROST SIŁY SKURCZU

Innym celem treningu jest zwiększanie siły skurczu mięśni. Trening oporowy (prowadzący do wzrostu siły) wywołuje liczne i dość dobrze poznane zmiany morfologiczne, biochemiczne i fizjologiczne w obrębie tkanki mięśniowej (FOLLAND i WILLIAMS

2007), ale to, w jaki sposób oddziałuje na poziomie jednostek ruchowych było długo sprawą nieznaną. By odpowiedzieć na to pytanie posłużyliśmy się zaproponowaną przez KLITGAARDA (1988) metodą treningu u zwierząt – zwierzęta, aby sięgnąć po jedzenie w specjalnym boksie musiały podnosić opierający się na ich barkach krążek. Początkowo podnoszenie krążka nie wiązało się z pokonywaniem obciążenia, ale gdy zwierzęta nauczyły się sięgać po jedzenie, stopniowo zwiększano obciążenie, by szczury stając pionowo w boksie musiały wspinać się, podnosząc znaczące ciężary, pod koniec 5-tygodniowego okresu treningu odpowiadające około 3-krotności masy ciała, a zwierzęta trenowały na poziomie w przybliżeniu 85% ich maksymalnych możliwości (ŁOCHYŃSKI i współaut. 2016). Taka metoda pozwalała precyzyjnie zmierzyć wykonaną pracę (pomiary przemieszczeń podnoszonego krążka). Ponieważ obciążenie prostowników tylnej kończyny (w tym badanego mięśnia brzuchatego łydki) było znaczące, ale epizody takiej aktywności były krótkotrwałe, prowadzony trening (2 x 30 min dziennie) miał charakter typowego treningu siły. Podobną jak w poprzednich badaniach metodą zbadano po około 100 jednostek ruchowych w grupie zwierząt trenowanych i w grupie kontrolnej, a ich cechy skurczu porównano. Podsumowanie najważniejszych wyników pokazuje górna część Tabeli 3.

Trening nie spowodował wzrostu masy badanego mięśnia (zapewne dlatego, że stosowany był dość krótko), ani nie zmienił proporcji jednostek ruchowych trzech typów. Natomiast w znaczący sposób wzrosła siła skurczu maksymalnego jednostek ruchowych, zarówno szybkich (o około 21%), jak i wolnych (nawet o około 49%). Wzrost siły wśród jednostek szybkich dotyczył jednostek typu FR i części typu FF, cechujących się nieco wyższą odpornością na zmęczenie. Zapewne taki wynik można wiązać z faktem, że zwierzęta nie trenowały w zakresie swoich maksymalnych możliwości (był to poziom około 85%), więc część jednostek ruchowych typu FF o najwyższych progach rekrutacji (włączanych do skurczu tylko przy najwyższych poziomach siły) nie była angażowana przy podnoszeniu ciężarów. Istotna zmiana dotyczyła także czasu skurczu, który, podobnie jak w przypadku treningu wytrzymałości, uległ skróceniu i nastąpiła zmiana przebiegu zależności siły od częstotliwości pobudzeń, wskazując na potrzebę generowania przez motoneurony wytrenowanych zwierząt wyższych częstotliwości wyładowań dla osiągania przez ich włókna mięśniowe względnej siły skurczu na określonym poziomie. Skrócenie czasu skurczu również dotyczyło jednostek typu S i FR oraz części odporniejszych na zmęczenie jednostek typu FF. Wprawdzie sama odporność na zmęczenie nie zmieniła się w sposób pozwalający na stwierdzenie transformacji jednostek jednego typu w drugi, jednak ciekawej obserwacji dokonano w odniesieniu do jednostek typu FF: u wytrenowanych zwierząt odporność na zmęczenie poprawiła się w odniesieniu do pierwszych kilkunastu sekund aktywności. Natomiast w jednostkach typu FR po treningu znacząco zwiększyła się zdolność do wzmacniania siły skurczu w trakcie pierwszych kilkunastu sekund testu zmęczenia. Taka zdolność do wzmacniania jest cechą szybkich jednostek ruchowych, u których w istotny sposób może podnosić siłę skurczu (przeciętnie o 20-30%) i dzięki temu jest jednym z ważnych czynników podczas sportowej rozgrzewki.

Druga serii eksperymentów dotyczących efektów 5-tygodniowego treningu oporowego polegała na rejestracji potencjałów elektrycznych z pojedynczych motoneuronów odcinka lędźwiowego rdzenia kręgowego, a ich celem było stwierdzenie wpływu opisanego treningu na właściwości elektrofizjologiczne komórek nerwowych przekazujących impulsy do mięśnia brzuchatego łydki (KRUTKI i współaut. 2017). Analizy wykazały znaczące zmiany adaptacyjne zarówno w motoneuronach jednostek ruchowych szybkich, jak i wolnych (Tabela 3). Motoneurony zwierząt trenowanych, w porównaniu z grupą kontrolną, miały zdolność generowania wyższej częstotliwości impulsów podczas rytmicznych wyładowań, co pozwala na uzyskanie wyższych poziomów siły, a motoneurony jednostek ruchowych szybkich wykazywały większą pobudliwość (m.in. wyższą oporność błony komórkowej, niższą reobazę, niższy próg rytmicznych wyładowań motoneuronów), co umożliwia ich wcześniejszą rekrutację do skurczu.

W ramach tego projektu badaliśmy również obecność kilku typów miozyn mięśniowych i ekspresję ich mRNA, a także białka pomp wapniowych, ale po 5 tygodniach treningu nie stwierdzono istotnych zmian tych wskaźników. Można więc sądzić, że stwierdzone zmiany czynnościowe jednostek ruchowych na wczesnych etapach treningu siły wyprzedzają zmiany w zakresie składu miozyn mięśniowych i białek regulujących poziom wapnia we włóknach mięśniowych, a wyjaśnienia niektórych zmian adaptacyjnych należałoby szukać na poziomie neuronów sterujących ruchem.

