

Leena Väihkönen ja Reeta Pösö

Urheiluhevosen maitohappo- aineenvaihdunta

OSA I Maitohapon muodostuminen ja sen kuljetus solukalvojen läpi

Lactate metabolism in equine athletes

PART 1 Formation of Lactic Acid and its Transport across Cell Membranes

Tässä kaksiosaisessa kirjoitussarjassa käsitellään hevosen maitohappo-aineenvaihduntaa uusimpien tutkimusten pohjalta ja maitohappopitoisuuden mittaamista hevosen suorituskyvyn indikaattorina. Samoista asioista on äskettäin julkaistu laaja katsausartikkeli (Pösö 2002).

YHTEENVETO

Anaerobisen aineenvaihdunnan lopputuotetta, maitohappoa, on totuttu pitämään metabolisena "jätteenä", joka aiheuttaa lihasten väsymistä ja kangistumista. Uudet tutkimukset ovat kuitenkin muuttaneet tätä käsitystä. Nykyään maitohappoa pidetään energia-aineenvaihdunnan välituotteena, jota pystytään hyödyntämään useissa kudoksissa energianlähteenä. Liikuntarasituksen aikana esimerkiksi sydän saa jopa puolet energiastaan maitohaposta, ja myös aivoille maitohappo on merkittävä energianlähde. Tärkeässä osassa maitohapon aineenvaihdunnassa ovat lihasten ja muiden kudosten maitohappokuljettajat, jotka mahdollistavat maitohapon nopean siirtymisen solukalvojen läpi.

This review (parts 1 and 2) discusses the latest results on lactate metabolism in horses and the practical questions in the measurement of lactic acid as an indicator of equine performance. The same subjects are also discussed in a recent review (Pösö 2002).

SUMMARY

Lactic acid, the end product of anaerobic metabolism, has been regarded as metabolic "waste product", which causes muscle fatigue. Recent research has, however, changed this view, and lactic acid is now seen as an intermediate metabolite which can be utilised as an energy source in several tissues. For example, heart, during exercise, may produce up to half of its energy from oxidation of lactic acid, and also for brain tissue lactic acid is a substantial energy source. Lactate transporters on cell membranes in muscles and other tissues play an important role in the metabolism of lactic acid. These membrane proteins facilitate the rapid transport of lactate across cell membranes.

LIHASTEN ENERGIAN- TUOTTO JA MAITOHAPON MUODOSTUMINEN

Liikuntarasituksessa lihassupistusten energianlähteenä toimii ATP-molekyyli (adenosiinitrifosfaatti), jota on lihaksissa saatavilla ainoastaan rajoitettu määrä. Urheilusuorituksen aikana ATP:tä täytyy tuottaa lisää rasituksen intensiteetin mukaan joko aerobisesti tai anaerobisesti. Aerobisessa aineenvaihdunnassa ATP:tä tuotetaan hitaasti, mutta tehokkaasti oksidatiivisen fosforylaation kautta. Substraatteina toimivat veren glukoosi ja rasvat sekä lihasten glykogeeni ja triglyseridit, jotka hajotetaan hiilidioksidiksi ja vedeksi. Yhdestä glukoosimolekyylistä saadaan 36–39 molekyyliä ATP:tä. Hapen saanti ja lihassolujen kyky käyttää happea ovat välttämättömiä aerobiselle energiantuotolle. Parhaat toimintaedellytykset aerobiseen aineenvaihduntaan on hitaasti supistuvilla I- ja nopeasti supistuvilla IIA-tyypin lihassoluilla. Hyvälle aerobiselle kapasiteetille tunnusomaista on tehokas sydämen ja keuhkojen toiminta, riittävä veren hemoglobiinikonsentraatio, lihasten hyvä verenkierto ja kapillarisaatio, lihasten korkea myoglobiinikonsentraatio, aerobisten lihassyiden suuri määrä sekä oksidatiivisten entsyymien

korkea aktiivisuus. Hevosella on lisäksi sellaisia erikoisominaisuuksia, joiden ansiosta sen aerobinen kapasiteetti on suurempi kuin monilla muilla atleettisilla eläinlajeilla. Näitä ovat ennen kaikkea sydämen suuri minuuttivolyymi ja hevosen ainutlaatuinen kyky varastoida punasoluja pernaan, josta ne raskuuden yhteydessä vapautetaan verenkiertoon lisäämään hapen kuljetusta kudoksiin.

