

## 단련한 흰쥐의 속근 및 지근에 Glycogen 과저장이 운동 지구력에 미치는 영향

연세대학교 의과대학 생리학교실

연 동 수 · 황 수 관 · 김 인 숙  
고 성 경 · 남 택 상 · 강 두 희

### = Abstract =

#### Effects of Glycogen Supercompensation in Fast and Slow Muscles on Maximal Running Time of Endurance-trained Rats

Dong Soo Yeoun, Soo Kwan Hwang, In Sook Kim, Seong Kyeong Ko,  
Taick Sang Nam, Doo Hee Kang

*Department of Physiology, Yonsei University College of Medicine*

This study was carried out to investigate relationships between maximal running time (MRT) and glycogen supercompensation in fast twitch white fibers (white vastus, WV), fast twitch red fibers (red vastus, RV) and slow twitch red fibers (soleus muscle, SM) of endurance-trained rats. Male rats of a Sprague-Dawley strain were divided into the trained groups and untrained groups. Untrained groups were acquired to run on the treadmill 10 minutes for 3 days and remained rest and maintained with mixed diet for 4 weeks. For last 10 days of resting period, the untrained rats were divided into 3 groups i.e. mixed diet (untrained control), high and low carbohydrate (CHO) diet groups. And each group was subdivided into 2 groups, one group was tested for the MRT and the other was sacrificed to measure the blood glucose, blood lactate, glycogen contents of liver and muscles.

The experimental groups were trained on treadmill by a modified method of Constable et al. (1984) maintained with mixed diet for 4 weeks. After measurement of MRT of this group, they were also divided into high and low CHO groups and fed with these diet for 2 days and MRT of each group was measured again to see the effect of high or low CHO feeding on the MRT. Each group was maintained with the same diet for next 2 days during which some of the rats were sacrificed at given time intervals for the measurements of blood glucose and lactate, liver and the muscles glycogen.

The results were summarized as follows;

- 1) In the untrained group, there were no significant differences between subgroups in MRT, glycogen content of SM, RV and WV. But blood glucose concentration and glycogen content of liver of low CHO group were significantly lower than those of mixed diet group.
- 2) The MRT and glycogen content of SM, RV and WV of trained mixed diet group were significantly increased compared to those of untrained mixed diet group, but there was no significant difference in glycogen content of liver.
- 3) MRT of trained mixed, high CHO and low CHO groups were  $137 \pm 9.8$ ,  $176 \pm 9.8$  and  $129 \pm 7.3$  min respectively with the significant difference between them.

\*이 논문은 1987년도 연세대학교 의과대학 교수연구비 및 연구장사 연구비의 지원에 의해 이루어진 것임.

4) There were no differences in blood lactate concentrations between the trained high and low CHO groups immediately after maximal running and during recovery period.

5) Glycogen contents in RV and SM of trained high CHO group were significantly increased, and glycogen contents in RV, WV and liver of trained low CHO group were significantly decreased compared to those of trained mixed diet group.

6) Immediately after maximal running, the blood glucose concentrations of trained high CHO and low CHO groups were  $73 \pm 4.0$  and  $67 \pm 6.9$  mg% respectively. The blood glucose of the trained high CHO group was fully recovered within one hour by feeding. But blood glucose concentration of low CHO group was slowly recovered up to  $114 \pm 4.1$  mg% after two hours of feeding and maintained. Those values were still significantly lower than that of trained mixed diet group. The synthetic rates of glycogen in liver and muscles during the recovery period followed the similar time course of the blood glucose recoveries in each group.

These results suggest that an increase in MRT of trained high CHO group was attributed to the glycogen supercompensation in slow twitch muscle fibers. And a decrease in MRT of trained low CHO may be due to decreased glycogen contents of liver and muscles. The results also suggest that glycogen supercompensation was more evident in slow twitch red fibers of endurance-trained rats and blood glucose is one of the limiting factors of glycogen synthesis.

**Key Words:** Glycogen supercompensation, Maximal running time, Slow muscle, Fast muscle

## 서 론

Glycogen은 근육운동의 중요한 energy원이며, 지구력 운동 능력을 결정하는 주된 요소로서 간 및 근육등에 저장되어 있다가 운동시 해당 작용을 거쳐 energy로 이용된다(Hermansen et al., 1967). Hultman(1967)에 의하면 사람에서 신체 운동 지구력은 운동을 하기전에 체내에 glycogen이 얼마나 많이 저장되었느냐에 따라 결정된다고 하였으며 Bergstrom et al.(1967)은 최대산소소모량의 60~85% 정도에 해당되는 장거리 운동의 지속시간은 근육내 glycogen 함량과 직접적인 관련이 있다고 하였다. 또 Smith (1983)는 운동 수일 전에 고당질 식이 공급으로 근육 glycogen 함량을 증가시키면 지구력 운동능력이 증가되고 저당질 식이를 공급하면 지구력이 감소된다고 보고한 바 있다. 그리고 Bergstrom & Hultman (1972)은 식이요법과 동시에 훈련을 통하여 체내 glycogen을 평상시보다 2~3배 과저장(glycogen supercompensation)시킬 수 있다고 하였다. 이런 방법으로 체내에 glycogen을 증가시키면 지구력이 증가되어 장거리 경기시에 기록이 단축된다는 여러 보

고 가 있다(Bergstrom & Hultman, 1972, Kwon et al., 1984, Sherman & Costill, 1984, Elliot & Goldberg, 1985). 이에 반해 근육 glycogen 과저장이 지구력에 별 영향이 없었다는 상반된 보고(Phinney et al., 1983)도 있어 일정한 양상을 볼 수 없는 실정이다.

한편 근육 glycogen은 세포내에서 phosphorylase, glycogen synthetase와 복합체를 이루어 저장되는데 과저장된 glycogen은 복합체를 이루지 못한 상태로 존재하며 acid에 대한 용해도가 다른 것 등 그 저장 양상이 같지 않다고 한다(Jansson, 1981). 또 안정 시 흰쥐에서 glycogen synthetase의 활성도는 속근보다 지근에서 높은 반면, glycogen 함량은 오히려 속근에서 높다고 보고되었다(Terjung et al., 1974). 따라서 muscle glycogen이 과저장되는 양상은 근섬유의 종류마다 다를 가능성이 많다.

또한 간장은 근육보다 glycogen을 단위조직 무게당 10배 정도의 많은 양을 저장하고 있으며, 흰쥐에 수영운동처럼 가벼운 운동을 시키면 근육 glycogen 고갈보다는 간장 glycogen 고갈과 저혈당이 먼저 나타나 운동이 중단된다고 한다(Reitman et al., 1973). 그러므로 흰쥐에서 근육 glycogen과 함께 간장 glycogen의 함량도 지구력을 결정하는 중요한 요

소임을 알 수 있다(Terjung et al., 1972). 체내에 glycogen을 과저장시키기 위해서는 장시간 운동을 통해 glycogen을 고갈 시킨후에 고당질 식이를 공급하는 것이 가장 효과적인 방법으로 알려졌다(Bergstrom & Hultman, 1972, Sherman & Costill, 1984). 그런데 흰쥐를 실험동물로 한 연구에서는 운동후 glycogen이 재합성되는 과정을 측정 보고(Terjung et al., 1974, Glenn & Brooks, 1980, Lamb et al., 1969)한 경우는 있으나 식이공급을 고당질 및 저당질 식이 등으로 구분하여 glycogen이 저장되는 양이 속근과 지근에 따라 얼마나 차이가 나며 이에 따라 지구력에는 어떤 영향을 미치는 지를 보고한 연구결과는 보기 드문 실정이다.

따라서 본 실험에서는 4주간 훈련시킨 흰쥐를 거의 완전히 지칠 때까지 운동을 시킨 후 고당질 및 저당질 식이를 2일간 공급한 다음 treadmill 상에서 최대 주행시간을 측정하였고, 그후 고당질 및 저당질 식이를 공급하면서 시간 경과에 따라 간 및 속근과 지근에서 glycogen 과저장이 일어나는 양상과 혈당 및 혈중 젖산농도의 변화를 측정하여 유의있는 결과를 얻었기에 보고하는 바이다.

## 실 험 방 법

### 1. 실험동물, 신체지구력 훈련 계획 및 식품조성

실험동물은 생후 6~8주된 체중 170 gm 내외의 흰쥐(Sprague-Dawley계) 수컷을 사용하였다. 실험 동물은 훈련군과 비훈련군으로 나누었고, 이를 식이종류에 따라 혼식군, 고당질군, 저당질군으로 총 6개 군으로 구별하였다. 여기서 훈련군의 혼식군을 훈련 대조군으로 하였고, 비훈련군의 혼식군을 비훈련 대조군으로 하였다.

