



Aminosyranivåer i långsamma och snabba muskelfibrer

– förändringar under träning och återhämtning

Uthållighetsträning och styrketräning påverkar nivån av aminosyror i snabba och långsamma muskelfibrer, men storleken på förändringarna skiljer sig åt i olika fibertyper. Den specifika träningsformen kommer därför att ha betydelse för den anpassning som sker i samband med träning och återhämtning. I återhämtningsperioden efter styrketräning stimuleras nybildningen av protein framför allt i de snabba fibrerna.



EVA BLOMSTRAND

ÅSTRANDLABORATORIET,
GYMNASTIK- OCH IDROTTS-
HÖGSKOLAN, STOCKHOLM



**BIRGITTA ESSÉN-
GUSTAVSSON**

INSTITUTIONEN FÖR
KLINISKA VETENSKAPER,
SVERIGES LANTBRUKS-
UNIVERSITET, UPPSALA

Introduktion

Under fysiskt arbete sker den huvudsakliga energileveransen från nedbrytning av glukos, glykogen och fett. Beroende på vilken typ av arbete som utförs, kostintag, träningsstillstånd, arbetets intensitet och längd reglerar kroppen i vilka proportioner dessa substrat utnyttjas (15). Man beräknar att högst 5-10%, i de flesta fall betydligt mindre av energin härrör från nedbrytning och oxidation av protein och aminosyror under ett fysiskt arbete. Omsättningen av protein och aminosyror anses emellertid ha andra viktiga funktioner, t.ex. att producera alanin som substrat för glukosproduktion i levern eller att producera glutamin som substrat för immunförsvarets celler.

De flesta resultat som beskriver förändringar i den humana muskulaturen i samband med fysisk aktivitet baseras på analyser från muskelbiopsier som består av en blandning av olika fibertyper. Därför är kunskaperna om de förändringar som sker i muskulaturens olika fibrer i samband med fysiskt arbete mycket begränsade.

Med hjälp av histokemiska färgningar av tvärsnitt av muskelprov har man sett att den humana skelettmuskeln är uppbyggd av fibrer med olika kontraktila och metabola egenskaper.


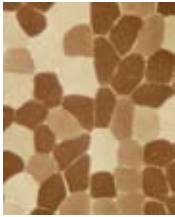
Indelningen av fibrer i olika grupper brukar vanligtvis baseras på att enzymet myosin ATPas har olika pH känslighet i olika fibertyper. De snabba, typ II fibrernas ATPas inaktiveras vid surt pH medan de långsamma, typ I fibrernas ATPas inaktiveras vid basiskt pH. Denna olikhet utnyttjas för att skilja de olika fibertyperna åt när frysta muskelbiopsier tvärsnittas och färgas för myosin ATPas efter preinkubering vid olika pH (Tabell 1). Typ II fibrerna som ofta delas in i undergrupper identifieras med denna metodik som IIA och IIB (4). En fibers oxidativa kapacitet kan analyseras med färgning för NADH och en fibers glykolytiska kapacitet med färgning för α -glycerofosfatdehydrogenas (9). Baserat på dessa färgningar har man sett att typ I fibrerna har en hög oxidativ kapacitet och därmed en stor förmåga att oxidera kolhydrater och fett, men däremot en relativt låg glykolytisk förmåga, dvs. förmåga till snabb energileverans. Typ II fibrerna däremot har en hög glykolytisk förmåga men en sämre förmåga att oxidera kolhydrater och fett. Typ II A fibrerna har oftast en högre oxidativ kapacitet och sägs vara mer uthålliga än IIB fibrerna som är mer explosiva. På samma sätt kan man bestämma substratinnehåll i olika

fibrer, färgning för glykogen (PAS) visar att alla fibrer innehåller glykogen i vila och färgning för lipider (OIL Red O) visar att det framförallt är typ I fibrer som innehåller fett (9). Med histochemiska färgningar får man emellertid endast en semi-kvantitativ uppfattning om en fibers oxidativa och glykolytiska kapacitet samt innehåll av glykogen och fett.