Koska maksimaalisessa raskuudessa aerobinen aineenvaihdunta ei ehdi tuottaa riittävästi ATP:tä lihasten energiantarpeisiin, tarvitaan nopeampi tapa tuottaa energiaa. Tämä lisäenergia muodostuu anaerobisessa glykolyysissä substraattitasen fosforylaation kautta. Anaerobinen glykolyysi vastaa suurimmasta osasta hapetonta energiantuottoa, ja siinä verensokerista tai lihasten glykokeenista tuotetaan suurella nopeudella energiaa, tosin vain kaksi tai kolme molekyyliä ATP:tä yhdestä molekyylisestä glukoosista. Tämän reaktiosarjan lopputuote on lihasten väsymistä aiheuttava maitohappo. Kaikki lihassytyypit, I, IIA ja IIB, sisältävät tälle energiantuottotavalle välttämätöntä laktaattidehydrogenaasia ja ovat näin ollen kykeneviä anaerobiseen aineenvaihduntaan. Laktaattidehydrogenaasiaktiivisuus on suurinta niissä lihassoluissa, joissa on vähän mitokondrioita ja joiden kapillarisaatio on vähäinen (Karlström ym. 1994). Tällaisia ovat nopeasti supistuvat IIB-tyypin solut, jotka vastaavat maksimaalisessa raskuudessa suuresta osasta lihastyötä. Paitsi aerobinen myös anaerobinen kapasiteetti on hevosella hyvä, koska lihasten energianlähteenä käytettävän glykokeenin pitoisuus on korkea. Lisäksi hevosen lihasten kyky vastustaa maitohapon aiheuttamaa pH:n muutosta on tehokas.

Urheiluvoimistelun aikana energian tuottotapa riippuu raskuuden tehosta, saatavilla olevasta polttoaineesta sekä yksilön lihassykoos-

tumuksesta. Kevyessä raskuudessa tarvittavaan ATP:n tuottoon riittää aerobinen kapasiteetti, mutta raskuuden tehon lisääntyessä anaerobinen aineenvaihdunta muuttuu tärkeämmäksi. On laskettu, että Quarter-hevosilla 400 m:n kilpailuissa noin 60 prosenttia energiasta tuotetaan anaerobisesti, kun taas pidemmällä matkoilla, 1600–2100 m:n kiitolaukka- ja ravikilpailuissa, sekä kenttäkilpailun maasto-osuudella anaerobisen aineenvaihdunnan osuus vaihtelee 10 prosentista 55 prosenttiin (Eaton 1994).

MAITOHAPON AIEHUTTAMA LIASTEN VÄSYMINE

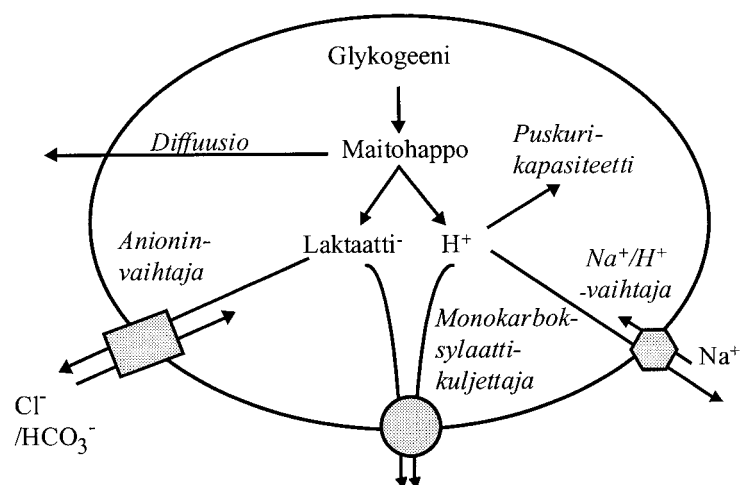
Anaerobisen aineenvaihdunnan lopputuote, maitohappo, on tärkein lihasten väsymistä aiheuttava tekijä. Se on suhteellisen vahva happo (pH-arvo 3,86), joka fysiologisessa pH:ssa on dissosioitunut laktaatti-anioniksi ja vetyioniksi. Juuri lisääntynyt H^+ -konsentraatio ja sen aikaansaama lihasten pH:n lasku aiheuttavat kemiallisia ja toiminnallisia muutoksia lihassoluissa saaden aikaan lihasten väsymisen ja kangistumisen. Kohonnut vetyionikonsentraatio vaikuttaa sarkoplasmisessa retikkelissä ole-