비훈련군은 treadmill 속도를 0.8 MPH로 경사도는 8%에서 하루에 10분씩 3일간 주행 학습만을 시키고 이후 4주간 훈련을 중지 하였다.

훈련군은 훈련 첫날 treadmill 속도를 0.8 MPH로 경사도는 8%에서 10분간 주행 학습을 실시한 다음 이후 매일 10분씩 주행시간을 늘려 훈련 2주째부터는 60분씩 1주에 5일간 주행 훈련을 실시하였다. 훈련군의 총 훈련 기간은 4주간으로 하였다. 이때 흰쥐가 임의로 운동을 중단할 때는 treadmill 하단에 장

치된 전기자극 장치에 의해 20~30 volt의 전기자극을 받게 함으로써 계속하여 운동을 할 수 있도록 유도하였다.

훈련 기간 및 실험기간 중에 혼식, 고당질, 저당질 식이를 공급할 때 각 식이는 흰쥐가 임의로 섭취하게 하였다. 혼식 사료로는 삼양유지 사료 제품을 고당질 및 저당질 사료는 돈육, 동태, 감자, 옥수수 와 전분을 배합, 제작하여 사용하였는데(Korean Institute for Population and Health, 1987) 전체 열량중에서 당질이 차지하는 비율은 혼식, 고당질 및 저당질 사료에서 각기 50, 90 및 10%이었다.

### 2. 최대 주행시간의 측정

지구력 훈련에 의한 신체 운동 능력을 측정하기 위해 훈련군과 비훈련군 모두 treadmill 상에서 최대 주행시간을 측정하였다. 최대 주행시간 측정은 treadmill의 속도를 1.2 MPH, 경사도 17%에서 시행하였으며, 전기자극을 가하여도 treadmill 벨트 위로 오르지 못하고 운동을 정지하거나 신체균형을 유지하지 못하는 경우를 주행능력의 한계점으로 간주하고 이때까지의 운동 시간을 최대 주행시간으로 하였다.

훈련군 및 비훈련군의 훈련기간, 식이 공급기간 및 처치 실험기간의 시간표를 요약하여 제 1도에 나타내었다. 비훈련군(60마리)에서 대조군, 고당질 및 저당질군은 3일간 주행학습을 시킨다음 4주간 훈련중지 시켰다. 훈련중지 기간중에는 계속 혼식 식이를 공급하였는데 이중 고당질군과 저당질군은 훈련 중지 기간중 마지막 10일동안 고당질 및 저당질 식이를 공급하였다. 이들을 다시 각기 2군으로 분류하여 한 군은 최대 주행시간을, 또 한 군은 각 부위별 glycogen과 혈당 및 혈중 젖산 농도를 측정하였다.

훈련군에서 대조군, 고당질 및 저당질군은 훈련 기간동안 모두 혼식 식이를 공급하였다. 훈련군의 최대 주행시간 측정은 Bergstrom & Hultman (1972) 방법과 Sherman & Costill (1984)의 방법에 준하였다. 즉 지구력 훈련이 끝난 흰쥐의 최대 주행시간을 측정하여 이를 훈련 대조군의 최대 주행시간으로 하였고, 흰쥐가 이렇게 탈진된 상태에 도달하였다더라도 2일후에는 운동 지구력이 정상으로 회복되는 것으로 간주하고, 이 2일간 고당질 및 저당질 식이를 공급

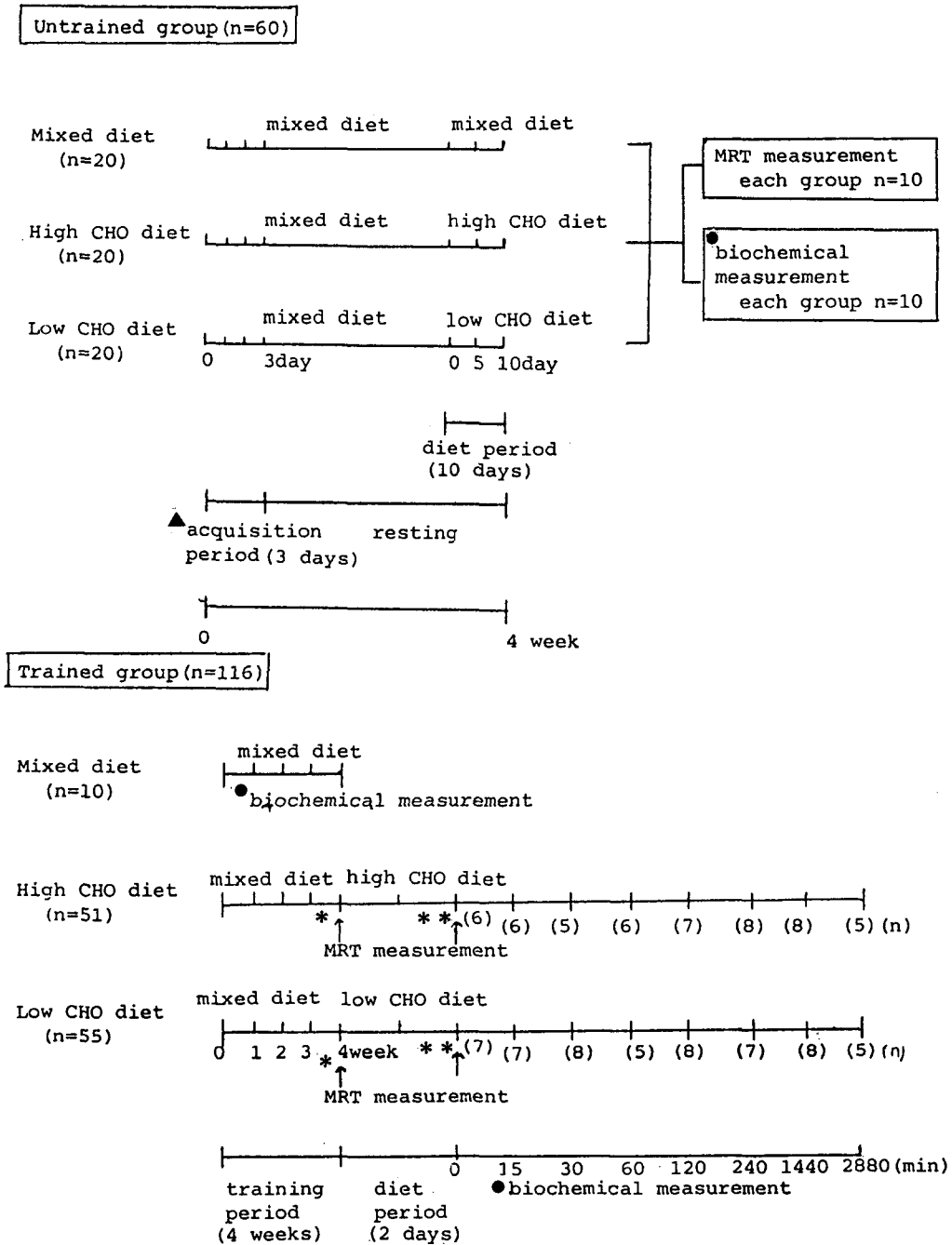


Fig. 1. Diagram of experimental schedule.

- ; Biochemical measurements included determination of blood glucose, blood lactate concentration and glycogen content.
- \*; MRT of trained control group.
- \*\*; MRT of trained high and low carbohydrate (CHO) diet groups.
- ▲; Acquired to run on the treadmill 10 minutes for 3 days.

한 다음 이 흰쥐들의 최대 주행시간을 다시 측정하여 이를 고당질 및 저당질 식이 공급에 따른 최대 주행시간으로 하였다. 또 최대 주행시간 측정이 끝난 흰쥐에 다시 고당질 및 저당질 식이를 공급하여 0, 15, 30, 60, 120, 240, 1440(24시간) 및 2880분(48시간) 후에 각 부위별 glycogen과 혈당 및 혈중 젖산농도를 측정하였다. 훈련대조군의 각 부위별 glycogen 함량과 혈당, 혈중 젖산농도는 4주간의 지구력 훈련이 끝난 직후의 흰쥐 10마리에서 측정하여 고당질 및 저당질군의 성적과 비교하였다.