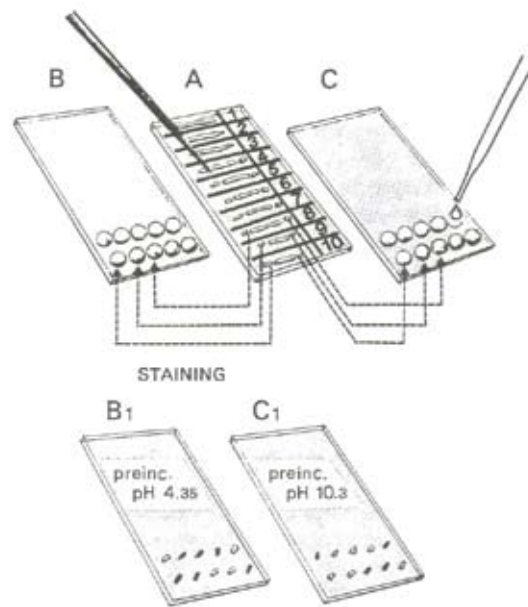
Substrathalt och enzymaktivitet i olika fibertyper

För att man kvantitativt skall kunna mäta t.ex. substratinnehåll, enzymaktiviteter eller aminosyranivåer i olika fibertyper så frystorkas först muskelbiten. Därefter separeras fibrerna från varandra under ett vanligt ljusmikroskop och en del av varje fiber skärs av och identifieras som typ I eller typ II (IIA och IIB) efter färgning för myosin ATPas. När varje enskild fiber är identifierad görs analyser på den resterande delen av fibern (Fig. 1). Om halten av det ämne man vill mäta är låg görs analyserna på pooler, dvs. en grupp (ca 50-500 fibrer) fibrer av samma typ. Med användning av denna metodik har man visat tydliga skillnader mellan olika fibertyper. Aktiviteten av oxidativa enzymer, citratsyntas och succinatdehydrogenas i citronsyracykeln och 3-hydroxyacyl-CoA-dehydrogenas i fettoxidationen, är 1.5 - 2 gånger högre i typ I än i typ II fibrer. Aktiviteten av de glykolytiska enzymerna fosfofruktokinase och laktatdehydrogenas är däremot 1.5 -2 gånger så höga i typ II som i typ I fibrer. Även undergrupper av typ II fibrer skiljer sig åt på så sätt att typ IIA har en högre oxidativ kapacitet än typ IIB fibrer (7, 9). Mellan individer kan stora variationer i enzyminnehåll i typ I och typ II fibrer förekomma framför allt i oxidativ kapacitet beroende på individernas träningsgrad och deras typ av idrott. En uthållighetstränad person kan ha dubbelt så hög oxidativ kapacitet inte bara i typ I fibrer utan också i typ II fibrer jämfört med en sprinters typ I fibrer (7).

Även ATP och substrathalt har analyserats i pooler av typ I och typ II fibrer. Resultaten visar att koncentrationen av ATP i vila är ungefär lika i båda fibertyperna, medan kreatinfosfat är 10-30 % högre i typ II än i typ I fibrer (1, 11). Mängden glykogen är relativt lika i båda fibertyperna eller något högre i typ II fibrer, medan mängden fett i form av triglycerider är 2-3 gånger högre i typ I jämfört med typ II fibrer (6, 9). Studierna visar också att det är en stor variation i inne-

pH	Fibertyp				
	I	IIA	IIB		
4.3	brun	vit	vit	pH 4.3	pH 4.6
4.6	brun	vit	ljusbrun		
10.3	vit	brun	brun		

Tabell 1. Identifiering av olika fibertyper med hjälp av myosin ATPas efter preinkubering vid olika pH. Bilden visar tvärsnitt efter inkubering vid pH 4.3 och 4.6.



Figur 1. Beskrivning av metodik för att bestämma fibertyp (I eller II) på enskilda muskelfibrer som separeras från varandra i en frystorkad muskelbiopsi (9).

håll mellan olika fibrer av samma typ.

Efter 60 min cykelarbete är glykogennivån reducerad i båda fibertyperna, framför allt i typ I fibrer, medan däremot efter 5 min maximalt cykelarbete är glykogensänkning större i typ II än i typ I fibrer (6). Sprintträning påverkar också båda fibertyperna, men i det här fallet har man gjort bedömningen utifrån förändringar i kreatinfosfat och finner att sänkningen är betydligt större i typ II än i typ I fibrer (5).

