

Muskulaturens egenskaper hos unga travhästar och dess betydelse för prestation som tävlingshäst

Bakgrund

Travhästar kvalar och startar i allt lägre åldrar, vilket ökar kraven och pressen på tränarna att ta fram en ung bra travhäst. Startfrekvensen hos svenska treåriga varmblodiga travhästar är ca 37 % (STC, 2005). Unghästar startar med olika genetiska förutsättningar. Träning av unga travhästar måste därför hela tiden anpassas till hästens förutsättningar så att den fysiska stressen inte ger upphov till skador och sjukdomar. För att en unghäst skall kunna prestera måste den ha en bra cirkulatorisk kapacitet så att hjärta, lungor och kärl kan förse muskelfibrerna med syre när hästen springer. I muskulaturen måste fibrerna ha de kontraktila och metaboliska egenskaperna som gör att hästen kan springa fort och få den energi som behövs för arbetet. En förutsättning för att en ung travhäst skall kunna utvecklas till en tävlingshäst är att individen har de rätta förutsättningarna avseende ovan nämnda faktorer. En annan viktig faktor är den mentala som gör att hästen vill träna och tävla.

Med hjälp av muskelbiopsier har man visat att en av de muskler som är aktiv när hästen arbetar (m.gluteus) består av en stor procentandel (70-90 %) snabba typ II fibrer och en mindre (10-30 %) procentandel långsamma typ I-fibrer (Lindholm och Saltin, 1974, Lindholm och Piehl, 1974, Essen-Gustavsson et al., 1983). Typ II fibrer kan ytterligare indelas i typ IIA och typ IIB fibrer där IIA fibrer oftast har en högre oxidativ kapacitet och därmed större förmåga till aerob energifrisättning än typ IIB fibrer (Essen et al., 1980). Flera studier har visat att fiberkompositionen och den oxidativa kapaciteten hos unghästar varierar (Essen et al., 1980, Roneus et al., 1992, Roneus et al., 1995). Med ålder och träning ökar andelen typ IIA och andelen typ IIB minskar (Essen et al., 1980, Essen-Gustavsson et al., 1983, Essen-Gustavsson och Lindholm 1985, Roneus et al., 1992). Fullvuxna tävlingshästar som har ett högt prestationsindex (100-116) mätt som IPI-värde (Individual Performance Index) uppvisar alla en hög oxidativ kapacitet och en hög typ IIA/IIB kvot i muskulaturen (Roneus et al., 1999). Fiberegenskaperna hos hästar som är i träning och tävlar har relaterats till hästens prestationsindex mätt i form av BLUP-värde (Best Linear Unbiased Prediction). De hästar som har högsta prestationsindex är oftast de som har flest oxidativa typ IIB-fibrer (Roneus et al., 1993).

De ovan nämnda studierna har använt histokemiska ATPas-färgningar för att identifiera typ I, IIA och IIB fibrer. Numera använder man immunohistokemiska tekniker och specifika antikroppar som reagerar mot myosinets olika isoformer (MHCI, MHCIIA, MHCIIIX, MHCIIIB) eftersom man då kan upptäcka skillnader i fibertypsammansättning som inte var möjligt att se med den histokemiska ATPas-färgningen. Fibrer hos olika djur som med en histokemisk ATPas-färgning är typ I, IIA eller IIB har när man använder antikroppar mot myosinets isoformer visats innehålla MHCI, MHCIIA, MHCIIIX, MHCIIIB samt en coexpression (samtidigt uttryck) av flera isoformer (Pette och Staron, 1990, Rivero et al., 1999). Experimentella studier på råtta och kanin med elstimulering av muskeln visar klart att det sker en coexpression av flera isoformer av myosin och transformering från MHCII > MHCI eller omvänt beroende på typ av impulsfrekvens och aktivitetsmönster (Pette och Staron, 1990, Leuw och Pette, 1993). Detta visar att det finns en enorm plasticitet i muskulaturen tack vare de olika isoformerna av myosin. På fullvuxna travhästar har man sett att andelen typ I och IIA fibrer i ATPas färgningen motsvarar MHCI och MHCIIA i den immunohistokemiska färgningen medan typ IIB fibrer består av såväl rena typ MHCIIIX men också av så kallade hybrid fibrer som innehåller både MHCIIA och MHCIIIX (Karlstöm och

Essen-Gustavsson, 2002). Hybrid fibrer har högre oxidativ kapacitet jämfört med rena MHCIIX fibrer. MHCIIB finns inte hos häst (Graziotto et al., 2001). Fibertyperna kallas därför för typ I, IIA, IIAX och IIX när de identifierats med den immunohistokemiska tekniken.