vien Ca^{2+} -pumppujen toimintaan hidastaen lihasten relaksoitumisvaihetta. Protonit vähentävät myös ATP:n sitoutumista myosiinikomplekseihin, jolloin lihasten supistumisfrekvenssi hidastuu. Lisäksi protonit inhiboivat glykolyysiin tarvittavien entsyymien toimintaa ja hidastavat siten lihasten energiantuottoa. Myös laktaatti-anioni inhiboi lihassarkomeerien toimintaa (Hyypä ja Pösö 1998).

LIASTEN PH:N SÄÄTELY

Maksimitehoista urheilusuuritusta rajoittaa maitohapon kertyminen lihaksiin ja lihasten väsyminen. Elimistön omat lihasten happamoitumista hidastavat puolustusmekanismit, kuten puskurikapasiteetti sekä maitohapon kuljettaminen pois lihaksista ovat lihasten toiminnan jatkamisen kannalta tärkeitä.

Puskurikapasiteetilla tarkoitetaan systeemiä, joka vastustaa elimistön pH:n muutoksia. Puskuriksi tarvitaan heikko happo, joka luovuttaa protonin ja emäsosa, joka vastaanottaa protonin. Tässä tapauksessa maitohapon H^+ -ioni estää pH:n laskun. Elimistön tärkein puskuri on bikarbonaatti, jonka toimintaa tehostavat sekä

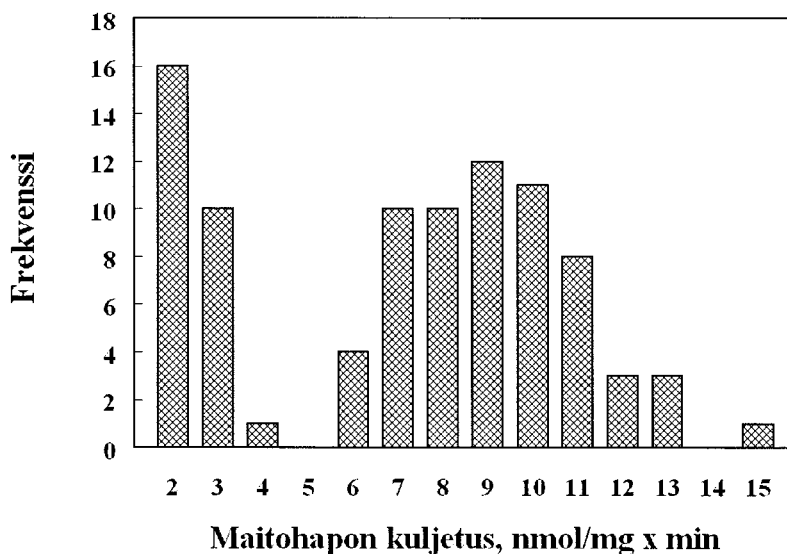


KUVA 1 FIGURE

pH:n säätely lihassoluissa.
Regulation of pH in muscle cells.

verenkierto että hengityselimistö. Muita tärkeitä puskureita ovat lihasten proteiinit, fosfaatti ja karnosiini (Hyypä ja Pösö 1998). Hevosella karnosiinin merkitys on suurempi kuin muilla eläimillä, koska lihasten karnosiinipitoisuus varsinkin II-B-typin soluissa on poikkeuksellisen korkea, jopa 10-kertainen ihmisen pitoisuuksiin verrattuna (Harris ym. 1990).

