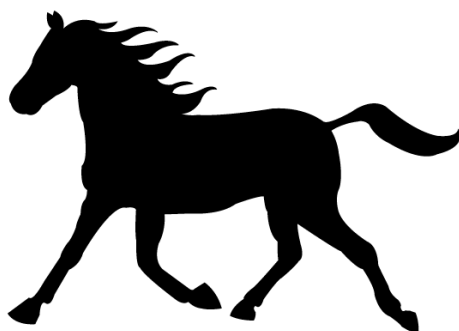




Födointagets betydelse för muskelglykogeninlagringen efter arbete hos häst och människa



Av
Caroline Aurosell

Engelsk titel: Feed intake and muscle glycogen resynthesis after exercise in horse and human

Handledare: Anna Jansson

Institutionen för husdjurens utfodring och vård

Examinator: Jan Erik Lindberg

Husdjursvetenskap - Examensarbete 15hp

Litteraturstudie

SLU, Uppsala 2008

Abstract

Glycogen is the storage form of glucose and is used by the skeletal musculature as energy both for intense and endurance events. The glycogen content in the horse's middle gluteal muscle is more than 600 mmol/kg dry weight, and almost 400 mmol/kg dry weight in the human's *Vastus lateralis*. In some special occasions, for example in competitions with several moments on following days, there is a need of a fast muscle glycogen resynthesis. The feed intake is of importance for the velocity of the resynthesis. A diet rich on carbohydrates with high glycemic index will speed up the process of glycogen accumulation by increasing concentration of glucose in the blood and make it more accessible to the muscles. In human studies it has been shown to be favourable for the glycogen resynthesis to intake feed immediately after exercise. No corresponding study seems to have been done in horses.

The muscle glycogen accumulation rate in horse is slower than the accumulation in human. If the diet is rich in carbohydrates it will take about 24 hours after exercise to restore the glycogen concentration in humans, and at least 72 hours in horses. The resynthesis of glycogen in the muscles seems to be of a lower priority in the early recovery period in horse than in human. No clear explanation to this has been found, but there are some theories. One reason seems to be the horse's inability to use fat instead of carbohydrates as energy for the muscles in the early recovery period. Other explanations is that the horse has a lower concentration of the protein glucose transporter type 4 (GLUT-4) and a lower activity of glycogen synthase in the muscles than human. The horse also has a higher content and consumption of muscle glycogen during similar exercise load which may be another reason for the longer build up-time.

Sammanfattning

Glykogen är den lagrade formen av glukos, vilket används som energi av skelettmuskulaturen vid intensivt eller uthållighetskrävande arbete. Hos häst är innehållet av glykogen i glutensmuskeln drygt 600 mmol/kg torrsvikt vid vila och människa har nästan 400 mmol/kg torrsvikt i *Vastus lateralis*. Vid vissa tillfällen, till exempel vid tävlingar med flera moment eller som pågår under flera dagar, är det viktigt att muskelglykogeninlagringen sker snabbt. Födointaget har betydelse för hastigheten av inlagringen. För att påskynda glykogeninlagringen kan man använda en diet rik på kolhydrater med högt glykemiskt index. Dieten höjer koncentrationen av glukos i blodet och tillgängliggör det för musklerna. Hos människa har det visat sig fördelaktigt för glykogenåterbildningen att inta föda omedelbart efter arbete. Någon motsvarande studie på häst verkar inte ha gjorts.

Hos häst sker återinlagringen av glykogen efter arbete i en långsammare hastighet än hos människa. Med en kost rik på kolhydrater tar det omkring 24 timmar för människa att återställa glykogenkoncentrationen efter arbete, jämfört med hos häst där det tar minst 72 timmar. Någon självklar förklaring till detta finns inte, men ett flertal spekulationer finns. Bland annat tros det bero på hästens oförmåga att växla från att använda kolhydrater till att använda fett som energikälla till musklerna i den tidiga återställningsfasen. Andra anledningar skulle kunna vara att hästen har en lägre koncentration av transportproteinet "glucose transporter typ 4" (GLUT-4) och en lägre aktivitet av glykogensyntas i musklerna efter arbete än vad människan har. Uppbyggnad av muskelglykogenlagret verkar vara lägre prioriterat i den tidiga återställningsfasen hos häst än hos människa. Att hästen dessutom har både större tillgång på och åtgång av muskelglykogen än människan skulle kunna vara ännu en förklaring till att återuppbyggnadstiden också är längre.

Introduktion

Skelettmuskulaturen använder energi från glukos, både vid intensivt och uthållighetskrävande arbete. Glukos lagras i musklerna i form av glykogen. Att snabbt återställa glykogendepåerna i skelettmuskulaturen efter arbete är viktigt för hästar vid tävlingar. Man vill ha hästen i toppkondition så att den kan prestera det yttersta vid varje moment - ibland upprepade gånger samma dag, eller flera dagar i rad (Lacombe *et al.*, 2004).