Unghästar uppvisar stora skillnader mellan individerna inte bara i muskelfibertyper men också vad gäller muskulaturens förmåga att bilda mjölksyra vid ett standardiserat arbete (Roneus et al, 1994, Roneus et al, 1995). Det är väl känt att alltför mycket mjölksyra gör att muskeln blir trött och för att undvika detta måste det ske en borttransport av mjölksyran. Transport av mjölksyra från muskel in i blodet sker med hjälp av MC-transportörer (monocarboxylate transporters, MCT) som överför både mjölksyra och vätejoner (Pösö, 2002). I skelettmuskel hos häst har man funnit två isoformer, MCT1 och MCT4 (Koho et al. 2006). MCT4 anses främst ha betydelse när mjölksyra skall transporteras från fibrerna och MCT1 när mjölksyra skall transporteras in till en fiber. MCT1 i fibrerna hos häst tycks vara relaterad till fiberns oxidativa kapacitet och därmed är MCT1 högre i typ I och IIA fibrer jämfört med IIB fibrer (Mykkänen et al., 2010). Studier på människa har visat att mängden MCT1 och MCT4 ökar efter träning (referenser i Pösö 2002). En studie har visat att mängden MCT4 i muskelmembranen var större hos äldre hästar men det är inte i den studien möjligt att avgöra om det berodde på åldern eller mängden träning (Koho et al. 2006). Varken MCT1 eller MCT4 transporterar mjölksyra och protoner enskilt utan behöver ett tilläggsprotein CD147. CD147 och MCT1 eller MCT4 formar ett komplex som är den aktiva transportören och i hästens röda blodkroppar reglerar mängden CD147 transporten av mjölksyra (Koho et al., 2002). Om det förekommer stora variationer i MCT1, MCT4 och CD147 mellan fibrerna hos unghästar kan detta ha betydelse för hur snabbt mjölksyran kan transporteras bort från muskulaturen eller utnyttjas i muskulaturen i samband med ett arbete och därmed påverka prestationsförmågan.

Syftet med detta projekt var att studera om muskulaturens egenskaper vad gäller typ I, IIA, IIAX och IIX fibrer samt MCT1, MCT4 och CD147 hos den unga travhästen (2 år) har betydelse för dess framtida prestation och hållbarhet som tävlingshäst.

Material och metoder

Muskelbiopsier som var tagna från m. gluteus under åren 1999-2002 från 2-åriga unga travhästar i professionell träning har analyserats i detta projekt. Fibertyp kompositionen har tidigare analyserats med hjälp av histokemisk ATPas färgning på dessa 56 biopsier. Hästarna som ingick i projektet hade under sin 2-årssäsong haft mycket likartad uppstallning och hantering m.m. eftersom de alla var hos samma tränare. Vid 1.5 års ålder blev hästarna tömkörda och inskolade i vagn. Träningen som sedan utfördes anpassades till den enskilde hästens förutsättningar med kontinuerliga träningspass som inkluderade intervaller i backe. I materialet finns hästar som gjort bättre prestationer samt hästar som gjort sämre prestationer som tävlingshäst. Hästarnas tävlingsprestationer insamlades genom ATGs datasystem där information finns om antal starter, prispengar, rekord, avelsindex, m.m. Data insamlades så att man kunde kartlägga vad hästarna presterat vid 3, 4, 5, 6 och 7 års ålder. Kriteriet för att hästarna skulle få ingå i materialet vid 3, 4, 5, 6, och 7 års ålder var att de hade startat flera gånger under året och under en period av minst 6 månader. Eftersom hästarna inte hade samma antal starter under ett tävlingsår så dividerades deras totala vinstpengar under året med antalet starter. Sedan jämfördes muskulaturens egenskaper hos de 10 hästar som för varje år sprungit in mest pengar som 3, 4, 5, 6, och 7 åring med de 10 hästar som sprungit in minst pengar. På hela materialet jämfördes muskulaturens egenskaper hos de hästar som sprungit in över 500000 kr med de hästar som sprungit in mindre än 500000 kronor.