Toinen tärkeä pH:n laskua estävä puolustuskonkani on maitohapon kuljettaminen pois lihaksista joko verenkiertoon tai interstitiaalitalaan (kuva 1). Ainoastaan dissosioitumaton maitohappomolekyyli voi kulkeutua kudismembraanien läpi niin sanotun vapaan diffuusion avulla. Vaikka diffuusion osuus kasvaa maitohappokonsentraation noustessa, jää se maitohapon kokonaiskuljetuksessa kuitenkin pieneksi. Dissosioitumattoman maitohapon määrä esimerkiksi pH:n arvolla 7,4 on vain 0,03 prosenttia. Maitohapon dissosioitua muodostuvien laktaatti-anionin ja protonin kulkeutumiseen kudismembraanin läpi tarvitaan kuljettajaproteiini (Juel 1996). Tärkeimmät lihasten pH:n säätelyyn osallistuvat kuljettajaproteiinit ovat anionivaihtajaproteiini, Na⁺/H⁺-vaihtajaproteiini sekä monokarboksylaattikuljettaja (MCT). Anionivaihtajaproteiini on antiport-tyyppinen maitohappokuljettaja. Siirtäessään laktaatti-anionin lihassolusta ulos se siirtää vastaavasti soluun sisälle joko bikarbonaatti- tai kloridi-anionin. Na⁺/H⁺-vaihtajaproteiini siirtää protonin solusta ulos ja vastaavasti Na⁺-ionin soluun sisälle. Nämä kuljettajaproteiinit eivät ole kovin merkittäviä pH:n säätelyssä. Ehdottomasti suurin osa maitohaposta kulkeutuu MCT:n avulla. Se on uusimpien maitohappotutkimusten ehdoton kiinnostuksen kohde ja on avannut uusia näkymiä maitohapon käytäytymiseen elimistössä. MCT on

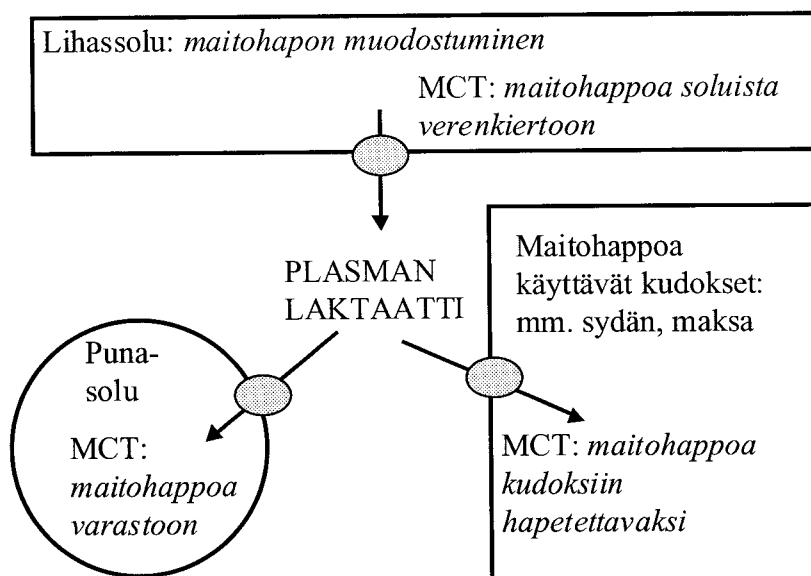


KUVA 2 FIGURE

Hevosien punasolujen maitohappokuljettaja-aktiivisuuden frekvenssi-jakauma. n = 89.

Kuva julkaistaan American Journal of Physiologyn luvalla (Väihkönen ja Pösö 1998).

Frequency distribution of lactate transport activity in equine red blood cells (with permission from the American Journal of Physiology, Väihkönen and Pösö 1998).



KUVA 3 FIGURE

Monokarboksylaattikuljettajien (MCT) merkitys plasman maitohappopitoisuuden säätelyssä.

The role of monocarboxylate transporters (MCT) in the regulation of plasma lactate concentration.

luonteeltaan symport-kuljettaja, joka kuljettaa sekä laktaatti- että vety-ionin samanaikaisesti ulos solusta, jolloin lihassolun happamuus vähenee (Juel 1996, Juel ja Halestrap 1999).

LIHASTEN MONOKARBOKSYLAATTIKULJETTAJAT

MCT:n eri muodot, isoformit, muodostavat proteiini-perheen. Se on erikoistunut paitsi maitohapon, myös muiden monokarboksyylihappojen, kuten pyruvaatin, haihtuvien rasvahappojen ja ketoaineiden, kuljettamiseen kudoksissa (Halestrap ja Price 1999, Juel ja Halestrap 1999, Bonen 2000). MCT-proteiineja on tyypitetty tällä hetkellä yhdeksän alalajia, joten eri kudoksilla on yksi tai useampia MCT-isoformeja omine erikoisominaisuuksineen. Tämän lisäksi MCT-aktiivisuus ja -kudosspesifisyys vaihtelee eläinlajeittain. Ihmisen, hiiren, rotan ja sian kudosspesifisyyden tutkimusten mukaan yleisin MCT-isoformista on MCT1, jota on useimmissa kudoksissa (Halestrap ja Price 1999, Bonen 2000, Sepponen ym. 2003). Se on lihasten, varsinkin oksidatiivisten lihassyiden ja sydämen tärkein maitohappokuljettaja.