Mięśnie szkieletowe mają również unerwienie czuciowe tworzące receptory, z których najważniejszą rolę odgrywają wrzeciona mięśniowe. Reagują one na rozciąganie mię-

śni i informują o stanie ich napięcia (długości), co m.in. pozwala bez pomocy wzroku kontrolować położenie poszczególnych części ciała w przestrzeni. Powiązana z tymi receptorami reakcja odruchowa na rozciąganie polega na monosynaptycznym pobudzaniu motoneuronów rozciąganego mięśnia, a efekt tego wpływu jest dość powszechnie znany jako odruch kolanowy (uderzenie w ścięgno pod rzepką powoduje rozciągnięcie mięśnia czworogłowego uda i w odpowiedzi jego skurcz, skutkujący wyprostem kolana). Ponieważ wrzeciona mięśniowe cechują się wysoką czułością na rozciąganie i reagują przy szarpnięciu mięśnia nawet o kilkadziesiąt mikronów, mogą zostać pobudzone także przez rytmiczne wibracje (nawet kilkadziesiąt razy na sekundę), które na drodze odruchowej wywołują toniczny skurcz włókien mięśniowych. Taki sposób aktywacji napięcia mięśni (wywołania tonicznego skurczu) jest wykorzystywany w tzw. treningu wibracyjnym, który najłatwiej wykonać na platformie wibracyjnej, przenoszącej wibracje o niewielkiej amplitudzie (1–5 mm) i stosunkowo wysokiej częstotliwości (10–50 Hz) na całe ciało, co w pozycji stojącej odruchowo wywołuje napięcie mięśni prostowników kończyn. Choć ogólny mechanizm reakcji odruchowej wykorzystywanej w treningu wibracyjnym jest znany, efekty jakie wywołuje w odniesieniu do cech skurczu jednostek ruchowych i wpływu na motoneurony pozostawały niezbadane. Rodziło to wiele wątpliwości dotyczących rzeczywistych efektów i skuteczności treningu wibracyjnego, powszechnie stosowanego w sporcie i rehabilitacji do wspierania innych form treningu.

Dlatego celem kolejnych serii doświadczeń była odpowiedź na pytanie, czy trening wibracyjny wywołuje zmiany adaptacyjne w jednostkach ruchowych. Jedną grupę zwierząt na standardowej platformie wibracyjnej poddawano wibracjom całego ciała o amplitudzie 2,5 mm, z częstotliwością 50 Hz (4 powtórzenia po 30 sekund, z minutowymi przerwami). Trening trwał 5 dni w tygodniu, przez 5 tygodni, a grupę kontrolną stanowiły zwierzęta nietrenowane (ŁOCHYŃSKI i współaut. 2013a). W środkowej części Tabeli 3 zebrano najważniejsze efekty treningu. Trening wibracyjny spowodował wzrost stosunku masy mięśnia brzuchatego przyśrodkowego łydki do masy ciała (w grupie kontrolnej wynosił 0,20%, a w grupie trenowanej 0,25%), ale nie zmienił proporcji jednostek ruchowych trzech typów, ani zawartości miozyn różnych typów w badanym mięśniu. Natomiast cechy skurczu jednostek ruchowych obu grup znacząco się różniły: w jednostkach ruchowych typu FF w trenowanej grupie maksymalna siła skurczu wzrosła o 25%, natomiast w jednostkach typu FR i S zaobserwowano krótszy czas skurczu oraz niższy iloraz sił skurczu pojedynczego do tężcowego. Ten ostatni wynik, uwzględniający relację pomiędzy minimalną a maksymalną siłą jaką mogą generować włókna mięśniowe jednostki ruchowej, wiąże się z zakresem potencjalnych zmian siły skurczu jednostek ruchowych i wskazuje, że w efekcie treningu wzrosła rola regulacji siły skurczu poprzez zmiany częstotliwości wyładowań motoneuronów. Wniosek ten został faktycznie potwierdzony w rejestracjach z motoneuronów rdzenia kręgowego unerwiających mięsień brzuchaty łydki (BĄCZYK i współaut. 2013). Wykazano w tych eksperymentach zwiększoną pobudliwość motoneuronów szybkich w grupie szczurów po treningu wibracyjnym (w porównaniu z grupą kontrolną) oraz zaobserwowano ich większą wrażliwość na zmiany intensywności pobudzenia w postaci zdolności do szybszej zmiany częstotliwości wyładowań rytmicznych.

Omówione badania wykazały, że trening wibracyjny wywołuje efekty zbliżone w niektórych aspektach do efektów treningu siłowego (choć o mniejszym nasileniu), a najbardziej plastyczne są jednostki ruchowe szybkie. Prace na ten temat kontynuowano przez obserwacje efektów długotrwałego treningu wibracyjnego, trwającego przez 3 i 6 miesięcy (ŁOCHYŃSKI i współaut. 2013b). W doświadczeniach tych nową obserwacją okazał się przejściowy wzrost odporności na zmęczenie jednostek ruchowych typu FR oraz zmiany zawartości miozyn mięśniowych, wskazujące na zachodzącą transformację włókien mięśniowych. Po 3 miesiącach treningu wibracyjnego stwierdzono spadek zawartości miozyny typu I (typowej dla włókien wolnych) i wzrost zawartości miozyn typu IIa/x (charakterystycznej dla jednostek typu FR), co potwierdziło zmiany dostosowawcze do wywołanej przez wibracje odruchowej aktywności mięśni. Natomiast po 6 miesiącach treningu część stwierdzonych zmian funkcjonalnych (poza obniżonymi wartościami stosunku sił skurczu pojedynczego do tężcowego) słabła i nie osiągały one istotności statystycznej. Ponieważ bardzo mało prawdopodobne jest, by układ nerwowo-mięśniowy przestał reagować na bodźce treningowe po długim czasie, wyjaśnienia prawdopodobnie szukać należy w narastających z czasem zmianach strukturalnych związanych z elastycznością włókien mięśniowych.