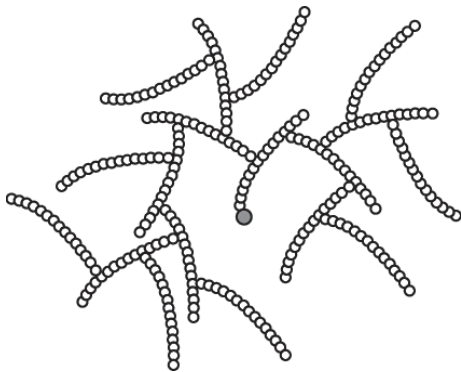
Forskning om födointagets betydelse för inlagringen av muskelglykogen har gjorts för både häst och människa med många olika infallsvinklar. Studier som undersökt inlagringen efter arbete har främst fokuserat på hur intag av olika kolhydratdieter påverkar förloppet (Adamo *et al.*, 1998; Burke *et al.*, 1993; Lacombe *et al.*, 2004). Forskning om betydelsen av fett och protein i dieten har oftare gjorts på muskelglykogenkoncentrationen under arbete och vid vila (Miller-Graber *et al.*, 1991; Orme *et al.*, 1997) Hos människa har man studerat effekten av tidpunkten för födointag efter arbete (Burke *et al.*, 1993), men någon motsvarande studie för häst verkar inte finnas.

Hästens muskelglykogeninlagring efter arbete har i flera studier visat sig vara långsammare än människans (Bröjer *et al.*, 2006; Lacombe *et al.*, 2004). Syftet med denna litteraturstudie är att jämföra födointagets påverkan på muskelglykogeninlagringen efter arbete hos häst och människa. Studien syftar till att ge en översiktlig sammanfattning av med vilken slags föda som inlagringen sker snabbast, om inlagringsmönstret skiljer mellan häst och människa och vilka faktorer som påverkar inlagringen av muskelglykogen efter arbete. Med kunskap inom dessa områden kan hästägare och idrottsmän planera sin träning och sina tävlingar på ett sätt som främjar glykogenåterställningen i musklerna.

Glykogen

Funktion

Glykogen är lagringsformen av glukos och finns huvudsakligen i levern och skelettmuskulaturen. Glykogenmolekylen är en stor grenad polymer (figur 1) av glukoskedjor med glukos sammanbundet av α -1,4-glykosidbindningar. Kedjorna länkas samman av α -1,6-glykosidbindningar. Ungefär tre fjärdedelar av kroppens glykogen finns i musklerna. Glykogen inbundet i skelettmuskulaturen används främst lokalt som energi till musklerna, medan det som finns i levern håller blodglukoskoncentrationen på en jämn nivå i kroppen (Berg *et al.*, 2002).

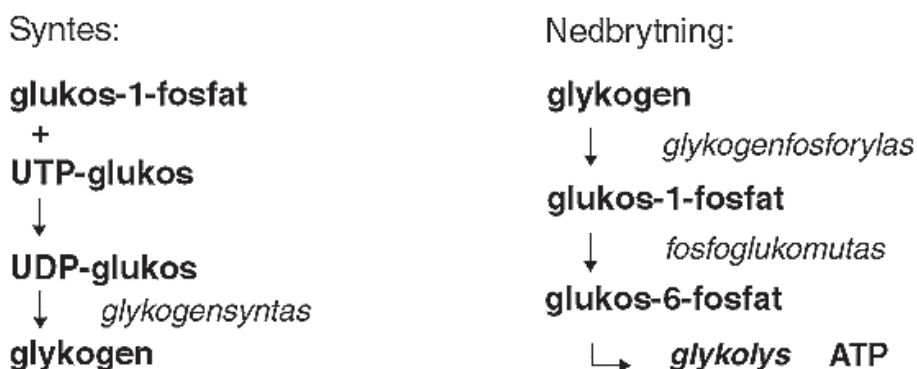


Figur 1. Grenade glukoskedjor bildar glykogenmolekyl med glykogenin som kärna.

Nedbrytning och syntetisering

Utsöndringen av adrenalin vid arbete startar en signalkaskad som påbörjar nedbrytningen av glykogen i muskeln (figur 2). Glykogen bryts ner till glukos i flera steg. Först klyver enzymet glykogenfosforylas bindningar för att frigöra glukos-1-fosfat och glykogenmolekylen omformas för att förberedas för vidare nedbrytning. Därefter ombildas glukos-1-fosfat till glukos-6-fosfat med hjälp av fosfoglukomutas. Glukos-6-fosfat är utgångssubstrat för glykolysen, som i slutsteget ger muskeln energi i form av ATP (Berg *et al.*, 2002).

Syntetiseringen av glykogen sker via en annan reaktionskedja (figur 2). Uridindifosfat-glukos (UDP-glukos), som bildas av glukos-1-fosfat och uridintrifosfat-glukos (UTP-glukos), adderas till glykogenmolekylen med hjälp av det katalyserande enzymet glykogensyntas (Berg *et al.*, 2002). Hästar har i försök visat sig ha långsammare muskelglykogensyntes än andra arter (Bröjer *et al.*, 2006; Lacombe *et al.*, 2004).