Fiberkompositionen analyserades med hjälp av immunohistokemisk teknik på de muskelbiopsier som togs på dessa hästar vid 2 års ålder. Specifika antikroppar som reagerade mot myosinets olika isoformer (MHCI, MHCIIA, MHCIIIX) användes (Karlström and Essen-Gustavsson, 2002). En subjektiv bedömning av den oxidativa kapaciteten i de olika fibrerna utfördes med hjälp av NADH färgningar där fibrerna indelades i fibrer med låg, medium och hög oxidativ kapacitet. Analyser av MCT1 och MCT4 samt CD147 i membraner från frusna muskelbitar utfördes med hjälp av Western blot teknik och antikropparna som användes var specifika för häst (Koho et al., 2002). Muskelbitens plasma membran togs fram med hjälp av Percoll metoden (Jackson., et al. 1997). Protein koncentrationen i membranen bestämdes med en protein analys (Uptima BC Assay, Interchim, Montlucon, France).

Statistik

En oparad t-test användes vid de statistiska beräkningarna när en jämförelse gjordes av data mellan bättre och sämre presterande hästar. Signifikanta skillnader är då $p < 0,05$. Resultaten presenteras som medelvärden \pm standard deviation (SD) eller medelvärde och max och min värde.

Resultat

Fyrtiofem av unghästarna hade startat vid 3 års ålder, nio hästar vid 4 års ålder och två hästar vid 5 års ålder. Flertalet av unghästarna hade tävlat under minst en 6 månaders period vid 3 (n=35), 4 (n=45), 5 (n=37), 6 (n=33) och 7 (n=26) års ålder. Antal starter varierade bland hästarna men medelvärdet och SD var relativt lika vid 3 (12 ± 4), 4 (12 ± 4), 5 (12 ± 4), 6 (13 ± 7) och 7 (14 ± 7) års ålder. Medelvärdet för insprungna pengar per start var 26483 kr vid 3 års ålder, 27306 kr vid 4 års ålder, 22748 kr vid 5 års ålder, 20397 kr vid 6 års ålder och 13115 kr vid 7 års ålder. Medelvärdet för insprungna pengar per start var markant högre hos de tio hästar som gjort de bästa prestationerna vid 3, 4, 5, 6, och 7 års ålder jämfört med de tio hästar som gjort de sämsta prestationerna vid 3, 4, 5, 6 och 7 års ålder (Tabell 1). Tjugosex av unghästarna hade under sin period som tävlingshäst sprungit in över 500000 kronor och elva av dessa över 1 miljon kronor.

Medelvärdet och SD beräknat på hela materialet vad gäller procentandelen fibertyper var för typ I = 12 ± 4 , IIA = 37 ± 9 , IIAX = 16 ± 7 och IIX = 35 ± 7 samt för mängden (arbitrary units) MCT1 = 13 ± 8 , MCT4 = 13 ± 10 och CD147 = 17 ± 11 . Den oxidativa kapaciteten var hög i alla typ I fibrer och medium i typ IIA och IIAX fibrer och var antingen medium eller låg ibland IIX fibrer. Hög oxidativ kapacitet sågs i några få typ IIA fibrer hos 21 hästar och i några få typ IIAX fibrer hos 4 hästar. Den oxidativa kapaciteten varierade ibland typ IIX fibrer och var antingen medium eller låg. Hos unghästarna observerades signifikant högre medelvärde för procentandelen IIAX fibrer (1,3x) och mängden CD147 (1,4x) hos de hästar som senare i livet sprungit in över 500000 kronor jämfört med de hästar som gjort sämre prestationer. Signifikant högre medelvärde för procentandelen typ IIAX fibrer observerades hos de tio unghästar som senare i livet gjort de bästa prestationerna vid 3 (1,4x), 4 (1,5x) och 5 års ålder (1,2x) jämfört med de tio hästar som vid 3, 4 och 5 års ålder gjort de sämsta prestationerna (Tabell 2). Även medelvärdet för mängden CD147 var signifikant högre hos de tio unghästar som senare i livet gjort de bästa prestationerna vid 3 (2x), 4 (1,9x) och 5 års ålder (1,8x) jämfört med de tio unghästar som gjort de sämsta prestationerna (Tabell 2).