Gdy mięśnie wykonują większą pracę niż w warunkach fizjologicznych, dochodzi do ich przeciążenia. Może ono być następstwem intensywnych wysiłków fizycznych w sporcie, ale przeciążenie mięśni pojawia się przede wszystkim w chorobach neurodege-

Tabela 3. Zestawienie najistotniejszych zmian adaptacyjnych jednostek ruchowych w populacji mięśnia brzuchatego łydki pod wpływem treningu siły, treningu wibracyjnego, funkcjonalnego przeciążenia mięśnia.

↑ oznacza wzrost wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, ↓ oznacza spadek wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, – oznacza stwierdzony brak wpływu.

	udział w populacji	siła skurczu	skurcz pojedynczy/tężcowy	czas skurczu	odporność na zmęczenie	pobudliwość motoneuronów	częstotliwość wyładowań motoneuronów
	Trening siły						
S	–	↑	↓	↓	–	–	↑
FR	–	↑	↓	↓	–	↑	↑
FF	–	↑	↓	–	↑		
	Trening wibracyjny						
S	–	–	↓	↓	–	–	–
FR	–	–	↓	↓	–	↑	–
FF	–	↑	↓	–	–		
	Przeciążenie mięśnia						
S	↑	↑	↓	–	↑	–	–
FR	↓	↑	↓	–	–	↑	–
FF	↑	↑	↓	–	↓		

neracyjnych, gdy spada liczba motoneuronów i maleje liczba jednostek ruchowych, wskutek uszkodzenia bądź odnerwienia mięśni oraz w konsekwencji zabiegów chirurgicznych przekierowania ścięgna mięśnia, by wspierał pracę nieaktywnej grupy antagonistycznej. W odróżnieniu od rozmaitych form treningu, w których dochodzi do dodatkowej aktywacji mięśni tylko podczas trwania sesji treningowej (np. 1-2 godz./dobę), przeciążenie jest zjawiskiem mniej dynamicznym, ale przewlekłym, stale obecnym podczas każdej aktywności ruchowej danego mięśnia. Odpowiedzią na przeciążenie jest hipertrofia mięśniowa oraz zmiany transformacyjne proporcji włókien mięśniowych i jednostek ruchowych różnych typów.

W warunkach doświadczalnych na zwierzętach funkcjonalne przeciążenie można wywołać przez przecięcie ścięgien mięśni synergistycznych tak, by nie mogły wpływać na realizację ruchów i pozostawienie tylko jednego z nich, który przejmie na siebie pracę całej grupy. W przypadku najczęściej badanej tylnej grupy mięśni goleni, oddziałujących na staw skokowy poprzez ścięgno Achillesa, można tak postąpić w odniesieniu do czterech mięśni: brzuchatego przyśrodkowego i bocznego, podeszwowego oraz płaszczkowatego. Dla zapewnienia faktycznej aktywności przeciążonego mięśnia zwierzęta poddawane są ćwiczeniom lokomocyjnym na umiarkowanym poziomie (chodzenie). Jedne z pierwszych badań w tym zakresie wykonał zespół P. F. Gardinera (OLHA i współaut. 1988), wywołując u szczura trwające 12-16 tygodni przeciążenie mięśnia podeszwowego (łac. *m. plantaris*). Zaobserwowano liczne zmiany adaptacyjne jednostek ruchowych przeciążonego mięśnia, przede wszystkim w postaci zwiększonej siły skurczu tężcowego maksymalnego i zmniejszeniu stosunku siły skurczu pojedynczego do siły skurczu tężcowego. Wykazano w ten sposób, że zwiększa się rola zmian częstotliwości wyładowań motoneuronów, regulujących siłę w tym zakresie. Czas skurczu pojedynczego jednostek typu FR i S uległ wydłużeniu, zwiększyła się ich odporność na zmęczenie, natomiast odporność na zmęczenie jednostek typu FF spadła. W przeciążonym mięśniu zwiększył się udział jednostek FF (co korelowało z jego hipertrofią), zmniejszył się proporcjonalny udział jednostek FR, a zarazem wzrosła liczba jednostek ruchowych typu S. Ta ostatnia obserwacja zapewne wiąże się z faktem, że badany mięsień podeszwowy musiał przejąć funkcję tonicznego mięśnia płaszczkowatego, który zawiera niemal wyłącznie jednostki wolne i przeciwdziała grawitacji, odpowiadając za utrzymywanie postawy ciała.

Kontynuacją tych badań były eksperymenty naszego zespołu (we współpracy z prof. Gardinerem), które dotyczyły mięśnia brzuchatego przyśrodkowego łydki (łac. *m. gastrocnemius medialis*) i motoneuronów unerwiających ten mięsień (KRUTKI i współaut. 2015, KRYŚCIAK i współaut. 2016),