Figur 2. Syntes och nedbrytning av glykogen.

Lagring

Glykogen lagras i cellens cytosol (Berg *et al.*, 2002) i form av partiklar som kan separeras i två fraktioner beroende på löslighet i perkloratsyra. Den ena formen är proglykogen (PG) som är olöslig i syra och den andra är makroglykogen (MG) som är lös i syra (Adamo *et al.*, 1998; Asp *et al.*, 1999; Bröjer *et al.*, 2006). PG och MG är uppbyggda på samma sätt med proteinet glykogenin, både som kärna för molekylen och som enzym som startar uppbyggnaden av en ny glykogenmolekyl (figur 1), men med olika antal glykosylenheter påbyggda. Storleken på PG är mindre än 400 kDa och MG är upp till 10000 kDa. Allt eftersom fler glykosylenheter adderas så omvandlas PG till MG (Asp *et al.*, 1999).

Hästen har större relativ glykogenkoncentration i musklerna än vad människan har. Hos häst är innehållet i glutensmuskeln drygt 600 mmol/kg torrsvikt vid vila, jämfört med människa som har nästan 400 mmol/kg torrsvikt i *Vastus lateralis* (Snow *et al.*, 1986). Att lagra glukos som glykogen är energieffektivt. Effektiviteten vid lagringen är ca 97 %. Endast 3 % av energiinnehållet i glukos åtgår för lagring (Berg *et al.*, 2002).

Hos människa sker så kallad superkompensation, fördubbling av glykogenkoncentrationen i musklerna, efter hårt glykogenförbrukande arbete. Försök har visat att hastigheten på superkompensationen kan tränas upp med uthållighetsträning. Träning ökar även människomuskelnns förmåga att lagra glykogen efter arbete (Greiwe *et al.*, 1999; Hickner *et*

al., 1997). Vid superkompensation lagras det extra glykogenet in i form av MG (Asp *et al.*, 1999). Superkompensation har inte observerats hos häst (Lacombe *et al.*, 2004).

Glykogensyntas

För att bilda nytt glykogen krävs enzymet glykogensyntas (Berg *et al.*, 2002). Glykogen spelar en reglerande roll för glykogensyntasaktiviteten i skelettmuskulaturen. När glykogennivåerna är låga ökar aktiviteten av glykogensyntas för att fylla på depåerna. Hos häst ökar glykogensyntasaktiviteten efter arbete endast med det dubbla, jämfört med hos människa där den ökar fem till tio gånger jämfört med aktiviteten före arbete (Lacombe *et al.*, 2004). För att öka hastigheten på muskelglykogeninlagringen krävs dock därtill tillräckliga koncentrationer av glukos i blodet, varför glykogensyntasaktiviteten inte ensamt kan anses vara den begränsande faktorn för inlagring (Jose-Cunilleras *et al.*, 2005). Glykogensyntaskoncentrationen skiljer sig inte mellan tränade och otränade människor (Greiwe *et al.*, 1999).

Glukostransporthastighet

Insulinutsöndring i blodet stimulerar proteinet ”glucose transporter type 4” (GLUT-4) att transportera glukos in i cellen för lagring i form av glykogen (Jose-Cunilleras *et al.*, 2005). Tillgången på GLUT-4 kan vara en begränsande faktor för hastigheten på muskelglykogeninlagring (Fisher *et al.*, 2002).

I en studie gjord på häst av Jose-Cunilleras *et al.* (2005) sågs inget ökat genuttryck av GLUT-4 i skelettmuskulaturen vid utfodring av ett stärkelserikt foder än vad ett fiberrikt foder respektive utebliven utfodring gav. Insulinutsöndringen ökade, men glykogeninlagringen samt GLUT-4 mRNA-koncentrationen förblev oförändrade. Däremot hade alla försökshästarna ökat genuttryck av GLUT-4 i skelettmuskulaturen vid 4 timmar efter hårt glykogennedbrytande arbete, vilket skulle kunna betyda en ökning av koncentrationen av GLUT-4 i musklerna. Efter 24 timmar låg det på samma nivå som före arbetet. Ett försök gjort av Kraniou *et al.* (2000) visade en likartad ökning hos människa. Ökningen av GLUT-4 startade omedelbart efter arbete och var fortsatt betydligt högre tre timmar efter, jämfört med uttrycket före arbete.

Muskelfibrer

Muskelfibrer kan delas in i två huvudtyper; långsamma (typ I) och snabba (typ II), beroende på kontraktionshastigheten hos en sammandragning. Man skiljer dessutom på snabba oxidativa fibrer (typ IIa), som i huvudsak bildar ATP genom oxidativ fosforylering, och snabba glykolytiska fibrer (typ IIb), som bildar ATP anaerobt genom glykolys (tabell 1). Fibrer av typ IIb är större i diameter än de övriga och innehåller mer glykogen. Vid lättare arbete används främst typ I-fibrer, medan medelhårt arbete använder typ IIa och hårt arbete typ IIb. Denna anpassning gör systemet energieffektivt så att det åtgår så lite ATP som möjligt (Sjaastad *et al.*, 2003).