Nopeiden, glykolyyttisten lihassyiden (IIB) pääasiallinen maitohappokuljettaja on MCT4. Koska MCT1/MCT4-kuljettajien suhteellinen osuus vaihtelee eri lihasten kesken, on arveltu, että ne kuljettavat maitohappoa eri suuntiin: MCT1 sisälle soluun ja MCT4 solusta ulos (Halestrap ja Price 1999). Tämän hypoteesin mukaan MCT1 kuljettaa II-typin lihassolujen tuottaman maitohappomolekyylin oksidatiiviseen I-typin lihassoluun, jossa maitohappo voi toimia energianlähteenä. Näin ollen lihassolut ovat sekä maitohapon tuottajia että maitohapon kuluttajia varsinkin submaksimaalisessa rasituksessa. Maksimaalisessa rasituksessa myös

MCT1 voi kuljettaa maitohapon ulos solusta, sillä kuljetussuunnan määrää solun sisä- ja ulkopuolisten maitohappokonsentraatioiden ero. Hevosien lihaksissa tilanne voi olla vieläkin monimutkaisempi, koska niistä on löydetty myös MCT2-kuljettaja (Koho ym. julkaisematon havainto).

Muutamit tutkimukset viittaavat siihen, että MCT-aktiivisuus vaikuttaa suorituskäyttöön. Ensinnäkin erittäin hyvillä urheilijoilla on todettu korkeita MCT-aktiivisuuksia (Juel 1996), ja toisaalta tiedetään ihmisiä, joilla on alhainen rasituksen sietokyky ja joilla ainoa tunnettu puute on hyvin alhainen MCT-aktiivisuus (Fishbein 1986). Hevosien lihasten MCT-aktiivisuuksia on mitattu niin vähän, että on vielä ennenaikaista pohtia, löytykö myös hevosista edellä kuvattua kaltaisia MCT-aktiivisuuden ja suorituskäytön välisiä yhteyksiä.

PUNASOLUJEN MAITOHAPPOKULJETTAJAT

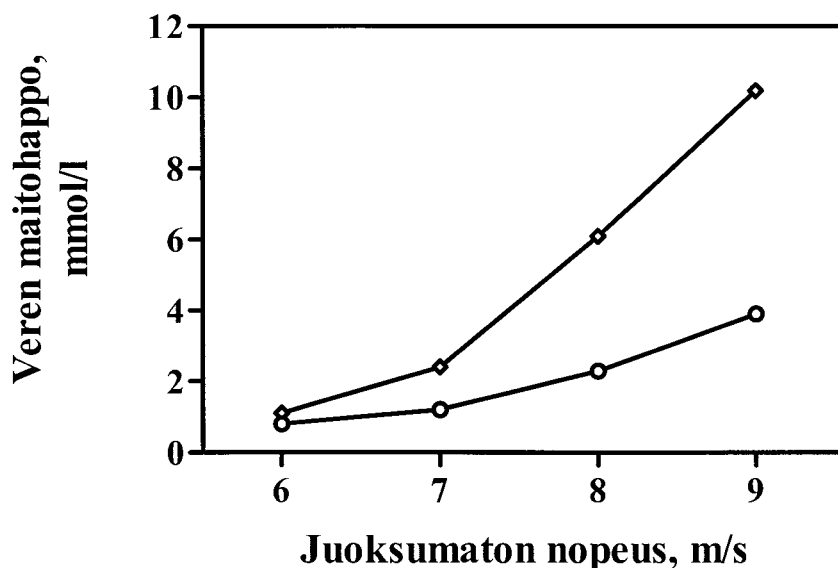
Maitohappo kuljetetaan lihaksista verenkiertoon ja sieltä edelleen muihin kudoksiin, kuten maksaan, sydämeen, aivoihin ja aerobisesti toimiviin lihassyihin, jotka käyttävät maitohappoa energianlähteenään. Osa maitohaposta kuljetetaan veren punasoluihin, jotka hevosella voivat toimia maitohappovarastona (Pösö ym. 1995). Dissosioitumaton maitohappo läpäisee punasolun membraanin vapaan diffuusion avulla, mutta laktaatti-anioni ja protoni tarvitsevat läpäisyn kuljettajaproteiinin. Tärkeimmät punasolujen maitohappokuljettajat ovat anionivaihtajaproteiini sekä MCT-proteiini. Useimmilla eläinlajeilla punasolujen ainoa MCT on MCT1, mutta hevosilta on punasoluista löydetty myös MCT2 (Koho ym. 2002).