podsumowane w dolnej części Tabeli 3. Po trwającym 3 miesiące przeciążeniu wykazano zmiany transformacyjne w tym samym kierunku, jak wcześniej w mięśniu podeszwowym: wzrost udziału jednostek ruchowych typów FF i S, a spadek jednostek typu FR, a ponadto pojawienie się grupy nietypowych jednostek, będących prawdopodobnie w trakcie transformacji do grupy S. Badania potwierdziły również fakt wzrostu siły skurczu tężcowego maksymalnego jednostek wszystkich typów, wyraźnie odpowiadający przyrostowi masy przeciążonego mięśnia o 24%: w mięśniu zwierząt poddanych przeciążeniu występowała znacząca grupa (16%) bardzo silnych jednostek typu FF, podczas gdy w mięśniach szczurów grupy kontrolnej tak silnych jednostek było tylko 2%. Siła skurczu pojedynczego jednostek FF nie różniła się między obiema grupami, a w przypadku jednostek typu FR i S po przeciążeniu uległa nawet obniżeniu, co w konsekwencji zmieniło wartość stosunku sił skurczu pojedynczego do tężcowego, zmniejszając ten iloraz dla jednostek FF o 33%, dla jednostek FR o 64%, a dla jednostek S aż o 75%. W badaniach na mięśniu brzuchatym nie stwierdzono istotnych różnic czasu skurczu pojedynczego, ale okazało się, że pomimo tego w przeciążonym mięśniu włókna mięśniowe jednostek ruchowych wszystkich trzech typów wymagają znacząco wyższych częstotliwości pobudzeń dochodzących do nich ze strony motoneuronów, by osiągnąć ten sam względny poziom siły skurczu.

Badania motoneuronów rdzenia kręgowego unerwiających przeciążony mięsień brzuchaty przyśrodkowy łydki wykonano w dwóch terminach: po 5 tygodniach i po 3 miesiącach przeciążenia. Rejestracje wewnątrzkomórkowe wykazały zmiany adaptacyjne w neuronach unerwiających jednostki ruchowe szybkie mięśnia przeciążonego i brak zmian w motoneuronach jednostek wolnych (Tabela 3). W porównaniu z grupą kontrolną, stwierdzono zmiany parametrów decydujących o zwiększeniu pobudliwości (wzrost oporności błony komórkowej, zwiększenie amplitudy AHP (ang. afterhyperpolarization time) potencjału czynnościowego, obniżenie reobazy) i zmniejszeniu progu rytmicznych wyładowań motoneuronów jednostek szybkich, co sugeruje zmiany adaptacyjne w kierunku właściwości motoneuronów unerwiających jednostki wolne. W odróżnieniu od efektów treningu siłowego, nie wykazano zmian częstotliwości pobudzeń rytmicznych. Warto podkreślić, że wszystkie powyższe adaptacje w motoneuronach pojawiły się już po 5 tygodniach przeciążenia i nie uległy dalszym zmianom po 3 miesiącach, co wskazuje na to, że odpowiedź motoneuronów na zwiększony poziom aktywności przeciążonego mięśnia jest stosunkowo szybka i trwała (KRUTKI i współaut. 2015).

SKUTKI OGRANICZENIA AKTYWNOŚCI RUCHOWEJ

Zmiany cech skurczu i właściwości motoneuronów zaobserwowane w wyniku adaptacji do zwiększonego poziomu aktywności ruchowej, opisane powyżej na przykładach różnych form treningu, wyraźnie kontrastują z efektami radykalnego ograniczenia aktywności ruchowej, jakie ma miejsce w obrębie mięśni na skutek całkowitego lub częściowego przerwania ciągłości rdzenia kręgowego albo w następstwie czasowego unieruchomienia kończyny.

Efekty całkowitego przecięcia rdzenia kręgowego na czynność jednostek ruchowych przeprowadziliśmy na tym samym modelu mięśnia brzuchatego łydki szczura w kilku seriach eksperymentów: 14, 30, 90 i 180 dni po przecięciu rdzenia, co pozwoliło nie tylko zidentyfikować zmiany adaptacyjne, ale także prześledzić ich ewolucję w dłuższym okresie. Wyniki podsumowano w górnej części Tabeli 4. Po pierwsze, zaobserwowano znaczące zmiany proporcji jednostek ruchowych: już po miesiącu od przecięcia rdzenia nastąpił wzrost proporcji jednostek typu FF, a po 3 miesiącach całkowity zanik jednostek typu S (MRÓWCZYŃSKI i współaut. 2010). Po drugie, czas skurczu pojedynczego jednostek ruchowych wszystkich typów znacząco się wydłużył, a chociaż siła skurczu pojedynczego nie ulegała istotnym zmianom, bardzo znacząco spadła siła maksymalnego skurczu tężcowego. W związku z tym stosunek siły skurczu pojedynczego do tężcowego uległ znaczącemu zwiększeniu. W jednostkach ruchowych typu FR i S znacząco zmniejszyła się odporność na zmęczenie. Istotnemu ograniczeniu ulegała również zdolność jednostek ruchowych szybkich do wzmacniania siły skurczu pojedynczego. Ostatecznie, po 6 miesiącach nieaktywności, wszystkie opisywane zmiany prowadziły do bardzo wyraźnego zmniejszenia zróżnicowania cech skurczu jednostek ruchowych wszystkich typów, tak że tworzyły one w zasadzie dość jednolitą populację, w której nie było wyraźnie oddzielonych od siebie trzech charakterystycznych dla zdrowych osobników typów jednostek ruchowych.

Uzupełnieniem tych wyników są rezultaty wcześniejszych badań skutków całkowitego przecięcia rdzenia na czynność motoneuronów rdzenia kręgowego, przeprowadzone na motoneuronach kota (COPE i współaut. 1986) i szczura (BUTTON i współaut. 2008). Jednak uzyskane rezultaty nie były jednoznaczne w

Tabela 4. Zestawienie najistotniejszych zmian adaptacyjnych jednostek ruchowych w populacji mięśnia brzuchatego łydki pod wpływem przerwania rdzenia kręgowego, połowicznego przecięcia rdzenia kręgowego oraz pod wpływem odciążenia kończyny. Dane odnośne motoneuronów (dwie ostatnie kolumny) dotyczą obserwacji motoneuronów niezidentyfikowanych mięśni unerwianych przez nerw kulszowy.