Det finns även en sorts muskelfiber som kallas typ IIx där myosinet skiljer sig ifrån det i typ IIa och typ IIb, men som har egenskaper som ligger någonstans mittemellan de båda. Människor har en större andel muskelfibrer av typ IIx än av typ IIb (Sjaastad *et al.*, 2003).

Tabell 1. Muskelfibrernas egenskaper

Fibertyp	I	Ila	IIb
Kontraktionshastighet	långsam	snabb	snabb
ATP-bildning med	oxidativ fosforylering (aerobt)	oxidativ fosforylering (aerobt)	glykolys (anaerobt)
Glykogeninnehåll	lågt	medel	högt
Myoglobininnehåll	högt	medel	lågt

Andelen av de olika muskelfibrerna varierar mellan olika arter, men även inom arter och i olika typer muskler. Vissa snabbare hästraser har över 90 % typ II-fibrer i de framdrivande musklerna, medan långsammare raser kan ha ungefär 70 % (Sjaastad *et al.*, 2003). Människor har en lägre andel muskelfibrer av typ II än hästar, men den individuella variationen är stor. Kern *et al.* (1999) uppmätte andelen muskelfibrer av typ II hos människa till 40-50 % av det totala antalet.

Träning ökar inte antalet muskelfibrer, men påverkar deras egenskaper. Uthållighetsträning påverkar främst de oxidativa fibrerna. Det ger ingen ökning av muskelmassan, men musklerna får fler mitokondrier och ett tätare nätverk av kapillärer omkring sig, vilket ökar kapaciteten för oxidativ fosforylering. För att påverka de glykolytiska muskelfibrerna krävs en högre intensitet i träningen. Med styrketräning ökar de glykolytiska muskelfibrernas diameter och kontraktionskraft (Sjaastad *et al.*, 2003).

Arbetets påverkan

Beroende på typ av arbete och hur lång tid det utförs så förbrukas olika stora mängder MG och PG från olika typer av fibrer. Vid uthållighetsträning hos människa åtgår mer MG än PG och det används främst glykogen från muskelfibrer av typ I (Asp *et al.*, 1999). Muskelglykogeninlagringen av MG och PG sker dessutom i olika takt. I ett försök av Bröjer *et al.* (2006) mättes glykogeninlagringen hos hästar efter intervallträning i backe. Resultatet visade att det även hos hästar åtgår mer MG än PG, samt att återbildningen av PG går långsammare än den av MG. Detta skiljer sig hos människa där återbildningen av MG tar längre tid än den av PG. En mätning av PG- och MG-koncentrationer på sex marathondlöpare efter ett lopp visade att MG-återställningen tog sju dagar, medan PG-koncentrationen var helt återställd på andra dagen (Asp *et al.*, 1999). Hos häst har man kunnat se en fortsatt nedbrytning av glykogen från muskler under de första timmarna efter arbete (Bröjer *et al.*, 2006).

Effekter av träning

Regelbunden träning hos människa ger ökad koncentration av GLUT-4 i musklerna. Koncentrationen av GLUT-4 hos de tränade försökspersonerna var trefalt högre än hos de otränade i studien av Greiwe *et al.* (2005). De tränade hade dessutom dubbelt så hög glykogenkoncentration i skelettmuskulaturen som de otränade. Glykogenkoncentrationen i skelettmuskulaturen ökar av träning även hos häst (Guy & Snow, 1977).

Födointagets betydelse

Kolhydrater

Förutsatt att en tillräcklig andel kolhydrater ingår i dieten så tar återställningen av glykogendepåerna efter hårt glykogennedbrytande arbete ungefär 24 timmar hos människa (Adamo *et al.*, 1998; Sjaastad *et al.*, 2003). För en häst tar samma process under likartade förhållanden minst 72 timmar (Bröjer *et al.*, 2006; Lacombe *et al.*, 2004; Snow *et al.*, 1986). I en studie av Lacombe *et al.* (2004) uppmättes hästars glykogenkoncentration 24 timmar efter arbete till nivåer mellan 52 % och 64 % av koncentrationen före arbete. Hästarna i studien av Bröjer *et al.* (2006) hade efter 24 timmar återuppbyggt muskelglykogenkoncentrationen till 79 % av den ursprungliga koncentrationen. För människor som efter hårt glykogennedbrytande arbete intar en diet med lågt kolhydratinnehåll kan återställningen ta upp till en vecka (Sjaastad *et al.*, 2003).