Punasolujen MCT-aktiivisuudessa on suuria eroja eläinlajien välillä (Skelton ym. 1995, Väihkönen ym. 2001). Märehtijöiden maitohapon

kuljetusaktiivisuus on alhainen ja punasoluihin kuljetetun maitohapon määrä vähäinen verrattaessa atleettisiin eläinlajeihin, kuten ihmiseen ja koiraan (Skelton ym. 1995). Hevoset poikkeavat kaikista tutkituista eläinlajeista, koska niillä punasolujen maitohappokuljetus vaihtelee huomattavasti yksilöittäin. Noin 70 prosentilla hevosista on punasoluissaan korkea kuljetus- ja MCT-aktiivisuus, ja näillä hevosilla maitohappoa kuljetetaan punasoluihin samalla aktiivisuudella kuin ihmisellä ja koirilla. Noin 30 prosentilla hevosista MCT-kuljettaja on inaktiivinen, ja punasoluihin kuljetetun maitohapon määrä on samankaltainen kuin märehtijöillä (kuva 2) (Väihkönen ja Pösö 1998). Hevosien punasolujen maitohappokuljetus ei merkittävästi muutu iän ja valmennuksen myötä vaan se on perinnöllinen ominaisuus (Väihkönen ym. 2002).

Maitohapon kuljetuksella punasoluihin ja kudoksiin on tärkeä merkitys urheilusuorituksessa (kuva 3). Ihmisen lihasten glykolyysinopeudesta on laskettu, että 30 sekunnin korkeatehoinen harjoitus tuottaa maitohappoa niin paljon, että se nostaisi pitoisuuden plasmassa 160 millimooliin litrassa (mmol/l) (Lindringer ym. 1995). Tämä arvo on kuitenkin yli viisinkertainen maksimisuurituksen jälkeen mitattuihin todellisiin arvoin verrattuna ja osoittaa, että maitohappoa kuljetetaan nopeasti elimistön kaikkiin kudoksiin. Kuljetuksen aktiivisuuteen vaikuttaa kudosten ja plasman välillä vallitseva maitohapon konsentraatiogradientti. Kun veren maitohappopitoisuus on korkea, lisääntyy maitohapon kuljetus muihin kudoksiin ja lihastyöskentelyn jatkuminen on mahdollista.

Hevosien veren maitohaposta voi olla jopa puolet punasoluissa, mikä saattaa vaikuttaa hevosien suorituskäyttöön. Ihmiseltä mitatut



KUVA 4 FIGURE

Juoksumaton nopeuden vaikutus veren maitohappopitoisuuteen hyvä- (o) ja huonokuntoisella (□) hevosella.

The effect of treadmill velocity on blood lactate concentration in a trained (o) and an untrained (□) horse.

arvot ovat huomattavasti pienempiä (Juel 1996). Lämminverisillä ravihevosilla, joilla on korkea Suomen Hippoksen laskema suorituskyyindeksi, on enemmän maitohappoa punasoluissa maksimaalisen rasituksen jälkeen kuin niillä hevosilla, joilla on alhainen suorituskyyindeksi (Räsänen ym. 1995). Kilpailumenestys on kuitenkin usean eri tekijän summa. On myös hyvin menestyneitä ravureita, joilla on alhainen maitohappokuljettaja-aktiivisuus (Väihkönen ym. 1999).