↑ oznacza wzrost wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, ↓ oznacza spadek wartości danej cechy albo udziału jednostek ruchowych w badanej populacji, – oznacza stwierdzony brak wpływu, a b.d. - brak danych.

	udział w populacji	siła skurczu	skurcz pojedynczy/tężcowy	czas skurczu	odporność na zmęczenie	pobudliwość motoneuronów	częstotliwość wyładowań motoneuronów
	Całkowite przecięcie rdzenia kręgowego						
S	↓	↓	↑	↑	↓	↓	–
FR	↓	↓	↑	↑	↓	↑	–
FF	↑	↓	↑	↑	–		
	Połowicze przecięcie rdzenia kręgowego						
S	↑	–	↑	↑	↓		
FR	↓	–	↑	↑	↓	b.d.	b.d.
FF	↑	↑	–	↑	–		
	Odciążenie kończyny						
S	↓	↓	b.d.	–	–	↓	–
FR	↑	↓	b.d.	↑	↓	↓	–
FF	–	↓	b.d.	–	–		

obu cytowanych badaniach. Cztery miesiące po przecięciu rdzenia kręgowego w motoneuronach unerwiających mięsień płaszczkowaty kota wykazano obniżenie pobudliwości motoneuronów (zaznaczone m.in. poprzez skrócenie czasu trwania AHP i podwyższenie reobazy) oraz zwiększenie prędkości przewodzenia aksonów unerwiających sparaliżowany mięsień. Warto jednak zaznaczyć, że w tym przypadku badano motoneurony unerwiające wyłącznie jednostki ruchowe typu S, spadek ich pobudliwości wskazuje więc na zmiany adaptacyjne w kierunku cech charakterystycznych dla jednostek szybkich. Natomiast w motoneuronach unerwiających mięśnie kończyn tylnych szczura, 8 tygodni po przecięciu rdzenia stwierdzono wzrost ich pobudliwości (zwiększenie amplitudy AHP potencjału czynnościowego, zwiększenie oporności błony komórkowej i podwyższenie reobazy) w porównaniu z motoneuronami zwierząt zdrowych. W tym przypadku jednak wyniki dotyczą populacji motoneuronów unerwiających jednostki ruchowe wszystkich typów, z przewagą jednostek szybkich (lub wyłącznie jednostek szybkich, biorąc pod uwagę omówioną wyżej transformację zachodzącą w mięśniach po przecięciu rdzenia).

Odmienne wyniki przyniosły doświadczenia, w których testowaliśmy efekty jednostronnego (połowiczego) przecięcia rdzenia kręgowego, badane również 14, 30, 90 i 180 dni po urazie rdzenia (CELICHOWSKI i współaut. 2010). Trzeba zaznaczyć, że w takich doświadczeniach, po wczesnym okresie szoku rdzeniowego i paraliżu tylnej części ciała, zwierzęta samoistnie wracały do dość dobrej sprawności w zakresie posługiwania się tylnymi kończynami w trakcie lokomocji. Dlatego nie dziwi, że taki ograniczony uraz rdzenia kręgowego wywołał wyraźnie odmienne efekty: przebudowę populacji jednostek ruchowych połączoną ze wzrostem udziału jednostek typu FF i S, wydłużenie czasu skurczu pojedynczego i spadek odporności na zmęczenie jednostek ruchowych wszystkich typów. Wyniki zestawiono w środkowej części Tabeli 4.

W obu typach doświadczeń z urazem rdzenia kręgowego wydłużenie czasu skurczu pojedynczego wiązało się ze znaczącymi zmianami relacji pomiędzy siłą skurczu a częstotliwością pobudzeń, ale we wszystkich grupach doświadczalnych po uszkodzeniu rdzenia zanikała ścisła korelacja między tymi dwiema zależnymi, bardzo istotna w grupie kontrolnej zdrowych zwierząt (MRÓWCZYŃSKI i współaut. 2011). Wskazuje to na znaczącą dezorganizację procesów regulacji siły skurczu, jaka jest efektem uszkodzenia sieci neuronalnej rdzenia kręgowego i/lub braku dowolnej aktywności ruchowej.

Zmniejszenie poziomu aktywności ruchowej zachodzi nie tylko po drastycznych

uszkodzeniach, ale także na skutek czasowego ograniczenia aktywności mięśnia i odciążenia. Ten problem jest bardzo istotny w odniesieniu do sytuacji w jakich zaczyna funkcjonować ciało kosmonauty w przestrzeni kosmicznej i braku grawitacji, ale także dotyczy skutków unieruchomienia kończyny, stosowanego np. po złamaniu kości. Doświadczalnym modelem odciążenia mięśni tylnych kończyn, jaki stosowano w badaniach prowadzonych na szczurach, jest podwieszenie zwierzęcia za ogon tak, by tylne kończyny nie opierały się o podłoże i nie mogły wykonywać ruchów z obciążeniem. Badania skutków takiego odciążenia mięśni prowadzili LETERME i CASASNOVAS na jednostkach ruchowych mięśnia brzuchatego bocznego łydki (łac. *m. gastrocnemius lateralis*) (1999a) oraz płaszczkowatego (1999b) u zwierząt podanych dwutygodniowemu odciążeniu tylnych kończyn. W badaniach jednostek ruchowych mięśnia brzuchatego bocznego jako główny wynik zaobserwowano spadek siły skurczu tężcowego, który dotyczył jednostek ruchowych wszystkich typów, ale najbardziej spadła siła jednostek typu S i FR (o 40%), a w mniejszym stopniu jednostek typu FF (o 18%). Czas skurczu jednostek ruchowych szybkich typu FR uległ wydłużeniu. Z kolei odporność na zmęczenie po 2 tygodniach odciążenia mięśnia testowana klasycznie w przedziale czasu 2 minut nie uległa istotnym zmianom, choć gdy testowano ją w dłuższym przedziale czasu (5 minut), jednostki FR zwierząt grupy doświadczalnej wykazywały mniejszą odporność niż zwierzęta grupy kontrolnej. Z kolei w mięśniu płaszczkowatym, złożonym przede wszystkim z jednostek ruchowych typu S (85%) i z niewielkim udziałem jednostek FR (15%), również odnotowano przede wszystkim znaczący spadek siły skurczu tężcowego (o ponad 60%), ale ponadto wzrósł udział jednostek typu FR, uznany przez autorów za dowód na transformację jednostek ruchowych typu S do FR. Tę konkluzję wspierała także obserwacja nietypowych jednostek ruchowych z cechami skurczu charakterystycznymi dla jednostek obu tych typów, które zapewne były jednostkami ruchowymi w trakcie transformacji, wynikającej z przerwania w przypadku jednostek ruchowych wolnych czynności antygrawitacyjnej. Zmiany te podsumowano w dolnej części Tabeli 4.