Koncentration av fria aminosyror i olika fibertyper

Koncentrationen av fria (inte proteindbundna) aminosyror skiljer mellan olika fibertyper (8, 12). Störst skillnad ser man för taurin som också förekommer i högst koncentration i muskeln; nivån av taurin hos relativt otränade

personer är ungefär dubbelt så hög i typ I som i typ II fibrer (Tabell 2). Även halten av tyrosin och fenylalanin skiljer mellan fibertyperna, men för dessa aminosyror är skillnaden betydligt mindre och dessutom är nivån högre i typ II fibrer (2).

Träningsformen tycks påverka taurinnivåerna då vältränade cyklister har samma koncentration av taurin i typ I och typ II fibrer (Tabell 2). Noteras bör att nivån i typ I fibrer är densamma hos de vältränade cyklisterna som hos de relativt otränade försökspersonerna, men nivån i typ II fibrer är markant förhöjd hos cyklisterna. Nivån av taurin tycks således öka som en effekt av regelbunden träning, vilket kan tänkas påverka den fysiska uthålligheten och återhämtningen efter träning. Även nivån av glutaminsyra verkar påverkas av träningsgraden eftersom



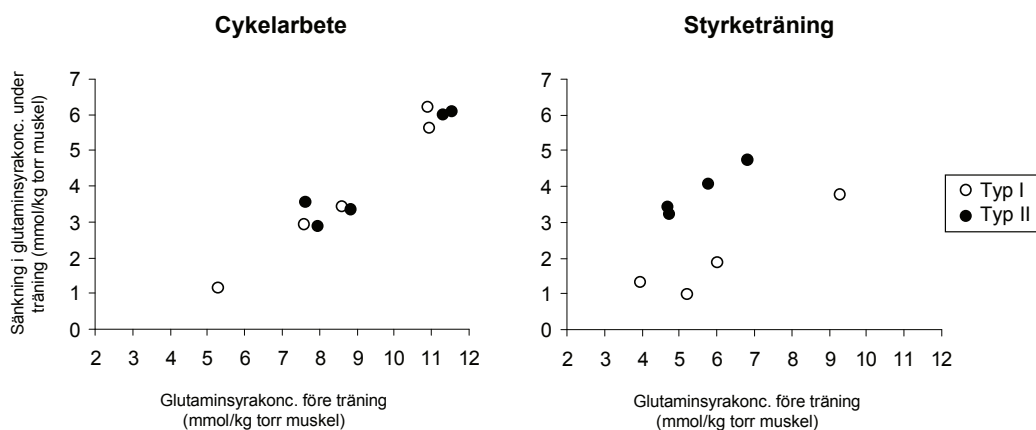
nivån är högre hos tränade jämfört med relativt otränade individer, men i detta fall är nivån högre i båda fibertyperna (Tabell 2).

Förändring i nivå av fria aminosyror under träning och återhämtning

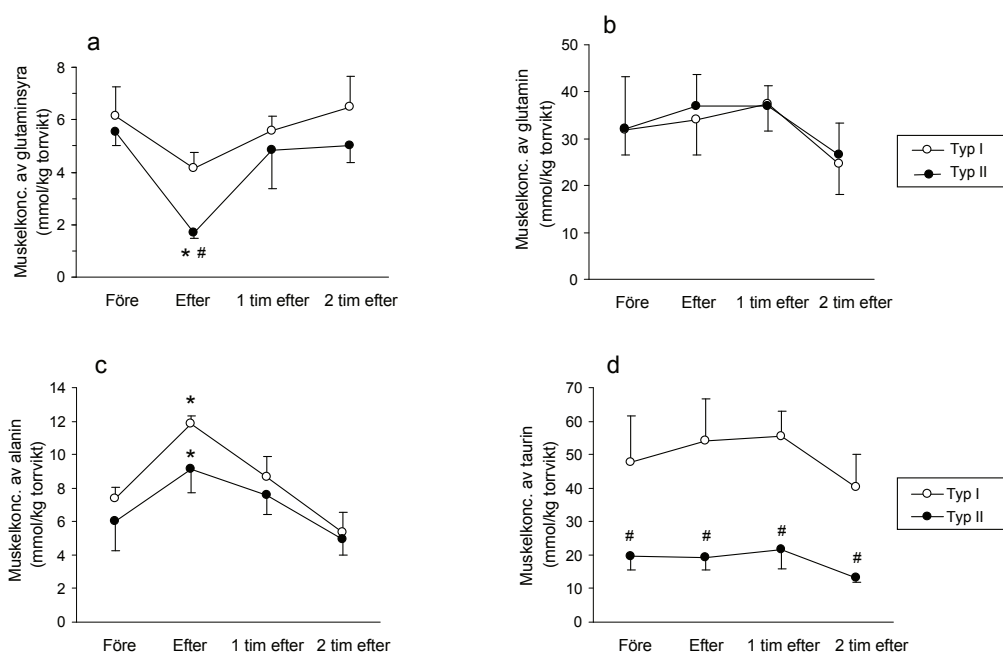
Cykelarbete i 80 min påverkar halten av fria aminosyror relativt lika i typ I och typ II fibrer; koncentrationen av glutaminsyra sjunker med 45 % och alanin ökar med 20 % i båda fibertyperna. Även halten av de aromatiska aminosyrorna tyrosin och fenylalanin ökar i både typ I och typ II fibrer. Efter som ingen av dessa aminosyror omsätts i muskeln tyder det på att muskelpro-