Tabell 1. Medelvärde samt (max och min) för insprungna pengar (kronor) per start för de tio 2-åriga unghästar som senare i livet gjort de bästa prestationerna och de tio unghästar som gjort de sämsta prestationerna vid 3, 4, 5, 6 och 7 års ålder.

	Bättre prestationer		Sämre prestationer
3 år	72088 (227000 – 19708)	3 år	5058 (7500 – 2000)
4 år	96363 (352852 – 24243)	4 år	4146 (6230 – 1562)
5 år	67930 (312621 – 20200)	5 år	2013 (3563 – 508)
6 år	58932 (291538 – 9875)	6 år	1094 (2278 – 339)
7 år	40304 (192444 – 8750)	7 år	954 (2150 – 166)

Tabell 2. Medelvärde och (SD) för mängden (arbitrary units) CD147, MCT1, MCT4 samt procentandelen I, IIA, IIX hos de tio 2-åriga unghästar som senare i livet vid 3, 4, 5, 6 och 7 års ålder uppnått de bästa prestationerna (BP) och de tio som gjort de sämsta prestationerna (SP).

	MCT1	MCT4	CD147	I	IIA	IIX	IIX
3 år							
BP	13 (7)	16 (10)	23 (11) x	11 (3)	34 (10)	21 (5) x	34 (7)
SP	12 (8)	10 (7)	12 (9)	14 (5)	36 (4)	15 (5)	35 (7)
4 år							
BP	12 (7)	15 (10)	23 (10) x	14 (5)	35 (8)	18 (5) x	33 (7)
SP	16 (8)	15 (12)	12 (11)	14 (4)	42 (5)	13 (4)	31 (6)
5 år							
BP	11 (7)	18 (10)	24 (9) x	12 (3)	36 (10)	17 (5) x	35 (9)
SP	17 (10)	17 (15)	13 (10)	13 (3)	41 (4)	13 (3)	33 (5)
6 år							
BP	12 (7)	14 (11)	21 (7)	14 (5)	40 (11)	14 (6)	32 (8)
SP	13 (9)	17 (12)	15 (10)	13 (3)	41 (4)	14 (6)	32 (6)
7 år							
BP	13 (7)	11 (9)	18 (10)	12 (5)	38 (10)	19 (9)	31 (7)
SP	12 (8)	11 (8)	13 (10)	14 (5)	41 (6)	14 (5)	31 (5)

x = p<0.05, signifikanta skillnader mellan BP och SP

Diskussion

Det är välkänt att flera faktorer kan påverka prestationsförmågan hos häst. Resultaten från detta projekt indikerar att muskulaturens egenskaper hos den 2-årige unghästen kan ha en viss betydelse för prestationerna senare i livet. De hästar som hade presterat mycket bra och speciellt vid 3, 4 och 5 års ålder hade en liten högre procentandel typ IIAX fibrer samt en liten högre mängd CD147 i gluteus muskeln som unghäst. Frågan är om dessa hästar haft lite bättre förutsättningar att klara av unghästräningen eftersom de troligen klarat en ökad arbetsbelastning bättre innan muskelfibrerna har blivit trötta på grund av mjölksyrabildning. Viktiga faktorer som påverkar hur en muskel anpassas till träning är arbetets intensitet och varaktighet liksom arbetsformen. Förmågan till aerob/anaerob metabolism i samband med ett arbete påverkas av faktorer som muskulaturens oxidativa kapacitet samt sammansättning och rekrytering av olika fibertyper (Valberg et al., 1985, Valberg och Essen-Gustavsson, 1987, Roneus et al., 1992, Roneus et al., 1993, Roneus et al., 1994, Roneus och Essen-Gustavsson, 1997, Roneus et al., 1999). Detta projekt visade att det fanns variationer i muskulaturens egenskaper hos de 2-åriga unghästarna vilket indikerar att de också har olika förutsättningar att svara på olika träningsformer.