Zmiany adaptacyjne po unieruchomieniu (podwieszeniu) kończyny tylnej udokumentowano na podstawie wewnątrzkomórkowych rejestracji także w motoneuronach szczura (CORMERY i współaut. 2005). W stosunku do zdrowej grupy kontrolnej zanotowano spadek pobudliwości motoneuronów unerwiających unieruchomione mięśnie (obniżenie amplitudy AHP i podwyższenie reobazy) oraz podniesienie progu aktywności rytmicznej motoneuronów jednostek wolnych, wskazujące na późniejszą rekrutację tych motoneuronów do skurczu. Doświadczenia te wykazały niebywałą zdolność adaptacyjną motoneuronów, jako że obserwacje te poczyniono zaledwie w 2 tygodnie po znaczącej zmianie aktywności mięśniowej.

PODSUMOWANIE

Jednostki ruchowe mięśni szkieletowych tworzą trzy podstawowe typy fizjologiczne, których charakterystyczne cechy skurczu umożliwiają szerokie spektrum form aktywności ruchowej. Z powyższego przeglądu badań, przeprowadzonych w ramach wielu serii doświadczeń, wynika ogromna plastyczność adaptacyjna (kompensacyjna) włókien mięśniowych jednostek ruchowych i motoneuronów je unerwiających. Odmienne formy zmienionej aktywności oddziałują w zróżnicowanym zakresie na jednostki ruchowe poszczególnych typów. Efekty różnych typów treningu lub zredukowanej albo całkowicie zniesionej aktywności ruchowej są wypadkową poziomu generowanej siły, powiązanego z rekrutacją odpowiedniej do tego poziomu liczby jednostek ruchowych, czasu trwania oraz dynamiki tej aktywności. Charakterystyczne, że zmiany adaptacyjne w następstwie zredukowanej aktywności fizycznej mają zwykle kierunek odwrotny do tych stwierdzanych po intensywnym treningu lub przeciążeniu. Czynne jednostki ruchowe (zarówno motoneurony, jak i włókna mięśniowe) pod wpływem nowej formy aktywności odpowiadają zmianami adaptacyjnymi dostosowującymi ich pobudliwość, właściwości elektrofizjologiczne, cechy skurczu i profil metaboliczny do zmienionego poziomu aktywności ruchowej. Można uznać, że główne cechy skurczu jednostki ruchowej w dużym stopniu odzwierciedlają jej zaangażowanie w pracę mięśnia w ostatnich tygodniach.

Streszczenie

Plastyczność układu nerwowo-mięśniowego to trwająca całe życie zdolność do reorganizacji struktury i funkcji pod wpływem doświadczenia. Obok plastyczności związanej z rozwojem organizmu, procesami uczenia się lub odnową funkcji po uszkodzeniach, wyróżnia się plastyczność adaptacyjną, która polega na dostosowaniu właściwości neuronów i/lub włókien mięśniowych do zmienionego poziomu aktywności ruchowej. Celem niniejszego artykułu było zebranie aktualnej wiedzy na temat zmian adaptacyjnych jednostek ruchowych w oparciu o wyniki kilku serii eksperymentów wykonanych na modelach zwierzęcych. Podobieństwo struktury i mechanizmów sterowania pracą mięśni u wszystkich ssaków uzasadniają wnioskowanie na temat podobnych procesów u człowieka. W pierwszych rozdziałach prezentujemy pojęcie jednostki ruchowej, składającej się z jednego motoneuronu i grupy włókien

mięśniowych unerwianych przez ten motoneuron, przedstawiamy charakterystykę histologiczną, biochemiczną i elektrofizjologiczną trzech typów jednostek (S, FR i FF) o odmiennych cechach skurczu oraz omawiamy ich udział w różnych formach wysiłku fizycznego. W kolejnych rozdziałach prezentujemy wyniki projektów badawczych, przeprowadzonych w celu odpowiedzi na pytania, w jaki sposób odmienne rodzaje treningu fizycznego (prowadzonego w celu wzrostu wytrzymałości lub zwiększenia siły), przeciążenie mięśni, unieruchomienie kończyny lub ograniczenie ruchu wpływają na cechy skurczu włókien mięśniowych oraz właściwości elektrofizjologiczne motoneuronów różnych typów jednostek ruchowych. Omówione obserwacje doświadczalne dowodzą, że plastyczność jednostek ruchowych to procesy zachodzące równolegle w neuronach i włóknach mięśniowych. W zależności od rodzaju treningu i jego intensywności oraz od czasu trwania zwiększonej lub ograniczonej aktywności ruchowej mogą one polegać na transformacji włókien mięśniowych jednego typu w inny, modulacji podstawowych cech skurczu, zmian odporności na zmęczenie, zmian pobudliwości motoneuronów, lub częstotliwości generowanych przez nie impulsów nerwowych. Zwykle jednostki ruchowe szybkie (FF i FR) wykazują większą dynamikę procesów adaptacyjnych niż jednostki wolne (S).