### 3. glycogen, 혈당, 혈중 젖산농도 측정

흰쥐의 골격근중 soleus muscle (SM)은 주로 지근 섬유로 구성되어 있으며 vastus lateralis muscle의 superficial portion (white vastus, WV)은 주로 속근 섬유로 deep portion (red vastus, RV)은 주로 중간형의 근섬유로 구성되어 있다(Ariano et al., 1973). 따라서 본 실험에서는 SM, MV 및 RV를 각각 지근, 속근 및 중간형의 근육으로 간주하여 이들의 glycogen의 함량 변동을 측정하였다.

흰쥐를 두부 절단으로 희생시킨후 시험관에 약 4 ml의 혈액을 받은 다음 혈당은 glucose oxidase, peroxidase, O-dianisidine을 이용하는 Middleton (1968)의 방법으로, 혈중 젖산 농도는 lactic dehydrogenase을 이용한 Marbach & Weil (1967)의 방법으로 측정하였다. 이와 동시에 glycogen은 간조직과 SM, RV, WV를 각기 100~300 mg 정도를 신

속히 분리 절제하여 torsion balance로 무게를 재측한 후 조직을 KOH 용액에 넣어 증탕하여 glycogen을 추출하고 이를 HCl 용액으로 glucose로 가수분해 (Good et al., 1933) 시킨 후 이 glucose를 위의 Middleton(1968)의 방법으로 측정하였다.

## 실 험 결 과

### 1. 비훈련군 및 훈련 대조군에서 식이 종류에 따른 최대 주행시간과 각 부위별 glycogen 및 혈당의 변화

비훈련군에서 근육 부위별 glycogen 함량은 제 1 표에 나타낸 바와 같이 식이 종류에 따라 유의있는 차이는 없었으나 간장 glycogen 함량과 혈당은 비훈련 저당질군이 비훈련 대조군 및 고당질군에 비해 유의있게 감소하였다. 또한 비훈련군에서 식이 종류에 따른 최대 주행시간은 각 군마다 유의있는 차이가 없었다(제 2 도). 이는 지구력 훈련을 받지않은 흰쥐에서 지구력 운동 능력의 결정적인 요소는 적어도 근육이나 간장내 glycogen 함량은 아니라는 것을 암시한다.

반면에 안정시 훈련 대조군은 비훈련 대조군에 비해 간장 glycogen 함량과 혈당에 유의있는 차이는 없었으나, SM, RV 및 WV내 glycogen 함량이 각기 21, 13 및 16%씩 유의있게 증가하였다(제 1 표). 또 훈련 대조군의 최대 주행시간도 비훈련 대조군에서의  $25 \pm 6.4$ 분에서  $137 \pm 7.4$ 분으로 유의있게 증가하

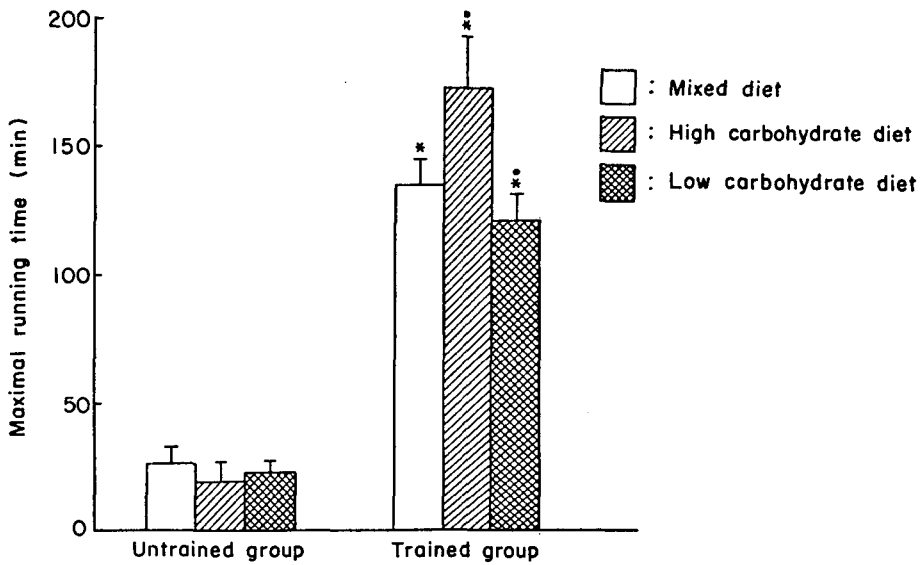
Table 1. Effects of training and various diets on MRT, glycogen content and blood glucose concentration

		Untrained group			Trained group
		mixed diet	high CHO diet	low CHO diet	mixed diet
Glycogen content (mg/g·tissue)	SM	3.47±0.46	3.56±0.84	3.32±0.78	*4.21±0.55
	RV	5.31±0.47	5.22±1.03	5.02±0.74	*6.10±0.64
	WV	5.43±0.68	5.61±0.53	4.96±1.07	*6.28±0.78
	Liver	47.4±8.3	43.8±6.74	*24.3±7.92	41.2±3.37
blood glucose concentration(mg%)		121±7.1	123±6.5	*104±5.9	125±3.4

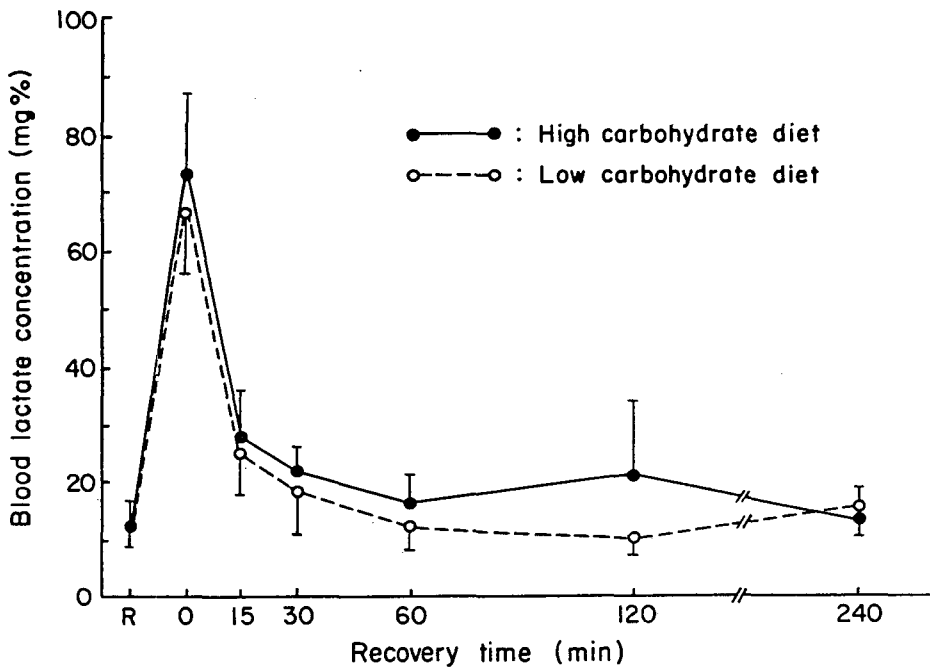
Mean ± S.E.(n = 10)

\* P < 0.01: compared to untrained mixed diet (control) group.

SM: soleus muscle, RV: red vastus, WV: white vastus



**Fig. 2.** Effects of training and varying CHO content in the diets on MRT.  
 Mean  $\pm$  S.E. (each subgroup of untrained group  $n=10$ , trained mixed (control), high CHO and low CHO diet group  $n$  were 106, 51 and 55 respectively)  
 \* ;  $P < 0.01$ : compared to untrained control group  
 ● ;  $P < 0.01$ : compared to trained control group



**Fig. 3.** Time-course of changes of blood lactate concentration in trained high and low CHO groups during recovery period. R(Resting) represents the value of trained control group.  
 Mean  $\pm$  S.E. ( $n=5-8$  for trained high and low CHO diet groups.  $n=10$  for trained control group(R))

였다(제 2 도).

이상의 결과로 비훈련군에서는 식이 종류에 따른 최대 주행시간 즉 지구력에는 차이가 없으며, 지구력 훈련을 받으면 고당질 식이가 아닌 혼식을 하더라도 비훈련 대조군에 비해 근육 glycogen 함량이 증가한다는 것을 알 수 있었다(제 1 표).