Andelen MG hos människa i en muskel med normal glykogenkoncentration (300-350 mmol/kg torrsvikt) är 20-25 % av den totala koncentrationen (Adamo & Graham 1998). Adamo *et al.* (1998) studerade återinlagringen av MG och PG efter arbete hos människa och fann att ett intag av en diet med hög andel kolhydrater gav en kraftig ökning av andelen MG jämfört med MG-koncentrationen vid en diet med låg andel kolhydrater. Vid 48 timmar efter arbete var andelen MG hos personerna som ätit en hög andel kolhydrater 40 % av den totala koncentrationen glykogen, jämfört med personerna på dieten med låg andel kolhydrater där MG-andelen var 21 % av det totala.

Glykemiskt index

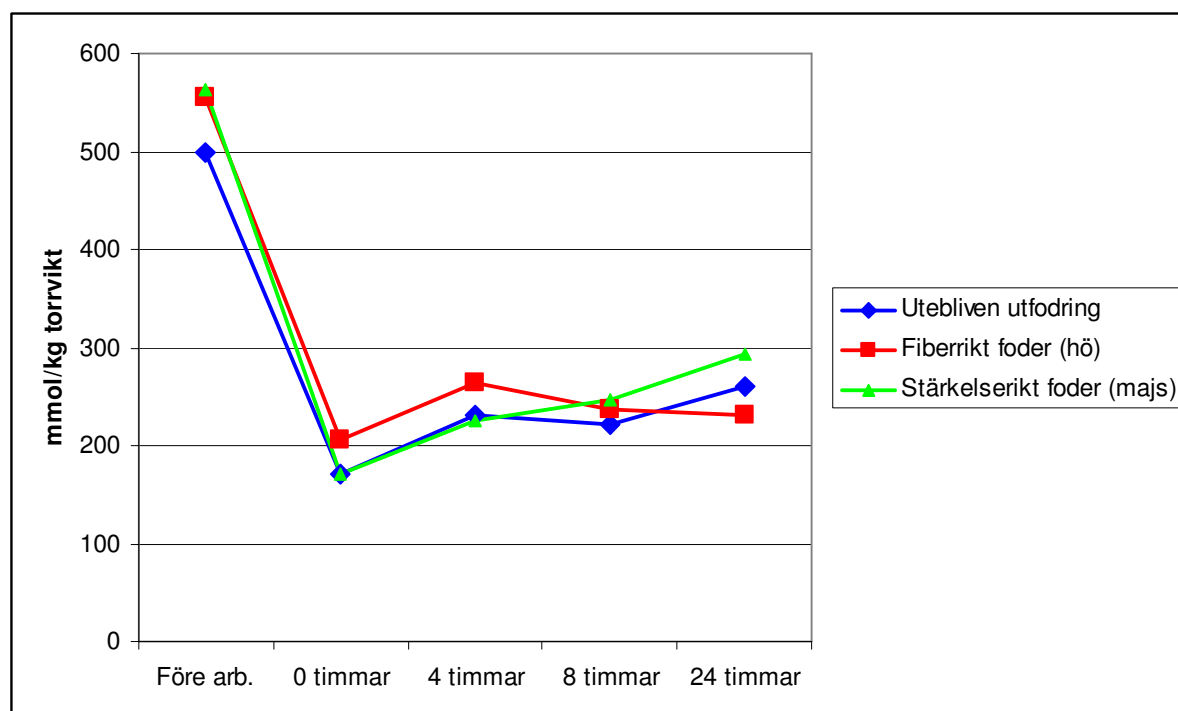
Intag av en kolhydratdiet med högt glykemiskt index (GI) påskyndar inlagringen av muskelglykogen hos både häst (Lacombe *et al.*, 2004) och människa (Burke *et al.*, 1993). GI är ett mått på ett födoämnes effekt på blodglukosnivån jämfört med intag av en motsvarande mängd glukos (Lacombe *et al.*, 2004). På humansidan jämför man oftast med vitt bröd istället för glukos. Ett födoämnes GI påverkas av innehållet på och form av stärkelse och sackarider, i vilken form födan äts samt hur den har tillagats och behandlats (Burke *et al.*, 1993). En diet med högt GI ökar tillgängligheten på glukos i blodet, vilket kan tas upp och ombildas till glykogen i skelettmuskulaturen (Lacombe *et al.*, 2004). Foderstater med olika GI ger ingen skillnad på glykogeninnehåll i muskler om det utfodras före arbete hos häst (Snow *et al.*, 1986).

En studie av GI hos olika spannmål utfodrade till häst genomfördes av Jose-Cunilleras *et al.* (2004). Man fann att intag av krossad majs, kokad havregröt och krossat korn med samma stärkelse- och sockerhalter hade likartade effekter på blodglukosnivån. Lacombe *et al.* (2004) utformade behandlingsdieten med högt GI med en stor andel majs, havre och korn, samt dieten med lågt GI med nästan bara hö. Dieten med högt GI gav en högre muskelglykogenkoncentration vid både 48 och 72 timmar efter arbete (tabell 2). Dieterna i humanstudien av Burke *et al.* (1993) innehöll bland annat cornflakes och potatismos för högt GI samt surdegsbröd, bönor och linser för lågt GI. Det uppmättes efter 24 timmar en signifikant högre inlagring av muskelglykogen från dieten med högt GI (106,1±11,7 mmol/kg wet wt) jämfört med dieten med lågt GI (71,5±6,5 mmol/kg wet wt).