LITERATURA

Bączyk M., Hałuszka A., Mrówczyński W., Celichowski J., Krutki P., 2013. *The influence of a 5-week whole-body vibration on electrophysiological properties of rat hindlimb spinal motoneurons.* J. Neurophysiol. 109, 2705-2711.

Beaumont E., Gardiner P. F., 2003. *Endurance training alters the biophysical properties of hindlimb motoneurons in rats.* Muscle Nerve 27, 228-236.

Brooke M. H., KaiserK. K., 1970. *Muscle fibre types: how many and what kind?* Arch. Neurol. Chicago 23, 369-379.

Burke R. E., 1981. *Motor units: anatomy, physiology and functional organization.* [W:] *APS Handbook of Physiology Series, Section 1, The Nervous System, Vol. 11, part 1, Motor Control.* Brooks V. B. (red.). Bethesda, MD, American Physiological Society, 345-422.

Burke R. E., Levine D. N., Tsairis P., Zajac F.E., 1973. *Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius.* J. Physiol. 234, 723-748.

Button D. C., Kalmar J. M., Gardiner K., Marqueste T., Zhong H., Roy R. R., Edgerton V. R., Gardiner P. F., 2008. *Does elimination of afferent input modify the changes in rat motoneurone properties that occur following chronic spinal cord transection?* J. Physiol. 586, 529-544.

Celichowski J., Kryściak K., Krutki P., Górska T., Majczyński H., Sławińska U., 2010. *Time-related changes of motor unit properties in the rat medial gastrocnemius muscle after the spinal cord injury. II. Effect of a spinal cord hemisection.* J. Electromyogr. Kinesiol. 20, 532–541.

Cohen A. H., Gans C., 1975. *Muscle activity in rat locomotion: movement analysis and electromyography of the flexors and extensors of the elbow.* J. Morphol. 146, 177-196.

Cope T. C., Bodine S. C., Fournier M., Edgerton R., 1986. *Soleus motor units in chronic spinal transected cats: physiological and morphological alterations.* J. Neurophysiol. 6,1202-1220.

Cormery B., Beaumont E., Csukly K., Gardiner P., 2005. *Hindlimb unweighting for 2 weeks alters physiological properties of rat hindlimb motoneurones.* J Physiol. 568, 841-850.

Drzymała-Celichowska H., Krutki P., Celichowski J., 2010. *Summation of motor unit forces in the rat medial gastrocnemius muscle.* J. Electromyogr. Kinesiol. 20, 599-607.

Fitts R. H., Widrick J. J., 1996. *Muscle mechanics: adaptations with exercise-training.* [W:] *Exercise and Sport Sciences Reviews.* Holloszy J. O. (red.). American College of Sports Medicine Series, Williams & Wilkins, Baltimore, 427-473.

Folland J. P., Williams A. G., 2007. *The adaptations to strength training: morphological and neurological contributions to increased strength.* Sports Med. 37, 145-168.

Garnett R. A. F., O'Donovan M. J., Stephens J. A., Taylor A., 1979. *Motor unit organization of human medial gastrocnemius.* J. Physiol. 287, 33-43.

Henneman E., Somjen G., Carpenter D. O., 1965. *Functional significance of cell size in spinal motoneurons.* J. Neurophysiol. 28, 560-580.

Hennig R., Lømo T., 1985. *Firing patterns of motor units in normal rats.* Nature 314, 164-166.

Klitgaard H., 1988. *A model for quantitative strength training of hindlimb muscles of the rat.* J. Appl. Physiol. 64, 1740-1745.

Krutki P., Hałuszka A., Mrówczyński W., Gardiner P., Celichowski J., 2015. *Adaptations of motoneuron properties to chronic compensatory muscle overload.* J. Neurophysiol. 113, 2769-2777.

Krutki P., Mrówczyński W., Bączyk M., Łochyński D., Celichowski J., 2017. *Adaptations of motoneuron properties after weight-lifting training in rats.* J. Appl. Physiol. 123, 664-673.

Kryściak K., Celichowski J., Drzymała-Celichowska H., Gardiner P., Krutki P., 2016. *Force regulation and electrical properties of motor units in overloaded muscle.* Muscle Nerve 53, 96-106.

Kryściak K., Majerczak J., Kryściak J., Łochyński D., Kaczmarek D., Drzymała-Celichowska H., Krutki P., Gawedzka A., Guzik M., Korostynski M., Szkutnik Z., Pyza E., Jarmuszkiewicz W., Zoladz J. A., Celichowski J., 2018. *Adaptation of motor unit contractile properties in rat medial gastrocnemius to treadmill endurance training: relationship to muscle mitochondrial biogenesis.* PLoS One 13, e0195704.https://doi.org/10.1371/journal. pone.0195704.

Leterme D., Casasnovas B., 1999a. *Adaptation of rat lateral gastrocnemius muscle motor units during hindlimb unloading.* Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol. 79, 312-317.

Leterme D., Casasnovas B., 1999b. *Contractile properties of rat soleus motor units following 14 days of hindlimb unloading.* Pflügers Arch. 432, 313-319.

Liddell E. G. T., SherringtonC. S., 1925. *Recruitment and some other factors of reflex inhibition.* Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 97, 488-518.

Łochyński D., Bączyk M., Kaczmarek D., Rędowicz M. J., Celichowski J., Krutki P., 2013a. *Adaptations in physiological properties of rat motor units following 5 weeks of whole-body vibration.* Appl. Physiol. Nutr. Metab. 38, 913-921.