Vid lägre arbetsintensiteter, som t.ex. vid mängd och uthållighetsträning, rekryteras framförallt typ I och IIA fibrer och energifrisättningen sker med aerob metabolism med ringa mjölksyrabildning (Valberg, 1986). När hästar tränas förekommer såväl "heat-träning" på rundbana som intervallträning på rakbana och i backe. Ju snabbare hästen springer ju mer typ IIA och IIX fibrer behöver den rekryteras. Vid högre arbetsintensiteter, som t.ex. vid lopp, heatkörning eller korta intensiva intervallarbeten på rakbana eller i backe är energikravet stort och sker då i hög grad med anaerob metabolism och kraftig mjölksyrabildning (Snow et al., 1985, Roneus et al., 1994, Essen-Gustavsson et al., 1997, Schuback och Essen-Gustavsson, 1998). Den lite högre procentandelen IIAX fibrer som uppvisade medium oxidativ kapacitet hos de bättre presterande hästarna indikerar att de haft möjlighet att rekrytera fler fibrer med aerob energifrisättning i samband med arbete. Ett mål med unghästräning är ju att successivt öka den aeroba energifrisättningen i muskulaturen så att mjölksyranivåerna kan sänkas och därmed kan hästen tolerera en högre hastighet. När unghästar får utföra samma arbete i ett submaximalt fälttest eller i ett maximalt fälttest ser man stora skillnader mellan individerna vad gäller muskulaturens förmåga att bilda mjölksyra (Roneus et al., 1994, Roneus et al., 1995). Det finns också ett positivt samband mellan andelen av typ IIX fibrer i muskulaturen och mjölksyraproduktionen. De hästar som uppvisar lägsta mjölksyranivåer i blod är också de som har snabbast tid vid ett maximalt arbetstest över 1600m. Resultaten från denna studie visade att det fanns variationer i MCT1 och MCT4 i plasmamembranen mellan unghästarna men inga signifikanta skillnader noterades mellan hästar med bättre och sämre prestationer. Det är viktigt att komma ihåg att analyser som är baserade på färgintensiteter t.ex. western blot och immunohistokemi är till stor hjälp för att kartlägga muskulaturens egenskaper men de är endast semi-kvantitativa. Analyserna utfördes på hel muskelfävnad och därför kan man inte veta om det föreligger kvantitativa skillnader i MCT1 och MCT4 emellan de olika fibertypernas plasmamembran. Immunohistokemiska analyser på muskelbiopsier från häst har visat att MCT1 infärgas mest i typ I, IIA, IIAX fibrer som har hög och medium oxidativ kapacitet och minst i IIX fibrer medan CD147 infärgas lika i alla fibertypers plasma membran (Mykkänen et al., 2010). CD147 var högre hos de bättre presterande hästarna och detta kan ha betydelse för transporten av mjölksyra eftersom både MCT1 och MCT4 är beroende av detta protein för att kunna verka som transportproteiner. Intressant att notera är att CD147 i

röda blodkroppar hos häst har visats korrelera till CD147 i muskel och att mängden CD147 i röda blodkroppar är avgörande för hur snabbt mjölksyran kan transporteras (Koho et al., 2002, Koho et al., 2006). Hos travhästar visar både mängden CD147 och inflödet av mjölksyra till röda blodkropparna en bimodal distribution så att omkring 25% av hästarna har låg aktivitet på transporten av mjölksyra jämfört med de övriga 75% (Koho et al. 2002; Väihkönen & Pösö (1998). En tidigare studie visade att de hästar som hade höga mjölksyrakoncentrationer i sina röda blodkroppar efter ett lopp hade högre IPI-värde (individual performance index) jämfört med de hästar som hade lägre mängd mjölksyra i de röda blodkropparna (Räsänen et al., 1995). I en annan studie visades att aktiviteten av mjölksyra transporten är ärftlig (Väihkönen et al., 2002). Hos människa har mutationer i MCT1-proteinet och därmed en låg hastighet på transport av mjölksyra över membranet visats orsaka arbetsintolerans och en låg hastighet på utflödet av mjölksyra från blodet (Fishbein, 1986, Merezhinskaya et al., 2000). Samma mutationer har dock inte observerats hos häst (Mykkänen et al. 2010). Dessa tidigare studier indikerar att CD147 och MCT1 har stor betydelse för transporten av mjölksyra över membranerna.