Stärkelse

Jose-Cunilleras *et al.* (2006) utförde en studie på hästar där stärkelsehaltens betydelse för muskelglykogeninlagringen efter arbete undersöktes. Försökshästarna fick arbeta för att sänka

muskelglykogeninnehållet med minst 55 % av utgångskoncentrationen och därefter utfodras med två energimässigt likvärdiga dieter innehållandes stärkelse- respektive fiberrikt foder (majs respektive hö), eller ingen utfodring alls under åtta timmar. Muskelglykogeninlagringen skilde sig inte signifikant för någon de tre behandlingarna (figur 3).



Figur 3. Muskelglykogeninlagring före och efter arbete hos hästar utfodrade med fiberrikt eller stärkelserikt foder, samt vid utebliven utfodring under 8 timmar (Jose-Cunilleras *et al.*, 2006).

Glukospolymer

Davie *et al.* (2006) sondmatade hästar med glukospolymer antingen 3 g/kg 30 minuter efter arbete eller 1,5 g/kg efter 30 minuter samt efter 3 timmar och 30 minuter. Båda behandlingarna höjde blodglukoskoncentrationen. Glykogeninlagringen i skelettmuskulaturen med denna behandling skilde sig dock inte från inlagringen efter kontrollbehandlingen, där hästarna blivit sondmatade med vatten.

Tabell 2. Effekt av foderstat på glykogeninlagring 24 timmar efter arbete

Forskare	Foderstater	Sign. skillnad	Snabbast
Lacombe <i>et al.</i> 2004	Lågt GI, medel GI, högt GI	Ja	Högt GI
Jose-Cunilleras <i>et al.</i> 2006	Stärkelserik, fiberrik, utebliven utfodring under 8 timmar	Nej	-
Adamo <i>et al.</i> 1998	Lågt eller högt CHO-innehåll	Ja	Högt CHO-innehåll
Snow <i>et al.</i> 1986	Lågt GI, medel GI, högt GI	Nej	-
Burke <i>et al.</i> 1993	Lågt GI, högt GI	Ja	Högt GI
Davie <i>et al.</i> 2006	Glukospolymer, vatten	Nej	-

Tidpunkt för födointag

Födointag direkt efter arbete ger hos människa signifikant högre glukos- och insulinkoncentrationer i blodet än intag 24 timmar senare, oberoende av födas GI (Burke *et al.*, 1993). En hög blodglukoskoncentration ger förutsättningar för snabb glykogeninlagring i musklerna (Lacombe *et al.*, 2004). Betydelsen av tidpunkten för utfodring efter arbete hos häst verkar ännu inte ha undersökts.

Diskussion

Hästens muskelglykogeninlagring efter arbete sker långsammare än människans. Återställningen av glykogenkoncentrationen efter arbete tar minst 72 timmar hos häst (Bröjer *et al.*, 2006; Lacombe *et al.*, 2004; Snow *et al.*, 1986) medan det hos människa tar ungefär 24 timmar, förutsatt att en tillräcklig mängd kolhydrater finns i födan (Adamo *et al.*, 1998; Sjaastad *et al.*, 2003). Ingen vet ännu säkert varför återställningstiden skiljer sig så mycket mellan de båda, men det finns ett flertal spekulationer. Bröjer *et al.* (2006) har sett att uppbyggnad av muskelglykogenkoncentrationen är högt prioriterat tidigt i återställningsfasen efter arbete hos människa, medan det är lågt prioriterat i samma fas hos hästen. Detta antas delvis bero på hästmuskelns oförmåga att växla från att använda kolhydrater till fett som energi till musklerna de första timmarna efter arbete. Delvis tros det även bero på att hästen har en lägre koncentration av transportproteinet GLUT-4 och lägre aktivitet av glykogensyntas efter arbete än vad människa har. Hos människa kan de högre koncentrationerna av GLUT-4 transportera in mer glukos i cellen, och den högre aktiviteten av glykogensyntas göra att mer glykogen bildas. Lacombe *et al.* (2004) drar samma slutsatser av sin studie.

Hästen har en högre andel muskelfibrer av typ IIb (Sjaastad *et al.*, 2003) samt en större muskelmassa och därtill relativt högre koncentration av glykogen i skelettmuskulaturen än vad människan har. Eftersom att en större mängd glykogen förbrukas hos hästen än hos människan skulle det kunna vara en annan möjlig orsak till den längre tid som krävs för återställning.