Łochyński D., Kaczmarek D., Rędowicz M. J., Celichowski J., Krutki P., 2013b. *Long-term*

effects of whole-body vibration on motor unit contractile function and myosin heavy chain composition in the rat medial gastrocnemius. J. Musculoskelet. Neuronal Interact. 13, 430-441.

ŁOCHYŃSKI D., KACZMAREK D., MRÓWCZYŃSKI W., WARCHOŁ W., MAJERCZAK J., KARASIŃSKI J., KOROSTYŃSKI M., ŻOŁĄDŹ J., CELICHOWSKI J., 2016. *Contractile properties of motor units and expression of myosin heavy chain isoforms in rat fast-type muscle after volitional weight-lifting training.* J. Appl. Physiol. 121, 858-869.

MACDONELL C. W., BUTTON D. C., BEAUMONT E., CORMERY B., GARDINER P. F, 2012. *Plasticity of rat motoneuron rhythmic firing properties with varying levels of afferent and descending inputs.* J. Neurophysiol. 107, 265-272.

MRÓWCZYŃSKI W., CELICHOWSKI J., KRUTKI P., GÓRSKA T., MAJCZYŃSKI H., SŁAWIŃSKA U., 2010. *Time-related changes of motor unit properties in the rat medial gastrocnemius muscle after the spinal cord injury. I. Effect of total spinal cord transaction.* J. Electromyogr. Kinesiol. 20, 523-531.

MRÓWCZYŃSKI W., CELICHOWSKI J., KRUTKI P., CABAJ A., SŁAWIŃSKA U., MAJCZYŃSKI H., 2011. *Changes of the force-frequency relationship in the rat medial gastrocnemius muscle after total transection and hemisection of the spinal cord.* J. Neurophysiol. 105, 2943-2950.

OLHA A. E., JASMIN B. J., MICHEL R. N., GARDINER P. F., 1988. *Physiological responses of rat plantaris motor units to overload induced by surgical removal of its synergists.* J. Neurophysiol. 60, 2138-2151.

POGRZEBNA M., CELICHOWSKI J., 2008. *Changes of properties of motor units in rat medial gastrocnemius muscle after the treadmill training.* Acta Physiol. 193, 367-379.

ZOLADZ J., KOZIEL A., WOYDA-PLOSZCZYCA A., CELICHOWSKI J., JARMUSZKIEWICZ W., 2016. *Endurance training increases the efficiency of rat skeletal muscle mitochondria.* Pflügers Arch. 468, 1709-1724.

KOSMOS Vol. 69, 4, 607–621, 2020

Jan Celichowski, Piotr Krutki

Department of Neurobiology, Poznań University of Physical Education, 27/39 Królowej Jadwigi Str., 61-871 Poznań, E-mail: celichowski@awf.poznan.pl, krutki@awf.poznan.pl

PLASTICITY OF THE NEUROMUSCULAR SYSTEM – ADAPTATION TO CHANGED LEVELS OF PHYSICAL ACTIVITY

Summary

The plasticity of the neuromuscular system is the lifelong ability to reorganize structure and function under the influence of experience. Apart from plasticity related to the development of the body, learning processes or recovery of functions after injuries, there is the adaptive plasticity, which manifests in adjustment of the properties of neurons and/or muscle fibers to the altered level of motor activity. The aim of this article was to collect the current knowledge on the adaptive changes in motor units based on the results of several series of experiments performed on animal models. The similar structure and mechanisms of muscle control in all mammals justify inferences about similar processes in humans. In the first chapters, we present the concept of a motor unit, consisting of one motoneuron and a group of muscle fibers innervated by this motoneuron, the histological, biochemical and electrophysiological characteristics of three types of units (S, FR and FF) with different contractile characteristics, and discuss their participation in various forms of physical exercise. In the following chapters, we present the results of research projects carried out to answer the questions of how different types of physical training (increasing the endurance or the strength), muscle overload, limb immobilization or limitation of movement affect the characteristics of muscle fiber contraction and electrophysiological properties of motoneurons of various types of motor units. The discussed experimental observations prove that the plasticity of motor units is a parallel process in neurons and muscle fibers. Depending on the type of training and its intensity, and the duration of increased or reduced motor activity, these processes may rely on the transformation of muscle fibers of one type into another, modulation of the basic characteristics of contraction, changes in resistance to fatigue, changes in the excitability of motoneurons or the frequency of nerve impulses generated by them. Usually, fast motor units (FF and FR) show greater dynamics of adaptation processes than slow units (S).

Key words: adaptation, motor unit, motoneuron, plasticity, training

Jan Celichowski ukończył studia na Akademii Rolniczej w Poznaniu, doktorat, habilitację i tytuł profesora nauk biologicznych uzyskał w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN w Warszawie. Jest autorem 116 publikacji indeksowanych przez Web of Science, kierował 9 grantami badawczymi dotyczącymi przede wszystkim plastyczności i zmienności jednostek ruchowych mięśni szkieletowych oraz neuronalnych mechanizmów regulacji siły skurczu. Aktualnie pełni funkcję prorektora ds. nauki AWF w Poznaniu, na której kieruje również Zakładem Neurobiologii. Pełnił funkcję prezesa Polskiego Towarzystwa Badań Układu Nerwowego w latach 2017-2019.

Piotr Krutki ukończył studia na Akademii Medycznej im. Karola Marcinkowskiego w Poznaniu, doktorat, habilitację i tytuł profesora nauk biologicznych uzyskał w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN w Warszawie. Jest autorem licznych publikacji dotyczących struktury i czynności sieci neuronalnych rdzenia kręgowego zaangażowanych w procesy sterowania ruchem, kierował kilkoma projektami badawczymi dotyczącymi plastyczności i zdolności adaptacyjnych motoneuronów. Aktualnie jest kierownikiem Katedry Nauk Biologicznych Akademii Wychowania Fizycznego im. Eugeniusza Piaseckiego w Poznaniu.