Aminosyra	Otränade		Tränade	
	Typ I	Typ II	Typ I	Typ II
Glutaminsyra	6,1	5,5	8,7	9,5
Glutamin	34	34	38	41
Taurin	46	18	53	55
Grenade aminosyror	1,9	2,1	1,8	2,0

Tabell 2. Koncentration av aminosyror i typ I och typ II fibrer hos relativt otränade unga män och hos uthållighetstränade unga män. Värden anges i mmol/kg torr muskel.



Figur 2. Korrelation mellan initiala nivån av glutaminsyra och nedgången i glutaminsyra i typ I och typ II fibrer under olika typer av arbete. Vänstra bilden visar resultat från fem vältränade cyklister som cyklade på en belastning motsvarande 70 % av maximal syreupptagning i 80 min och högra bilden visar resultat från fyra relativt otränade unga män som utförde ett styrketräningspass i form av benpress (4 x 10 repetitioner på 80% av 1RM).



Figur 3. Förändringen i koncentration av a) glutaminsyra, b) glutamin, c) alanin och d) taurin i typ I och typ II fibrer under och efter ett styrketräningspass (benpress 4 x 10 repetitioner på 80 % av 1 RM). Värdena anger medelvärde \pm SE för fyra försökspersoner. * $p < 0.05$ vs. före träning, # $p < 0.05$ för typ I vs. typ II.

tein bryts ned under träningen. Dessa data visar också att båda fibertyperna har varit aktiva under cykelarbetet (8).

Effekten av styrketräning i form av benpress (4 x 10 repetitioner på 80 % av 1 RM) är till viss del lik den som sker i samband med cykelarbete, glutaminsyra sjunker kraftigt och alanin och de aromatiska aminosyrorerna ökar. Skillnaden mot cykelarbete är betydligt större i typ II än i typ I fibrerna, 70 % jämfört med 30 %, vilket tyder på att typ II fibrerna bidragit i högre grad till kraftutvecklingen. I båda studierna erhålls en korrelation mellan den initiala koncentrationen av glutaminsyra och nedgången i glutaminsyra (Fig. 2). Den initiala nivån av glutaminsyra liksom nedgången under träning varierar mellan olika individer. Intressant är att studera om den initiala nivån kan påverka prestationsförmågan på liknande sätt som glykogen, dvs. om en hög initial koncentration av glutaminsyra är gynnsam för prestationen. Nivån av taurin och glutamin, de två aminosyror som finns i störst mängd i muskeln, påverkas inte av vare sig cykelarbete (8) eller styrketräning, men efter 2 tim återhämtning tenderar båda aminosyrorerna att vara reducerade (Fig. 3).

Trots att man ser så markanta förändringar i glutaminsyra och alanin i båda fibertyperna efter styrketräning så sker det en snabb återgång till vilonivå. Figur 3 visar att redan 1 tim efter styrketräning är nivån av dessa aminosyror tillbaka på samma nivå som innan träning.