Studier av födointagets betydelse för muskelglykogeninlagringen har gjorts med så olika förutsättningar att det är svårt att jämföra dem. Olika parametrar har mätts vid olika tillfällen och därmed givit olika resultat. Studier av olika dieters påverkan på muskelglykogeninlagringen efter arbete har i huvudsak fokuserat på olika indelningar av kolhydrater. Vissa forskare har gjort försök på stärkelsehaltens betydelse (Jose-Cunilleras *et al.*, 2006) medan andra studerat effekten av intaget av en glukospolymer (Davie *et al.*, 2006) eller hur andelen kolhydrater påverkar muskelglykogeninlagringen (Adamo *et al.*, 1998). Gemensamt för många studier av kolhydratdietens betydelse för muskelglykogeninlagringen efter arbete är att de påvisat ett samband mellan intag av föda med högt GI och en snabb återställning av glykogenkoncentrationen (Burke *et al.*, 1993; Lacombe *et al.*, 2004). Men det finns även de som inte sett någon effekt (Snow *et al.*, 1986). Ett högt GI ger högre blodglukoskoncentration jämfört med ett lågt GI, vilket gör tillgängligheten på glukos större så att mer glykogen kan byggas upp i muskelcellerna (Lacombe *et al.*, 2004).

Det finns motsägande studier som vid uppmätta ökning av blodglukoskoncentrationen inte observerat ökade koncentrationer av glykogen i skelettmuskulaturen (Davie *et al.*, 2006). Davie *et al.* (2006) föreslår att det antingen kan bero på en otillräcklig ökning av

blodglukoskoncentrationen eller att koncentrationen inte är av betydelse vid muskelglykogeninlagring. Jose-Cunilleras *et al.* (2006) såg också en ökning av glukoskoncentrationen i blodet på sina försökshästar vid utfodring efter glykogennedbrytande arbete, men utan någon signifikant ökning av muskelglykogeninlagringen jämfört med utfodrade hästar. Man har ingen förklaring till detta utan anser att det behövs ytterligare forskning inom området.

Arbetets karaktär har betydelse för vilken typ av glykogen som till största delen åtgår vid arbete (Asp *et al.*, 1999; Bröjer *et al.*, 2006). De två olika typerna av glykogen, PG och MG, återbildas i olika takt hos häst och människa. Hos häst sker återställningen av MG-koncentrationen snabbast, medan det hos människa är PG-koncentrationen som återställs först (Bröjer *et al.*, 2006). Hos människa kan MG-koncentrationen dessutom fortsätta öka till de dubbla jämfört med koncentrationen före arbete, så kallad superkompensation (Asp *et al.*, 1999). Bröjer *et al.* (2006) tror att det endast nybildas små mängder glykogen hos häst, och att det där istället byggs upp större andel glykosylenheter till befintliga glykogenmolekyler jämfört med hos människa.

Återhämtningen för de olika glykogentyperna i de olika muskelfibrerna verkar styras av samma faktorer, varav födointagets betydelse vid olika typer av arbete inte skiljer sig. Regelbunden träning kan träna upp förmågan att lagra in glykogen snabbt hos människa (Greiwe *et al.*, 1999; Hickner *et al.*, 1997).

Glykogensyntasaktiviteten efter arbete ökar mer hos människa än hos häst, men verkar inte vara en begränsande faktor som gör hästens muskelglykogeninlagring långsammare än människans. Genuttrycket av GLUT-4 hos häst påverkas däremot av glykogennedbrytningen vid hårt arbete (Jose-Cunilleras *et al.*, 2005).

Slutsats

Födointaget har betydelse för hastigheten på muskelglykogeninlagringen. En föda bestående av kolhydrater med högt glykemiskt index ökar hastigheten på inlagringen hos både häst och människa, även om effekterna inte alltid är stora hos häst. För att snabbt återställa muskelglykogenkoncentrationen efter hårt fysiskt arbete gäller för människa att inta födan snarast efter arbete för att tillgängliggöra glukos åt muskelcellerna. Ytterligare studier behövs för att veta hur tidpunkten för utfodring påverkar hästens muskelglykogeninlagring.

Skillnaden i hästens och människans olika hastighet på muskelglykogeninlagringen ligger möjligtvis i det olika utnyttjandet och inlagringen av MG och PG. Andra möjliga anledningar kan vara hästens lägre koncentration av GLUT-4 och glykogensyntas, samt att hästens skelettmuskulatur innehåller en relativt högre koncentration av glykogen än människans. Det behövs dock mer forskning inom området för att kunna säga helt säkert vad som är orsaken.

Referenser

- Adamo, K.B. & Graham, T.E. 1998. Comparison of traditional measurements with macroglycogen and proglycogen analysis of muscle glycogen. *Journal of Applied Physiology* 84, 908-913.
- Adamo, K.B., Tarnopolsky, M.A. & Graham, T.E. 1998. Dietary carbohydrate and postexercise synthesis of proglycogen and macroglycogen in human skeletal muscle. *American Journal of Physiology* 275, E229-E234.