Konklusion

Resultaten från detta projekt indikerar att muskulaturens egenskaper hos den unga 2-åriga travhästen kan ha en viss betydelse för tävlingsprestationerna senare i livet. De hästar som hade presterat mycket bra speciellt vid 3, 4 och 5 års ålder baserat på insprungna pengar per start hade en högre procentandel typ IIAX fibrer samt en större mängd CD147 i muskulaturen som unghäst. Detta indikerar att dessa hästar kan ha klarat av en ökad arbetsbelastning bättre eftersom de haft goda förutsättningar för transport av mjölksyra över membranerna samt rekrytering av fibrer med aerob energifrisättning.

Referenser

Essén, B., Lindholm, A. Thornton, J. (1980) Histochemical properties of muscle fibre types and enzyme activities in skeletal muscle of Standardbred trotters of different ages. *Equine Vet. J.* 12 (4), 175-180.

Essén- Gustavsson, B., Lindholm, A., McMiken, D., Persson, S.G.B. & Thornton, J. (1983) Skeletal muscle characteristics of young standardbreds in relation to growth and early training. In: *Proceedings from first international conference on Equine Exercise Physiology* Eds: Snow, Persson, Rose, 1983, 200-210.

Essén- Gustavsson, B. Lindholm, A. (1985) Muscle fibre characteristics of active and inactive standardbred horses. *Equine Vet J.* 17.434-438.

Essén-Gustavsson, B., Ronéus, N. and Pösö, A.R. (1997) Metabolic response in skeletal muscle fibres of Standardbred trotters after racing. *Comp. Biochem. Physiol.* 117B, 431-436.

Fishbein WN (1986) Lactate transporter defect: a new disease of muscle. *Science* 234, 1254-1256.

- Graziotti GH, Rios CM, Rivero JL (2001) Evidence for three fast myosin heavy chain isoforms in type II skeletal muscle fibers in the adult llama (*Lama glama*). *J Histochem Cytochem.* Aug;49(8):1033-1044.
- Jackson V.N., Price, L., Carpenter, Halestrap, A.P. (1997) Cloning of the monocarboxylate transporter isoform MCT2 from rat testis provides evidence that expression in tissues is species-specific and may involve post-transcriptional regulation. *Biochem J.* 324, 447-453
- Karlström K, Essén-Gustavsson B, (2002) Myosin heavy chain-based fibre types in red cell hyper- and normovolaemic Standardbred trotters. *Equine Vet J Suppl. Sep;(34):279-282.*
- Koho, N.M., Hyypä, S., Pösö, A.R. (2006) Monocarboxylate transporters (MCT) as lactate carriers in equine muscle and red blood cells. *Equine Vet. J. Suppl. 36, 354-358.*
- Koho, N.M., Väihkönen, L.K., Pösö, A.R. (2002) Lactate transport in red blood cells by monocarboxylate transporters. *Equine Vet. J. Suppl. 34, 555-559.*
- Leeuw T, Pette D (1993) Coordinate changes in the expression of troponin subunit and myosin heavy-chain isoforms during fast-to-slow transition of low-frequency stimulated rabbit muscle. *Eur J Biochem.* May 1;213(3):1039-46.
- Lindholm, A., Piehl, K. (1974) Fibre composition, enzyme activity and concentrations of metabolites and electrolytes in muscles of standardbred horses. *Acta Vet Scand.* 1974;15(3):287-309.
- Lindholm, A., Saltin B. (1974) The physiological and biochemical response of standardbred horses to exercise of varying speed and duration. *Acta Vet Scand.* 1974;15(3):310-24.
- Mykkänen AK, Hyypä S, Pösö AR, Ronéus N, Essén-Gustavsson B. (2010) Immunohistochemical analysis of MCT1 and CD147 in equine skeletal muscle fibers. *Res Vet Sci.* Dec;89 (3):432-7.
- Merezhinskaya, N., Fishbein, W.N., Davis, J.I., Foellmer, J.W. (2000) Mutations in MCT1 cDNA in patients with symptomatic deficiency in lactate transport. *Muscle Nerve* 23, 90-97.
- Pette, D., Staron R.C. (1990) Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibres. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 14: 2951-2969.
- Pösö, A.R. (2002) Monocarboxylate transporters and lactate metabolism in equine athletes: a review. *Acta Vet. Scand.* 43, 64-74.
- Rivero J.L, Serrano A.L, Barrey E, Valette J.P., Jouglin M. (1999) Analysis of myosin heavy chains at the protein level in horse skeletal muscle. *J Muscle Res Cell Motil.* Feb;20(2):211-21.
- Roneús, M., Essén - Gustavsson, B. Lindholm, A., Persson, S. (1992) Skeletal muscle characteristics of young trained and untrained Standardbred trotters. *Equine Vet. J.* 24(4), 292-294.