## 2. 훈련군의 식이종류에 따른 최대 주행시간 및 회복기시 혈중 젖산 농도의 변화

훈련군에서 식이종류에 따른 최대 주행시간의 변동을 비훈련군과 함께 제 2 도에 나타내었다. 비훈련 대조군에 비해 훈련 대조군은 최대 주행시간이 위에서 논술된대로  $25 \pm 6.4$ 분에서  $137 \pm 7.4$ 분으로 증가하여 지구력 훈련으로 인한 신체 적응 현상을 보였다. 또 훈련군에서도 식이 종류에 따라 최대 주행시간은 달라지는 데 훈련 고당질군의 최대 주행시간은  $176 \pm 9.8$  분으로, 훈련 대조군의 최대 주행시간  $137 \pm 7.4$ 분에 비해 유의있게 증가하였으며, 훈련 저당질군은  $123 \pm 7.3$ 분으로 유의있게 감소하였다. 즉 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서는 고당질 및 저당질 식이 공급에 따라 지구력이 각기 증가 또는 감소됨을 알 수 있다.

훈련 고당질 및 저당질군의 최대 주행 직후부터 4 시간까지의 혈중 젖산 농도의 변화를 제 3 도에 나타냈다. 최대 주행 직후 혈중 젖산 농도는 훈련 고당질군은  $73.4 \pm 14.1$  mg%, 훈련 저당질군은  $67.4 \pm 12.6$  mg%로 안정시  $13.4 \pm 3.8$  mg%에 비해 유의있게 높아 있었다. 그러나 훈련 고당질군과 훈련 저당질군간에 유의있는 차이는 없었으며 2군 모두 혈중 젖산농도는 최대 주행 1시간 후에는 정상범위로 회복되었고, 이후 4시간까지의 전 회복 기간 중에도 유의있는 차이가 없었다. 이는 혈중 젖산 농도 증가가 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서 고당질 및 저당질 식이 공급에 따른 최대 주행시간 변동에 주된 요인이 아니고 이와는 다른 요인에 의해 결정되었음을 암시한다.

## 3. 훈련군에서 최대 주행후 고당질 및 저당질 식이 공급에 따른 회복기 때 부위별 glycogen 함량과 혈당의 변화

최대 주행시간 측정이 끝난후 다시 2일간 고당질

및 저당질 식이를 공급한 흰쥐의 각 부위별 glycogen 이 시간 경과에 따라 재합성되는 과정을 제 2 표, 제 4 도 및 제 5 도에 나타내었다. 최대 주행직후에는 훈련 고당질 및 저당질군 모두 근육 glycogen이 거의 고갈 상태에 이르며( $0.5$  mg/g muscle tissue 이하). 이때 고당질 식이를 공급하면 4시간까지 근육 glycogen 함량은 지속적으로 증가하고 그 이후 2일까지는 별다른 변동없이 유지되는 양상을 보인다. 이는 Kochan et al. (1984)이 보고한 흰쥐에서 glycogen 고갈후 혼식을 공급했을 때 근육 glycogen 재합성이 4시간이면 끝난다는 결과와 일치한다. 훈련 고당질군의 WV는 식이 공급 2일후까지도 glycogen 함량이 비훈련 대조군에 비해 유의있게 증가되지는 않았으나, RV와 SM의 glycogen 함량은 고당질 식이 공급 2일후 유의있게 증가하였는데(제 4 도), 증가량은 RV와 SM에서 각기 21, 73%였다. 이러한 결과는 glycogen의 과저장이 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서는 속근섬유보다는 중간형의 섬유와 특히 지근 섬유에서 일어났다는 것을 나타낸다.

훈련 저당질군은 훈련 고당질군과는 달리 glycogen의 재합성이 서서히 일어나는데, WV와 RV는 식이 공급 2일 후에도 glycogen의 함량이 각각  $3.62 \pm 0.49$ ,  $4.11 \pm 0.56$  mg/g muscle tissue로 훈련 대조군에 비해 유의있게 낮게 유지된다(제 5 도). 그러나 SM내 glycogen은 식이 공급 4시간 후에는  $3.67 \pm 0.32$  mg/g muscle tissue까지 재합성되었으며, 이후 별다른 변동없이 2일간 유지되었는데 훈련 대조군  $4.21 \pm 0.55$  mg/g muscle tissue보다는 적은 값을 보였으나 유의있는 차이는 없었다. 반면 식이 공급후 4시간에서 2일째까지 훈련 저당질군의 SM내 glycogen 함량은 훈련 고당질군에 비해서는 유의있게 낮았다(제 2 표).

간장 glycogen 함량은 최대 운동직후에 훈련 고당질 및 저당질군 모두에서 거의 완전히 고갈( $1.0$  mg/g liver tissue)(제 2 표)되었는데 고당질 식이 공급 1일후 최대로 증가하여( $51.2 \pm 8.0$  mg/g liver tissue) 훈련 대조군( $41.2 \pm 6.4$  mg/g liver tissue)보다 약간 높은 값을 보였으나 유의있는 차이는 없었다. 저당질 식이공급 때는 간장내 glycogen 재합성이 매우 서서히 진행되어 식이 공급 2일후에는  $8.29 \pm 2.10$  mg/g liver tissue로 훈련 대조군에 비해 유의있게 낮았

**Table 2.** Effects of high and low CHO diets after maximal running on the glycogen contents in trained rats

			Recovery time after maximal running							
			0	15	30	60	120	240	1440	2880
SM	control	4.21 ±0.55								
	high CHO diet		0.24 ±0.03	0.41 ±0.03	0.71 ±0.07	1.08 ±0.17	3.22 ±0.30	*8.46 ±0.93	*7.15 ±0.71	*7.29 ±0.96
	low CHO diet		0.21 ±0.04	0.40 ±0.08	0.69 ±0.12	1.02 ±0.18	1.34 ±0.17	3.67▲ ±0.32	4.19▲ ±0.71	3.71▲ ±0.79
RV	mixed diet	6.10 ±0.64								
	high CHO diet		0.30 0.04	0.50 ±0.15	0.33 0.09	0.71 ±0.13	2.27 0.09	*6.80 ±0.50	*6.98 0.42	*7.40 ±0.56
	low CHO diet		0.12 0.03	0.22 ±0.11	0.37 0.11	0.46 ±0.15	0.75 0.12	**2.04▲ ±0.20	**3.98▲ 0.60	**4.11▲ ±0.66
WV	mixed diet	6.28 ±0.78								
	high CHO diet		0.16 0.33	0.45 ±0.09	0.56 0.10	0.57 ±0.13	1.54 0.28	6.25 ±0.68	5.66 0.62	5.95 ±0.92
	low CHO diet		0.30 0.07	0.40 ±0.06	0.37 0.11	0.50 ±0.19	0.78 0.11	**2.63▲ ±0.43	**4.21▲ 0.80	**3.62▲ ±0.49
Liver	mixed diet	41.21 ±6.37								
	high CHO diet		0.29 0.07	0.31 ±0.06	0.29 0.12	1.43 ±0.14	11.64 0.77	*22.48 ±2.72	51.15 ±2.72	47.66 ±7.31
	low CHO diet		0.31 0.06	0.39 ±0.10	0.43 0.10	0.64 ±0.16	3.07 0.98	**8.76▲ ±1.44	**8.93▲ 2.24	**8.29▲ ±2.10

Mean ± S.E (n=5-8 for trained high and low diet groups. n=10 for trained control group)

Glycogen content: mg/g tissue

Glycogen contents of all tissues of high and low CHO diet groups were lower than those of the control group until 120 min.

\*; Significantly (P<0.01) higher than control group.

\*\* ; Significantly (P<0.01) lower than control group.

▲; Significantly (P<0.01) lower than high CHO diet group.

다.

최대 주행후 고당질 및 저당질 식이를 공급했을 때 시간 경과에 따른 각 부위별 glycogen 재합성율을 제 3 표에 나타냈는 데, 훈련 고당질군은 식이 공급 1 시간후부터, 훈련 저당질군은 2 시간후부터 급격히 증가하는 양상을 보였다.