- Asp, S., Daugaard, J.R., Rhode, T., Adamo, K. & Graham, T. 1999. Muscle glycogen accumulation after a marathon: roles of fiber type and pro- and macroglycogen. *Journal of Applied Physiology* 86, 474-478.
- Berg, J.M., Tymoczko, J.L. & Stryer L. 2002. *Biochemistry*, 5th ed. New York: W.H. Freeman and Company.
- Bröjer, J., Holm, S., Jonasson, R., Hedenström, U., & Essén-Gustavsson, B. 2006. Synthesis of proglycogen and macroglycogen in skeletal muscle of Standardbred trotters after intermittent exercise. Equine exercise physiology. *Equine Veterinary Journal. Supplement. 36*, 335-339.
- Burke, L.M., Collier, G.R. & Hargreaves M. 1993. Muscle glycogen storage after prolonged exercise: effect of the glycemic index of carbohydrate feedings. *Journal of Applied Physiology* 75, 1019-1023.
- Davie, A.J., Evans, D.L., Hodgson, D.R. & Rose, R.J. 2006. The Effects of an Oral Glucose Polymer on Muscle Glycogen Resynthesis in Standardbred Horses. *The Journal of Nutrition* 124, 2740S-2741S.
- Fisher, S.J., Nolte, L.A., Kawanaka, K., Han, D-H., Jones, T.E. & Holloszy, J.O. 2002. Glucose transport rate and glycogen synthase activity both limit skeletal muscle glycogen accumulation. *American Journal of Physiology - Endocrinology and metabolism* 282, E1214-E1221.
- Geor, R.J., Hinchcliff, K.W., McCutcheon, L.J. & Sams, R.A. 2000. Epinephrine inhibits exogenous glucose utilization in exercising horses. *Journal of Applied Physiology* 88, 1777-1790.
- Greiwe, J.S., Hickner, R.C., Hansen, P.A., Racette, S.B., Chen, M.M. & Holloszy, J.O. 1999. Effects of endurance training on muscle glycogen accumulation in humans. *Journal of Applied Physiology* 87, 222-226.
- Guy, P.S. & Snow, D.H. 1977. The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. *Journal of Physiology* 269, 33-51.
- Hickner, R.C., Fisher, J.S., Hansen, P.A., Racette, S.B., Mier, C.M., Turner, M.J. & Holloszy, J.O. 1997. Muscle glycogen accumulation after endurance exercise in trained and untrained individuals. *Journal of Applied Physiology* 83, 897-903.
- Jose-Cunilleras, E., Hayes, K.A., Toribio, R.E., Mathes, L.E. & Hinchcliff, K.W. 2005. Expression of equine glucose transporter type 4 in skeletal muscle after glycogen-depleting exercise. *American Journal of Veterinary Research* 66, 379-385.
- Jose-Cunilleras, E., Hinchcliff, K.W., Lacombe, V.A., Sams, R.A., Kohn, C.W., Taylor, L.E. & Devor, S.T. 2006. Ingestion of starch-rich meals after exercise increases glucose kinetics but fails to enhance muscle glycogen replenishment in horses. *The Veterinary Journal* 171, 468-477.
- Jose-Cunilleras, E., Taylor, L.E. & Hinchcliff, K.W. 2004. Glycemic index of cracked corn, oat groats and rolled barley in horses. *Journal of Animal Science* 82, 2623-2629.
- Kraniou, Y., Cameron-Smith, D., Misso, M., Collier, G. & Hargreaves, M. 2000. Effects of exercise on GLUT-4 and glycogenin gene expression in human skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology* 88, 794-796.
- Lacombe, V.A., Hinchcliff, R.J. & Baskin, C.R. 2001. Muscle glycogen depletion and subsequent replenishment affect anaerobic capacity of horses. *Journal of Applied Physiology* 91, 1782-1790.
- Lacombe, V.A., Hinchcliff, K.W., Kohn, C.W., Devor, S.T. & Taylor, L.E. 2004. Effects of feeding meals with various soluble-carbohydrate content on muscle glycogen synthesis after exercise in horses. *Journal of Veterinary Research* 65, 916-923.
- Miller-Graber, P.A., Lawrence, L.M., Foreman, J.H., Bump, K.D., Fisher, M.G. & Kurcz, E.V. 1991. Dietary protein level and energy metabolism during treadmill exercise in horses. *The Journal of Nutrition* 121, 1462-1469.

Orme, C.E., Harris, R.C., Marlin, D.J. & Hurley, J. 1997. Metabolic adaption to a fat-supplemented diet by the thoroughbred horse. *British Journal of Nutrition* 78, 443-458.

Sjaastad Ø.V., Hove, K. & Sand, O. 2003. *Physiology of Domestic Animals*, 1st ed. Oslo: Scandinavian Veterinary Press.

Snow, D.H., Harris, R.C., Harman, J.C. & Marlin, D.J. 1986. Glycogen Repletion Following Different Diets. *Equine exercise physiology 2. Proceedings of the Second International Conference on Equine Exercise Physiology* (ed. Gillespie, J.R. & Robinson, N.E.) 1987... 701-710.