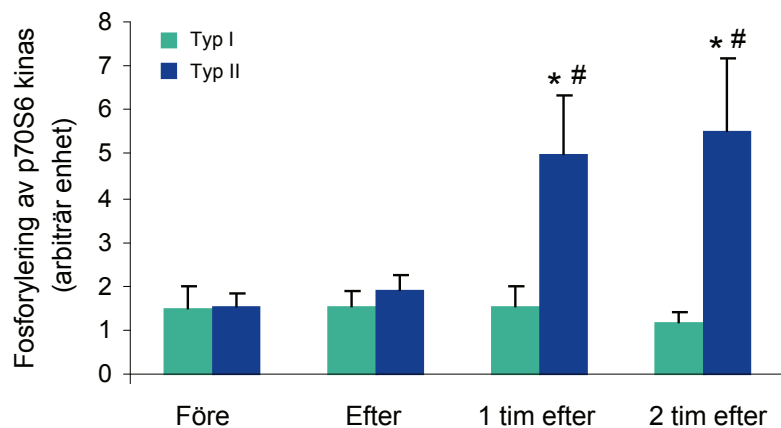
Aktivering av signalvägar i proteinsyntesen efter träning

Förändringarna i aminosyrakoncentration efter cykelarbete och styrketräning visar att proteinomsättningen påverkas, men det går emellertid inte att avgöra om det är syntesen eller nedbrytningen av protein som påverkas eller både och. Nedbrytningen av protein är betydligt mer komplex än syntesen och det finns ingen relativt enkel metod för att mäta nedbrytningen av muskelprotein. Syntesen däremot kan studeras genom att mäta aktiveringen av vissa nyckelenzym i det nätverk av reaktioner som stimulerar nybildningen av protein. Det sista steget i detta nätverk av reaktioner är det ribosomala enzymet S6 som aktiveras av proteinet p70S6 kinas (se Fig. 4). Aktiveringen av p70S6 kinas har i en tidigare undersökning visat sig korrelera till muskeltillväxt (13). Olika typer av maximala kontrak-



Träning → mTOR → p70S6 kinas → S6 → Proteinsyntes

Figur 4. Tänkbar signalväg som aktiveras i proteinsyntesen i samband med träning.



Figur 5. Fosforylering av enzymet p70S6 kinas i typ I och typ II fibrer direkt efter och i återhämtningsfasen efter ett maximalt excentriskt arbete (4 x 6 maximala isokinetiska kontraktioner). Värdena anger medelvärde ± SE för sex försökspersoner. *p<0.05 vs. före träning, #p<0.05 för typ I vs. typ II.

tioner, isometriska, excentriska och koncentrisk, aktiverar både typ I och typ II fibrer (3), men förmågan att hypertrofiera tycks emellertid variera mellan olika fibertyper. De snabba typ II fibrerna ökar mer i tvärsnittsytan än de långsamma typ I fibrerna vid styrketräning (14). Intressant är därför att fosforylering och aktivering av p70S6 kinas endast ökar i typ II fibrerna efter maximala excentriska kontraktioner. Ingen signifikant förändring noterades

i typ I fibrerna (Fig. 5). Aktiveringen av p70S6 kinas i de snabba typ II fibrerna kan vara en möjlig förklaring till att dessa fibrer hypertrofierar i större utsträckning vid styrketräning. En förhöjd aktivitet av p70S6 i typ II fibrerna kvarstår 2 tim efter träning dvs. betydligt längre än förändringen i fria aminosyror. En aktivering av p70S6 kinas i återhämtningsperioden efter träning är i linje med den långvariga ökningen i proteinsyntes som noterats på



hel muskel efter styrketräning. Ända upp till 48 tim efter styrketräning är syntesen av muskelprotein förhöjd (10).

Sammanfattning

Våra resultat tyder på att såväl uthållighets- som styrketräning påverkar koncentrationen av fria aminosyror i typ I och typ II fibrer. Uthållighetsträning verkar ha relativt lika påverkan på båda fibertyperna, medan styrketräning har en betydligt större effekt på de snabba typ II fibrerna. Mest markant är den kraftiga sänkningen av halten glutaminsyra i typ II fibrerna efter styrketräning. Nivån av taurin, som inte förändras under och efter träning, tycks däremot öka i samband med regelbunden uthållighetsträning. Nivån är fördubblad i typ II fibrerna hos tränade jämfört med relativt otränade individer och nivån i typ II fibrerna är lika hög som i typ I fibrerna. Efter styrketräning ses en aktivering av enzym som stimulerar proteinsyntes endast i typ II fibrerna. Till skillnad mot den snabba återgången av aminosyrakoncentration till vilonivå kvarstår effekten på enzymaktivering betydligt längre efter träningspasset, vilket med stor sannolikhet har betydelse för muskelns återhämtning efter träning.