MAITOHAPPO HEVONEN SUORITUSKYVYN INDIKAATTORINA

Rasituksen tehoa, jolloin lihakset tuottavat yhtä paljon maitohappoa kuin muut kudokset pystyvät sitä käyttämään, sanotaan anaerobikynnykseksi. Sitä voidaan pitää aerobisen kapasiteetin mittana. Jos rasituksen intensiteetti kasvaa tästä, veren maitohappokonsentraatio kohoaa eksponentiaalis-

ti. Kynnysarvona pidetään kullakin hevosella sitä nopeutta tai sykettä, jolloin veren maitohappokonsentraatio on neljä mmol/l. Anaerobikynnystä ja maitohappokonsentraatiota eri rasisitusasojen yhteydessä on totuttu pitämään eräänä hevoson suorituskyyin indikaattorina (kuva 4). Submaksimaalisessa rasituksessa tilanne on selkeä. Valmennuksella pystytään kehittämään aerobiselle aineenvaihdunnalle tärkeitä osatekijöitä, kuten sydäntä, verenkiertoelimistöä ja lihaksia. Siten rasituksen taso, jolla maitohappokonsentraatio veressä saavuttaa anaerobikynnyksen, kasvaa. Hevosilla, joilla on hyvä suorituskyy, veren maitohappokonsentraatio on alhaisempi submaksimaalisen rasituksen jälkeen kuin hevosilla, joilla on huono suorituskyy (Ronéus ym. 1994). Maksimaalisen rasituksen jälkeen tilanne voi kuitenkin olla päinvastainen (Snow ja Mackenzie 1997). Ravikilpailujen jälkeen parhailla yksilöillä todetaan usein korkeimmat maitohappopitoisuudet. Näillä yksilöillä juoksumotivaatio lisää

kivunsietoa. Yllättävää on, että uusien tutkimusten mukaan suorituskyyiltään parhailla yksilöillä maitohapon häviäminen verestä on hitaampaa kuin huonomman suorituskyyin yksilöillä (Hyypä 2000). Tämä havainto perustuu lähes 200 hevoson submaksimaaliseen juoksumattotestiin, mutta syyn selvittäminen vaatii vielä paljon lisätutkimuksia.

Maksimaalisessa rasituksessa maitohappokonsentraatiota ei voida pitää anaerobisen suorituksen mittarina. Hyvin monet tekijät vaikuttavat maitohapon määrään veressä, kun sitä tuotetaan paljon. Esimerkiksi ravikilpailun aikana kahdella hevosella voi lihasten maitohapon tuotto olla samanlaista, mutta konsentraatiot veressä kuitenkin hyvin erilaisia. Konsentraatioon vaikuttavat lihasten kuljettajaproteiinien määrä ja aktiivisuus, puskurikapasiteetti ja maitohapon kuljetus verestä muihin kudoksiin tai veren punasoluihin. Lihasten maitohappokonsentraation mittaaminen kertoisi luotettavammin anaerobisen energiantuoton, mutta käytännössä sen mittaaminen on vaikeaa. Maitohapon muodostuminen ja sen kulkeutuminen elimistössä on monimutkaista ja usean eri tekijän yhteisvaikutuksen tulos. Tämä on otettava huomioon mitattaessa veren maitohappopitoisuuksia. Erityisesti hevosella on huomattava, että veren punasolut muodostavat merkittävän maitohapporeservin rasituksen yhteydessä. Koska hevosilla on suuria yksilöllisiä vaihteluita maitohapon kuljetuksessa punasoluihin, tulisi maitohappopitoisuus mitata kokoverestä eikä plasmasta (Väihkönen ym. 1999). Muuten huomattava maitohappomäärä voi jäädä kokonaan mittaamatta (Väihkönen ja Pösö 1998). Veren ja plasman maitohappopitoisuuksiin vaikuttavia tekijöitä käsitellään tarkemmin tämän kirjoitus-sarjan osassa II.