혈당은 제 6 도에서 보는 바와 같이 최대 운동 직후 훈련 고당질군은 73±4.0 mg%로, 훈련 저당질군은 67±6.9 mg%로 안정시 125±3.4 mg%에 비해 의의있게 감소하였다. 고당질 식이 공급 1 시간 후에는 혈당이 130±4.3 mg%로 완전히 회복되었고 이후 별

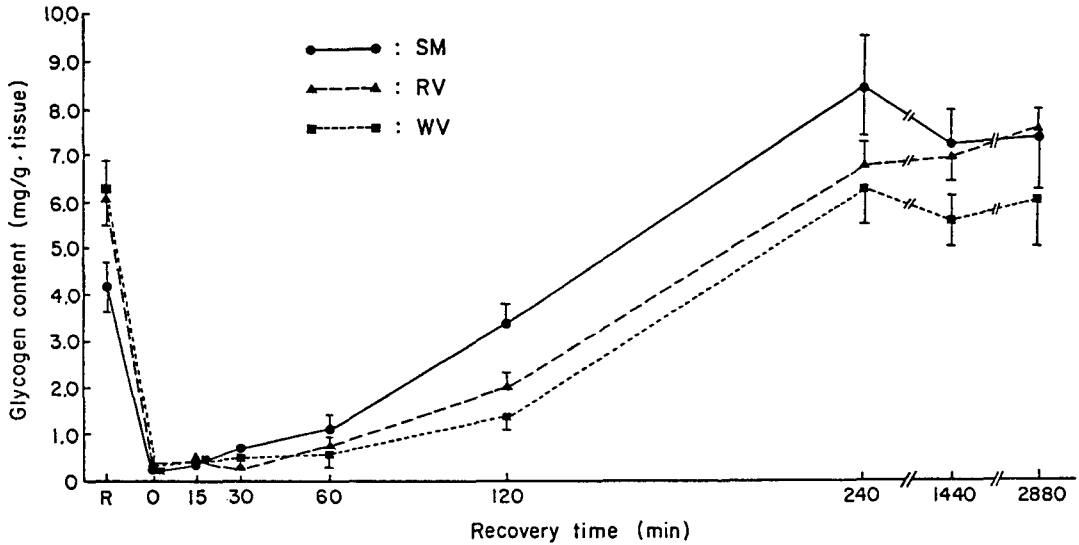
다른 변동없이 2일간 유지되었다. 저당질 식이 공급 시에는 혈당이 식이 공급 2 시간 후 114±4.1 mg%까지 서서히 회복되는 양상을 보였으나, 식이 공급 2 일째까지 계속 훈련 대조군 및 훈련 고당질군에 비해서 의의있게 낮은 값을 보였다.

## 고 찰

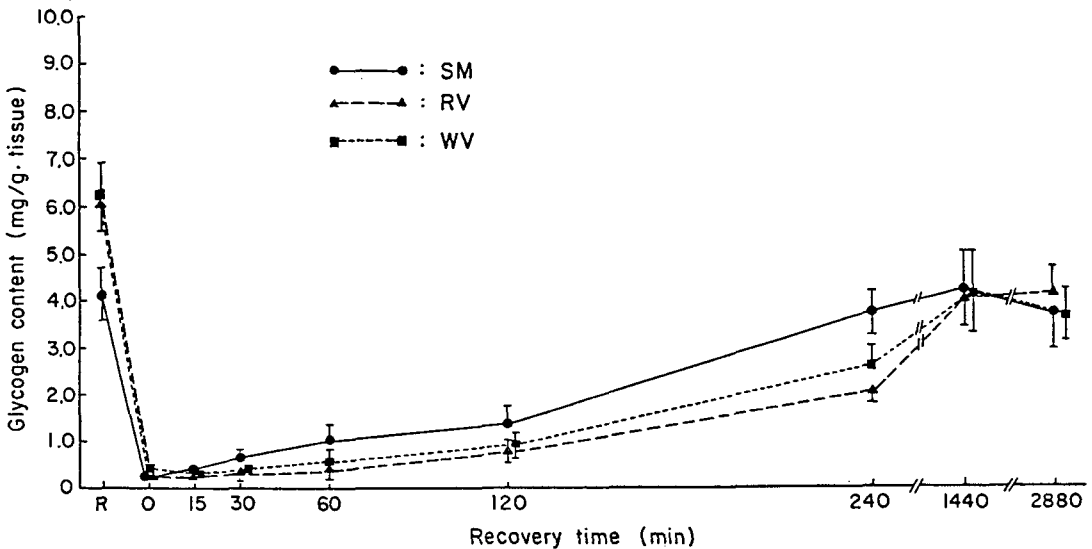
체내 glycogen은 지구력을 결정하는 주된 요소 (Hermansen et al., 1967)이며 지구력 운동을 계속하여 체내 glucose이 고갈되면, 탈진 상태에 이른다고



—연동수 의 5인 : 단련한 흰쥐의 속근 및 지근에 Glycogen 과저장이 운동 지구력에 미치는 영향—



**Fig. 4.** Effect of high CHO diet after maximal running on the resynthesis of muscle glycogen in trained rats. R(Resting) represents the values of trained control group. Mean  $\pm$  S.E. (n=5-8 for trained high CHO diet group, n=10 for trained control group (R)) This figure is drawn based on the data of table 2, high CHO group.



**Fig. 5.** Effect of low CHO diets after maximal running on the resynthesis of muscle glycogen in trained rats. R(Resting) represents the values of trained control rats. Mean  $\pm$  S.E. (n=5-8 for trained low CHO diet group, n=10 for trained control group (R)) This figure is drawn based on the data of table 2, low CHO group.

한다(Bergstrom & Hultman, 1972). 흰쥐에서 운동 중에 glycogen를 경구적으로 투여하면 운동중이라도 혈당과 근육 glycogen이 증가하여 treadmill 상에서 최대 주행시간이 증가된다고 하였고(Constable et

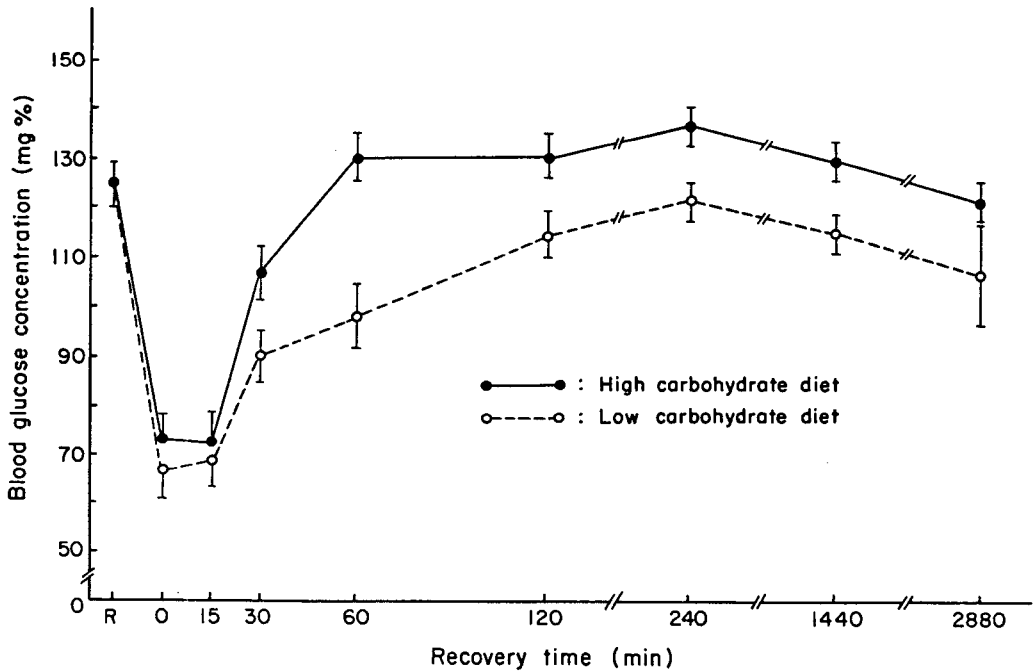
al., 1984, Kuipers, 1986), 또한 사람에서도 glucose 용액을 정맥 투여하면 근육 glycogen 소모가 감소되어 지구력이 증가되는 것이 보고되었다(Bergstrom &

Hultman, 1967). 그러나 Costil & Saltin (1974)에 의하면 사람에서는 운동중에 glucose 농도 2.5 g% 이상의 용액을 경구 투여할 경우 위 배출 시간이 현저히 지연되어 glucose와 수분의 흡수가 거의 일어나지 않는다고 보고하였다. 또한 사람에서는 운동중에 glucose를 섭취하여 혈당이 일부 증가하더라도, 이에 따라 혈중 insulin 농도가 증가하여, free fatty acid의 이용이 감소되는 등 에너지 이용에 오히려 장애가 되어 운동 능력이 떨어진다고 한다(Costill et al, 1977). 이와같이 장시간 운동중에 glucose 섭취는 낮은 혈당을 증가시키는데는 다소 도움이 될지 모르나 기록에는 별효과가 없다는 연구가 더 지배적이다.