Finansiellt stöd har erhållits från Centrum för idrottsforskning och Gymnastik- och idrottshögskolan i Stockholm.

Kontakt:

eva.blomstrand@gih.se
birgitta.essen-gustavsson@kv.slu.se

Referenser

1. Blomstrand E & Essén-Gustavsson B (1987). Influence of reduced muscle temperature on metabolism in type I and type II human muscle fibres during intensive exercise. *Acta Physiol Scand* 131: 569-574.
2. Blomstrand E & Essén-Gustavsson B. Effect of resistance exercise on concentrations of free amino acids in plasma and in pools of type I and type II fibres in human muscle. Manuskrift.
3. Beltman JGM, Sargeant AJ, van Mechelen W & de Haan A (2004). Voluntary activation level and muscle fiber recruitment of human quadriceps during lengthening contractions. *J Appl Physiol* 97: 619-626.
4. Brooke MH & Kaiser KK (1970). Three "myosin adenosin-triphosphatase" systems: the nature of their pH lability and sulfhydryl dependence. *J Histochem Cytochem* 18: 670-672.
5. Esbjörnsson-Liljedahl M, Sundberg CJ, Norman B & Jansson E (1999). Metabolic response in type I and type II muscle fibers during a 30-s cycle sprint in men and women. *J Appl Physiol* 87: 1326-1332.



6. Essén B (1978). Glycogen depletion of different fibre types in human skeletal muscle during intermittent and continuous exercise. *Acta Physiol Scand* 103: 446-455.
7. Essén-Gustavsson B & Henriksson J (1984). Enzyme levels in pools of microdissected human muscle fibres of identified type. Adaptive response to exercise. *Acta Physiol Scand* 120: 505-515.
8. Essén-Gustavsson, B. & Blomstrand, E (2002). Effect of exercise on concentrations of free amino acids in pools of type I and type II fibres in human muscle with reduced glycogen stores. *Acta Physiol Scand* 174: 275-281.
9. Essén B, Jansson E, Henriksson J, Taylor AW & Saltin B (1975). Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 95: 153-165.
10. Phillips SM, Tipton KD, Aarsland A, Wolf SE & Wolfe RR (1997). Mixed muscle protein synthesis and breakdown after resistance exercise in humans. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 273: E99-E107.
11. Sahlin K, Söderlund K, Tonkonogi M & Hirakoba K (1997). Phosphocreatine content in single fibers of human muscle after sustained submaximal exercise. *Am J Physiol* 273: C172-C178.
12. Tallon MJ, Harris RC, Maffulli N & Tarnopolsky MA (2007). Carnosine, taurine and enzyme activities of human skeletal muscle fibres from elderly subjects with osteoarthritis and young moderately active subjects. *Biogerontology* 8: 129-137.
13. Terzis G, Georgiadis G, Stratakos G, Vogiatzis I, Kavouras S, Manta P, Mascher H & Blomstrand E (2008). Resistance exercise-induced increase in muscle mass correlates with p70S6 kinase phosphorylation in human subjects. *Eur J Appl Physiol* 102:145-52.
14. Tesch PA (1988). Skeletal muscle adaptations consequent to long-term heavy resistance exercise. *Med Sci Sports Exerc* 20: S132-S134.
15. Åstrand P-O & Rodahl K (1986). *Textbook of Work Physiology*, 3rd ed. McGraw Hill, New York.

Ord och begreppslista

Adenosintrifosfat (ATP)	energirik förening
Alanin	aminosyra
ATPAs	enzym som spjälkar ATP
Fenylalanin	aminosyra
Glutamin	aminosyra
Glutaminsyra	aminosyra
Grenade aminosyror	leucin, isoleucin och valin
Kreatinfosfat	substrat vid högintensiv träning
Myosin	kontraktilt protein
mTOR	centralt protein vid stimulering av proteinsyntes
NADH	reducerad nicotinamid adenin dinukleotid (coenzym)
P70S6 kinas	enzym som stimulerar proteinsyntes
1 RM	maximal kraft vid en kontraktion (repetition)
Taurin	aminosyra
Tyrosin	aminosyra