- Ronéus, M., Essén - Gustavsson, B., Arnason, T. (1993) Racing performance and longitudinal changes in muscle characteristics in standardbred trotters. *J. of Vet. Science*. Vol.13. Nr. 6. 355-361.
- Ronéus, M., Persson, S.G.B., Essén - Gustavsson, B. (1994) Skeletal muscle characteristics in red blood cell normovolaemic and hypervolaemic standardbred racehorses. *Equine Vet. J.* 26,4, 319-322.
- Roneus, N, Essen-Gustavsson, B., Lindholm, A., Eriksson, Y. (1994) 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, 117-121.
- Ronéus, N., Essén - Gustavsson, B., Johnston, C., Drevemo, S., Persson, S.G.B.(1995) Lactate response to maximal exercise on the track and relation to muscle characteristics and basic kinematic parameters in young standardbred trotters. *Equine Vet. J. Suppl.* 18. 191-195.
- Ronéus, N., Essén - Gustavsson, B. (1996) Skeletal muscle characteristics and metabolic response to exercise in young Standardbreds. *Am. J. Vet. Res.*1997, 58: 167-170.
- Ronéus, N. Essén - Gustavson, B. Lindholm, A., Pesson, S.G.B. (1999) Muscle characteristics and plasma lactate and ammonia response after racing in Standardbred trotters: relation to performance. *Equine Vet. J.* 31,(2), 170-173.
- Räsänen, L.A., Lampinen, K.J., Pösö, A.R. (1995) Responses of blood and plasma lactate and plasma purine concentrations to maximal exercise and their relation to performance in Standardbred trotters. *Am. J. Vet. Res.* 56, 1651-1656.
- Schuback, K., Essen-Gustavsson, B. (1998) Muscle anaerobic response to a maximal treadmill exercise test in Standardbred trotters. *Equine Vet J*, 30 (6): 504-510.
- Snow, D.H., Harris, R.C., Gash, S. (1985) Metabolic response of equine muscle to intermittent maximal exercise. *J. Appl. Physiol.* 58:1689.
- Valberg, S., Essén- Gustavsson, B., Lindholm, A., Persson, S. (1985) Energy Metabolism in relation to skeletal muscle fibre properties during treadmill exercise. *Equine Vet. J.* 17(4), 64-71.
- Valberg, S., Essén- Gustavsson, B.(1987) Metabolic response to racing determined in pools of type I, IIA and IIB fibres. In: *Proceedings from second international conference on Equine Exercise Physiology*, 2, Davis, California, ICEEP publications.
- Valberg, S. (1986). Glycogen depletion patterns in the muscle of Standardbred trotters after exercise of varying intensities and durations *Equine Vet j.* 18, 6, 479-484.
- Väihkönen, L.K., Pösö, A.R. (1998) Interindividual variation in total and carriermediated lactate influx into red blood cells. *Am. J. Physiol.* 274, R1025-R1030.
- Väihkönen, L.K., Ojala, M., Pösö, A.R. (2002) Age-related changes and inheritance of lactate transport activity in red blood cells. *Equine Vet. J. Suppl.* 34, 568-572.