**Table 3.** Effects of high and low CHO diet after maximal running on the glycogen synthesis rates in trained-rats

		Glycogen synthesis rate (mg/h/g-tissue)		
		0-60 min	60-120 min	120-240 min
high CHO diet	SM	0.84	2.14	2.62
	RV	0.41	1.56	2.27
	WV	0.41	0.97	2.36
	Liver	1.14	10.21	5.42
low CHO diet	SM	0.81	0.32	2.36
	RV	0.34	0.29	0.65
	WV	0.20	0.28	0.93
	Liver	0.33	2.43	2.85

Ahlborg et al. (1967)과 Hultman(1967)도 운동중에 당질 음료를 섭취하는 것보다는 운동을 하기전에 체내 당원질을 저장시키면 혈당의 유지는 물론 지구력이 증가된다고 하였고, Bergstrom & Hultman (1972)은 운동을 하기전에 체내에 glycogen이 얼마나 많이 저장되었느냐에 따라 장거리 운동 경기의 기록



**Fig. 6.** Effect of high and low CHO diets after maximal running on the recoveries of blood glucose concentration in trained rats.

R(Resting) represents the value of trained control rats.

Mean ± S.E.(n=5-8 for trained high and low diet groups. n=10 for trained control group (R))

에 많은 영향을 받는다고 하였다. 이로 미루어보아 지구력을 증가시키기 위해서는 장시간 운동이 지속되는 동안 glucose를 투여하는 방법보다 운동전에 체내에 glycogen을 많이 저장시키는 것이 중요함을 알 수 있다.

본 실험 결과에서 훈련 고당질군의 최대 주행시간이 훈련 혼식군(훈련 대조군)에 비해 39분이나 증가된 것은 근육 특히 지근의 glycogen 함량이 증가되었기 때문에 나타난 것으로 사료된다(제 2 표, 제 4 도). Glycogen 1g이 저장될 때는 수분이 2.7 ml가 같이 저장되었다가 glycogenolysis시 유리(Bergstrom & Hultman, 1972)된다고 한다. 따라서 근육내 glycogen 함량의 증가는 운동 energy 원의 증가뿐 아니라 탈수방지에 중요한 요소중의 하나인 수분도 증가되기 때문에 최대 주행시간의 증가는 단순히 energy 원으로서 glycogen의 양만이 관계하는 것은 아니지만 결과적으로 이러한 요소들이 중요한 자일 것으로 생각된다.

체내 glycogen 함량이 지구력에 가장 중요한 요소 중의 하나라는 사실을 감안한다면 glycogen의 재합성 정도가 운동 능력을 회복시키는데 중요한 과정임을 말한다. 실제로 흰쥐에서 간장 및 근육 glycogen이 모두 감소된 후 회복기 때 간장 glycogen의 재합성이 지구력 회복의 지표로 사용될 수도 있는데(Terjung et al., 1972), 이는 본 실험 결과(제 2 표)에서도 나타난 바와 같이 glycogen의 재합성이 근육보다 간장에서 더 서서히 진행되기 때문이다. 특히 훈련 저당질군에서 간장 glycogen은 식이 공급 2일째까지도 훈련 대조군의 20% 정도밖에 재합성되지 않았다. 또한 근육 glycogen도 훈련 저당질군이 훈련 대조군에 비해 서서히 재합성되며 식이 공급 2일 후에는 RV와 WV의 glycogen 함량이 훈련 대조군에 비해 유의하게 적은 값을 보였다(제 5 도). 또한 훈련 저당질군의 SM내 glycogen 함량은 훈련 고당질군에 비해 유의하게 적었다(제 2 표). 따라서 훈련 저당질군의 최대 주행시간의 감소는 간장 glycogen의 감소와 함께 근육 glycogen의 감소가 영향을 준 것으로 사료된다.

Armstrong & Phelps (1984)는 흰쥐의 하지근에서 지근, 속근 및 중간형의 근섬유의 분포율은 각기 평균 5.1, 76.2 및 18.7%라고 보고하였고, 전체 근육과

간장의 무게는 각기 체중의 30 및 4% 정도라고 보고되었다. 이상의 보고와 본 실험에서 사용한 흰쥐의 평균 체중( $258 \pm 9.1$  g)을 이용하여 근육 및 간장의 glycogen 양을 추정할 수 있었다. 이렇게 추정된 근육 및 간장의 glycogen을 합산한 총량은 훈련 대조군, 고당질군 및 저당질군에서 각기 870, 940 및 280 mg이었으며 훈련 고당질군은 훈련 대조군에 비해 70 mg이 더 증가되었고, 훈련 저당질군은 무려 590 mg이나 감소되었음을 추정할 수 있었다. 최대 주행시간은 전술한 대로 훈련 고당질군에서는 훈련 대조군에 비해 39분이 증가하였으며 훈련 저당질군에서는 14분이 감소되었다(제 1 도). 이와같이 최대 주행시간은 체내 glycogen 함량에 따라 영향을 받는 것은 사실이나 glycogen 함량의 변동에 따른 최대 주행시간의 변화 정도는 같은 비율로 나타나지는 않는다. 이는 아마도 체내 glycogen 함량과 혈당의 변동에 따라 운동중 각종 hormone의 혈중 농도가 변화했기 때문에 일어난 결과로 생각된다. 즉 Rennie 및 Johnson(1974)은 glycogen을 과저장시키면 과저장시키지 않을 때보다 장거리 운동시에 혈당을 더 높게 유지할 수 있고, 이때 단련된 선수의 혈중 insulin 농도는 비단련자에 비해 낮은 값을 유지함을 보고하였다. 또한 Galbo et al. (1975)은 장시간 운동이 계속되는 중에 혈당이 감소하게 되면 혈중 insulin 농도는 감소되고 glucagon과 epinephrine은 증가하게 되어 운동 energy 원으로 fatty acid의 이용이 증가된다고 하였다. 본 실험에서 각종 hormone의 혈중 농도를 측정하지는 않았지만 운동중에 훈련 고당질 및 저당질군에서 이들 hormone의 혈중 농도의 변화가 일어나 최대 주행시간에 영향을 주었을 가능성은 많다고 본다. 즉, 훈련 저당질군은 운동전에 이미 혈당과 체내 glycogen이 훈련 대조군 및 고당질군에 비해 낮은 상태에 있다(제 2 표, 제 6 도). 또 훈련 저당질군은 체내 glycogen 함량이 적으므로 운동중에 혈당이 훈련 고당질군에 비해 상대적으로 더욱 감소하게 된다면, 이로 인해 혈중 glucose이나 epinephrine의 증가로 fatty acid의 이용이 증가되어 glycogen 함량 감소에 따른 최대 주행시간의 감소를 어느 정도 보상했을 가능성은 많다고 본다. 그러나 운동중에 이들 hormone의 혈중농도에 변화가 일어났다 하더라도 이는 고당질 및 저당질 식이로 체내

glycogen의 함량을 변동시킨후 지구력 운동을 시킨 결과라는 사실을 감안한다면 최대 주행시간의 변동은 비록 직선적인 상관관계는 아니더라도 체내 glycogen 함량 변동에 따라 일어났다고 할 수 있을 것이다.

혈중 젖산농도는 glucose의 무산소 대사에 의해서 생성되는 것으로(Costill, 1970, Astrand & Rodahl, 1970), 이는 단시간 강한 운동시에 피로의 한계요인을 결정하는 것으로 중요한 의미를 갖는다. 즉 단시간 강한 운동시에 피로가 오고 더 이상 운동을 중단하는 것은 체내에 축적된 젖산이 주된 원인이라고 한다(Costill, 1970). 사람에서는 운동중에 혈중 젖산농도가 120 mg% 이상 올라가면 피로가 와 더 이상의 운동을 중단한다고 하며 장시간 운동은 주로 유산소 대사에 의해서 이루어지므로 젖산의 축적이 급증하지 않는다(Karlssohn & Saltin, 1970)고 한다. 본 실험에서도 최대운동후 혈중 젖산농도는 평균 70 mg% 정도이므로, 이때의 운동중단은 혈중 젖산농도의 증가때문이 아님을 알 수 있다. 또한 Renie & Johnson (1974)은 체내에 glycogen이 더 많이 저장되면 glycolysis가 증가되어 혈중 젖산농도가 더 증가한다고 보고하였는데, 본 실험에서도 훈련 고당질군이 훈련 저당질군에 비해 혈중 젖산농도는 다소 높은 값을 나타내었다. 그러나 이는 의의있는 차이가 아닐 뿐더러 이로 인해 최대 주행시간에 영향을 미치지 않았을 것으로 사료된다.