KIRJALLISUUS

- Bonen, A. Lactate transporters (MCT proteins) in heart and skeletal muscles. *Med. Sci. Sports Exerc.* 32, 2000: 778-789.
- Eaton, M. D. Energetics and performance. Teoksessa: Hodgins, D.R. & Rose, R.J. (toim.) *The Athletic Horse*, Saunders, Philadelphia, PA 1994. s. 49-61.
- Fishbein, W. N. Lactate transporter defect: a new disease of muscle. *Science* 234, 1986: 1254-1256.
- Halestrap, A. P. & Price, N. T. The proton-linked monocarboxylate transporter (MCT) family: structure, function and regulation. *Biochem. J.* 343, 1999: 281-299.
- Harris, R. C., Marlin, D. H., Dunnett, M., Snow, D. H. & Hultman, E. Muscle buffering capacity and dipeptide content in the Thoroughbred horse, Greyhound dog and man. *Comp. Biochem. Physiol.* 343, 1990: 249-251.
- Hyypä, S. Exercise capacity and post-exercise blood lactate disappearance. Teoksessa: Lindner, A. (toim.) *The Elite Show Jumper*; Conference on Equine Sports Medicine and Science, Lensing Druck, Dortmund 2000 s. 141-144.
- Hyypä, S. & Pösö, A. R. Fluid, electrolyte, and acid-base responses to exercise in racehorses. *Vet. Clin. N.A. Equine Pract* 14, 1998: 121-136.
- Juel, C. Lactate/proton co-transport in skeletal muscle: regulation and importance for pH homeostasis. *Acta physiol. Scand.* 156, 1996: 369-374.
- Juel, C. & Halestrap, A. P. Lactate transport in skeletal muscle: role and regulation of the monocarboxylate transporter. *J. Physiol.* 517, 1999: 633-642.
- Karlström, K., Essen-Gustavsson, B. & Lindholm, A. Fibre type distribution, capillarization and enzymatic profile of locomotor and nonlocomotor muscles of horses and steers. *Acta anat.* 151, 1994: 97-106.
- Koho, N. M., Väihkönen, L. K. & Pösö, A. R. Lactate transport in red blood cells by monocarboxylate transporters. *Equine vet. J. Suppl.* 34, 2002: 555-559.
- Lindinger, M. I., McKelvie, R. S. & Heigenhauser, G. J. F. K^+ and Lac^- distribution in humans during and after high-intensity exercise: role in muscle fatigue attenuation? *J. appl. Physiol.* 78, 1995: 765-777.
- Pösö, A. R. Monocarboxylate transporters and lactate metabolism in equine athletes. *Acta vet. Scand.* 43, 2002: 63-74.
- Pösö, A. R., Lampinen, K. J. & Räsänen, L. A. Distribution of lactate between red blood cells and plasma after exercise. *Equine vet. J. Suppl.* 18, 1995: 231-234.
- Ronéus, N., Essén-Gustavsson, B., Lindholm, A. & Eriksson, Y. Plasma lactate response to submaximal and maximal exercise tests with training, and its relation to performance and muscle characteristics in Standardbred trotters. *Equine vet. J.* 26, 1994: 117-121.
- Räsänen, L. A., Lampinen, K. J. & Pösö, A. R. Responses of blood and plasma purine concentrations to maximal exercise and their relation to performance in Standardbred trotters. *Am. J. vet. Res.* 56, 1995: 1651-1656.
- Sepponen, K., Koho, N., Puolanne, E., Ruusunen, M. & Pösö, A. R. Distribution of monocarboxylate transporter isoforms MCT1, MCT2 and MCT4 in porcine muscles. *Acta physiol. Scand., painossa.*
- Skelton, M. S., Kremer, D. E., Smith, E. W. & Gladden, L. B. Lactate influx into red blood cells of athletic and nonathletic species. *Am. J. Physiol. reg. integr. comp. Physiol.* 268, 1995: R1121-R1128.
- Snow, D. H. & MacKenzie, G. Some metabolic effects of maximal exercise in the horse and adaptations with training. *Equine vet. J.* 9, 1977: 134-140.
- Väihkönen, L. K., Heinonen, O. J., Hyypä, S., Nieminen, M. & Pösö, A. R. Lactate transport activity in red blood cells of trained and untrained individuals from four racing species. *Am. J. Physiol. reg. integr. comp. Physiol.* 281, 2001: R19-R24.
- Väihkönen, L. K., Hyypä, S. & Pösö, A. R. Factors affecting accumulation of lactate in red blood cells. *Equine vet. J. Suppl.* 30, 1999: 443-447.
- Väihkönen, L. K., Ojala, M. & Pösö, A. R. Age-related changes and inheritance of lactate transport activity in red blood cells. *Equine vet. J. Suppl.* 34, 2002: 568-572.
- Väihkönen, L. K. & Pösö, A. R. Interindividual variation in total and carrier mediated lactate influx into red blood cells. *Am. J. Physiol. reg. integr. comp. Physiol.* 274, 1998: R1025-R1030.

KIRJOITTAJIEN
OSOITTEET

Leena Väihkönen
Kaivolankatu 2 B 14
15240 Lahti
0400-924 255
03-730 8653
leena.vaihkonen@pp.pohnet.fi

Reeta Pösö
HY/ELTDK
Peruseläinlääketieteen laitos
PL 57
00014 Helsinki
09-1914 9522
reeta.poso@helsinki.fi