혈당은 최대 주행 후 훈련 고당질군은 식이 공급 후 30분까지, 훈련 저당질군은 2시간까지 훈련 대조군보다 의의있게 낮았으며, 또 훈련 저당질군은 훈련 대조군 및 고당질군보다 회복기 30분부터 2일째까지 계속 의의있게 낮게 유지되었다(제 6 도). Glycogen 재합성율(제 3 표)은 훈련 고당질군에서는 식이 공급 1시간이후부터 훈련 저당질군은 2시간이후부터 급격히 증가하는 양상을 보였다. 이처럼 혈당이 낮을 때 glycogen 재합성율이 적다는 것은 근육과 간장내 glycogen이 고갈된 후 glycogen 재합성에 혈당이 limiting factor로 작용한다는 것을 의미한다. 지구력 훈련을 수행하면 2가지 기전에 의해 glycogen 재합성이 증가하는데 하나는 근육 세포에서 당질의 투과도의 증가이며 다른 하나는 glycogen synthetase의 활성도의 증가이다(Kochan et al.,

1979). 근육 수축 활동 자체는 insulin과 비슷한 효과를 나타내어 glucose를 포함한 당당류의 근육 세포내로의 투과도를 증가시키며(Holloszy & Narahara, 1965, Ivy & Holloszy, 1981) 또 간장 세포에서와 달리 근육 세포에서 insulin receptor를 증가시킨다는 사실은 잘 알려져 있다(Bonen et al., 1986). 이렇게 운동후 근육 세포내로 glucose uptake가 증가한다면 glycogen 재합성도 증가할 수 있을 것이다. Zorzano et al. (1986)은 perfusion 실험을 통하여 안정시 흰쥐 하지근에서 glycogen의 이동량은 0.29 mg/h/g muscle tissue이며 운동후 perfusion 용액에 20,000  $\mu$ U/ml의 insulin을 투여했을 때는 2.93 mg/h/g muscle tissue로 증가한다고 보고하였다. 이는 본 실험에서 각 근육에서의 최대 glycogen 재합성율 2.36 ~ 2.62 mg/h/g muscle tissue (제 3 표)와 잘 부합된다. 즉 각 근육에서 glucose를 uptake한 것의 거의 대부분이 glycogen 재합성에 사용됨을 알 수 있다.

Total glycogen synthetase 활성도는 운동 훈련에 의해 증가되며 또한 근육내 glycogen 함량이 감소하면 활성화된 glycogen synthetase가 증가한다(Kochan et al., 1979, 1984). Glycogen synthetase에는 두 종류가 있는데, glucose 6-phosphate 농도가 높을 때 활성화되는 D form과 glucose 6-phosphate 농도와는 무관한 I form이 있다. 생리학적 조건에서는 glycogen 합성하는 데 I form이 일차적으로 관여한다고 한다(Piras et al., 1968). 또 근육내 glycogen 함량은 glycogen synthetase의 I form과 D form의 비율을 조절한다. 즉 Danforth(1965)와 Bergstrom et al. (1972)은 근육내 glycogen 함량이 정상일 때는 glycogen synthetase의 10~25%가 I form으로 존재하며 운동후 glycogen 함량이 감소하면 30~75%가 I form으로 존재한다고 보고하였다. 또한 근육 glycogen 과저장은 단지 운동을 실시하여 glycogen이 고갈된 부위의 근육에서만 일어난다고 한다(Bergstrom & Hultman, 1966). 따라서 훈련 고당질군에서 속근보다 지근에서 glycogen 과저장이 일어나는 것은 비록 최대 운동 직후에는 지근과 속근 모두에서 glycogen이 고갈되었더라도 지근섬유가 많이 참여하는 지구력 훈련을 4주간하였기 때문에 특히 지근 섬유에서의 glucose uptake의 증가, total glycogen synthetase 활성도의 증가 및 glycogen 고갈에 따른

glycogen synthetase의 I form으로의 전환 등이 작용하였기 때문이라고 볼 수 있다.

근육내 glycogen의 함량은 사람에서는 적절한 방법을 통하여 2~3배까지 증가시킬 수 있는데 (Bergstrom & Hultman, 1972) 본 실험에서는 고당질 식이 공급 2일후 glycogen 함량이 SM에서 173%로 RV에서는 121%로 증가되었으며 WV에서는 glycogen의 저장의 증가가 없었다(제 2 표, 제 4 도). 따라서 glycogen을 고갈시키는 방법이나 식이 방법 등을 개선하여 흰쥐에 더욱 많은 glycogen 과저장을 일으킬 수 있다면 흰쥐에서도 glycogen 과저장에 따른 최대 주행시간이 더욱 증가될 수 있을 것이다.

이상의 실험 결과로 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서 고당질 식이 공급시 최대 주행시간의 증가는 주로 지근에서의 glycogen 함량 증가로, 저당질 식이시 최대 주행시간의 감소는 간장 glycogen과 근육 glycogen 함량의 감소 때문에 나타난 것으로 사료되며 또 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서 glycogen의 과저장은 주로 지근 섬유에서 일어난 것으로 사료된다.

## 결 론

단련한 흰쥐의 속근 및 지근에 glycogen 과저장이 지구력이 미치는 영향을 규명하기 위하여 본 실험을 시행하였다. 체중 170 g 내외의 건강한 흰쥐 수컷을 비훈련군과 훈련군으로 구분하였고, 이를 다시 혼식군(대조군), 고당질군 및 저당질군으로 구분하였다.

비훈련군은 3일간의 주행 학습후 4주간의 훈련중지 기간중에 혼식을 계속 시키다가 마지막 10일간 고당질 및 저당질 식이를 공급한 후 4주 계속 혼식을 시킨 혼식군(비훈련 대조군)과 비교하였다.

훈련군은 treadmill 상에서 4주간 지구력 훈련을 실시하였으며, 그후 지칠 때까지 운동을 시킨다음, 2일간 고당질 및 저당질 식이를 공급한 후 최대 주행시간을 측정하여 혼식군(훈련 대조군)과 비교하였다. 그리고 최대 주행시간의 측정이 끝난 흰쥐에 다시 2일간 고당질 및 저당질 식이를 공급하면서 시간 경과에 따라 주로 지근섬유로 구성된 soleus muscle (SM)과 주로 속근 섬유로 구성된 white vastus (WV) 및 중간형의 섬유로 구성된 red vastus (RV)의 glycogen 함량과 간장 glycogen 함량을 측정하여 혼

련 대조군과 비교하였다. 이와 더불어 혈당 및 혈중 젖산 농도를 측정하여 다음과 같은 결과를 얻었다.

1) 비훈련군에서 고당질군 및 저당질군의 최대 주행시간은 비훈련 대조군에 비해 유의있는 차이가 없었고, 근육 glycogen 함량에서도 유의있는 차이는 없었으나, 간장 glycogen 함량 및 혈당은 비훈련 저당질군이 비훈련 대조군에 비해 유의있게 낮았다.

2) 훈련 혼식군의 최대 주행시간은  $137 \pm 7.4$ 분으로 비훈련 혼식군의  $25 \pm 6.4$ 분에 비해 유의있게 증가했으며, SM, RV 및 WV의 glycogen 함량도 모두 유의있게 높았다. 그러나 간장 glycogen과 혈당은 유의있는 차이가 없었다.

3) 훈련 고당질군의 최대 주행시간은  $176 \pm 9.8$ 분으로 훈련 대조군에 비해 39분 증가하였으나 훈련 저당질군은  $123 \pm 7.3$ 분으로 14분 감소하였다.

4) 훈련 고당질 및 저당질군에서 최대 운동 직후 및 회복기 시 혈중 젖산 농도에는 유의있는 차이가 없었다.

5) 훈련 고당질군은 훈련 대조군에 비해 RV와 SM glycogen 함량이 유의있게 증가하였고, 훈련 저당질군은 훈련 대조군에 비해 RV, WV 및 간장 glycogen 함량이 유의있게 감소하였다.

6) 훈련 고당질 및 저당질군 모두 최대 운동 직후에는 혈당이  $73 \pm 4.0$ ,  $67 \pm 6.9$  mg%로 저혈당 상태였으며(안정시 훈련 혼식군  $125 \pm 3.4$  mg%), 고당질 식이 공급 1시간 후에는  $130 \pm 4.3$  mg%로 회복되어 2 일째까지 그대로 유지되었으며, 저당질 식이 공급시에는 2시간 후에  $114 \pm 4.1$  mg%까지 회복된 후 2 일째까지 그대로 유지되었으나 훈련 대조군에 비해 유의있게 낮았다.

7) 훈련군에서 최대 주행후 각 부위별 glycogen 재합성율은 고당질 및 저당질 식이 공급후 각기 1시간 및 2시간후부터 급격히 증가하는 양상을 보였는데 이는 혈당이 정상 혹은 정상에 가깝게 회복되는 때와 일치하였다. 또한 회복기시 훈련 고당질 군에서 혈당이 낮은 훈련 저당질군에 비해 SM, RV, WV 및 간장 모두에서 glycogen 생성율이 많았다.

이상의 실험 결과로 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서 체내 glycogen을 고갈시킨 후 2일간 고당질 식이를 공급했을 때 최대 주행시간의 증가는 주로 지근에서의 glycogen 함량 증가로 저당질 식이공급때 최대 주

행시간의 감소는 간장 glycogen 함량과 근육 glycogen 함량 감소때문에 나타난 것으로 사료된다. 또 지구력 훈련을 받은 흰쥐에서 glycogen의 과저장은 주로 지근 섬유에서 일어나며 glycogen 재합성에 혈당이 limiting factor로 작용하는 것으로 사료된다.

## REFERENCES

- Ahlborg B, Bergstrom J, Ekelund LG, & Hultman E (1967). Muscle glycogen and muscle electrolytes during prolonged physical exercise. *Acta Physiol Scand* 70, 129-142
- Ariano MA, Armsrong RB & Edgerton VR (1973). Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *J Histochem* 21, 51-55
- Armstrong RB & Phelps RD (1984). Muscle fiber type composition of the rat hindlimb. *Am J Anat* 171, 259-272
- Astrand PO & Rodahl K (1970). *Textbook of work physiology*. McGraw Hill, New York, p66-350
- Bergstrom J, Hermansen L, Hultman E & Saltin B (1967). Diet, muscle glycogen and physical performance. *Acta Physiol Scand* 71, 140-150
- Bergstrom J & Hultman E (1966). Muscle glycogen synthesis after exercise: An exhausting factor localized to the muscle cells in man. *Nature* 210, 309-310
- Bergstrom J & Hultman E (1967). A study of the glycogen metabolism during exercise in man. *Scand J Clin Invest* 19, 218-228
- Bergstrom J & Hultman E (1972). Nutrition for maximal sports performance. *JAMA* 221(9), 999-1006
- Bergstrom J, Hultman E & Roch-Norlund AE (1972). Muscle glycogen synthetase in normal subjects. Basal values, effects of glycogen depletion by exercise and of a carbohydrates-rich diet following exercise. *Scand J Clin Lab Invest* 29, 231-236
- Bonen A, Clune PA & Tan MH (1986). Chronic exercise increases insulin binding in muscle but not liver. *Am J Physiol* 251 (Endocrinol Metab 14), E196-E203
- Constable SH, Young JC, Higuchi M & Holloszy JO (1984). Glycogen resynthesis in leg muscles of rats during exercise. *Am J Physiol* 247 (Regulatory Integrative Comp Physiol 16), R880-R883
- Costill DL (1970). Metabolic responses during distance running. *J Appl Physiol* 28, 457-464
- Costill DL, Coyle E, Dalsky G, Evans W & Hooges D (1977). Effects of elevated plasma FFA and insulin on muscle glycogen usage during exercise. *J Appl Physiol* 43, 695-699
- Costill DL & Saltin B (1974). Factors limiting gastric emptying during rest and exercise. *J Appl Physiol* 37(5), 679-683
- Danforth WH (1955). Glycogen synthetase activity in skeletal muscle. *J Biol Chem* 240, 588-593
- Elliot DL & Goldberg L (1985). Nutrition and exercise. *Med Clin N Am* 69(1), 71-82
- Galbo H, Holst JJ & Christence NJ (1975). Glycogen and plasma catecholamine responses to graded and prolonged exercise in man, *J Appl Physiol* 38(1), 70-76
- Glenn AL & Brooks GA (1980). Glycogen repletion following continuous and intermittent exercise to exhaustion. *J Appl Physiol: Respirat Environ Exercise Physiol* 49(4), 722-728
- Good CA, Kramer H & Somogyi M (1933). The determination of glycogen. *J Biol Chem* 100, 485-491
- Hermansen L, Hultman E & Saltin B (1967). Muscle glycogen during prolonged severe exercise. *Acta Physiol Scand* 71, 129-139
- Holloszy JO & Narahara HT (1965). Studies of tissue permeability. X. Changes in permeability to 3-methylglucose associated with contraction of isolated frog muscle. *J Biol Chem* 240, 3493-3500
- Hultman E (1967). Studies on muscle metabolism of glycogen and active phosphate in man with special reference to exercise and diet. *Scand J Clin Lab Invest [suppl]* 19, 1-63
- Ivy JL & Holloszy JO (1981). Persistent increase in glucose uptake by rat skeletal muscle following exercise. *Am J Physiol* 241 (Cell Physiol 10), C100-C203
- Jansson E (1981). Acid soluble and insoluble glycogen in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 113, 337-340
- Karlsson J & Saltin B (1970). Lactate ATP and CP in working muscles during exhaustive exercise in man. *J Appl Physiol* 29, 598-602
- Kochan RG, Lamb DR, Lutz SA, Perrile CV, Reimann EM & Schlender KK (1979). Glycogen synthetase activation in human skeletal muscle: Effects of diet

- and exercise *Am J Physiol* 236(6), E660-E666
- Kochan RG, Lamb DR, Reimann EM & Schlender KK (1984). Modified assays to detect activation of glycogen synthetase following exercise. *Am J Physiol* 240 (Endo Metab 3), E197-E202
- Korean Institute for Population and Health (1987). Recommended dietary Allowances for Koreans. *Korean Institute for Population and Health*. 4, 84-89(in Korean)
- Kuipers H, Costill DL, Porter DA, Fink WJ & Morse WM (1986). Glucose feeding and exercise in trained rats: Mechanism for glycogen sparing. *J Appl Physiol* 61(3), 859-863
- Kwon TD, Huh BH, Hwang SK & Choo YE (1984). Effects of exercise-diet program on blood glucose level and records in long-distance runner. *The Korean J Phys Edu* 23(2), 83-93, (in Korean)
- Lamb DR, Peter JB, Jeffress RN & Wallace HA (1969). Glycogen, hexokinase and glycogen synthetase adaptations to exercise. *Am J Physiol* 217(6), 1628-1632
- Marbach EP & Weil MH (1967). Rapid enzymatic measurement of blood lactate and pyruvate. *Clin Chem* 13, 314-318
- Middleton JE (1968). Preparation and investigation of a stabilized glucose oxidase, peroxidase reagent for estimating glucose using o-Tolidine with alkylaryl sulphonate and polyethylenglycol. *Clin Chim Acta* 22, 433-436
- Phinney SD, Bistrian BR & Evans WJ (1983). The human metabolic response to chronic ketosis without caloric restriction; Preservation of submaximal exercise capability with reduced carbohydrate oxidation. *Metabolism* 32, 769-776
- Piras R, Rotchman LB & Cabib E (1968). Regulation of muscle glycogen synthetase by metabolites. Differential effects on the I and D forms. *Biochemistry* 7, 56-66
- Reitman JK, Baldwin KM & Holloszy JO (1973). Intramuscular triglyceride utilization by red, white and intermediate skeletal muscle and heart during exhausting exercise. *Proc Soc Exptl Biol Med* 142, 628-631
- Rennie MJ & Johnson RH (1974). Effects of an exercise-diet program on metabolic changes with exercise in runners. *J Appl Physiol* 37, 821-825
- Sherman WB & Costill DL (1984). The marathon; Dietary manipulation to optimize performance. *Am J Sports Medicine* 12(1), 44-51
- Smith NJ (1983). Nutrition and the athlete. *Orthopedic Clinics of North America* 14(2), 387-396
- Terjung RL, Baldwin KM, Mole PA, Klinkerfuss GH & Holloszy JO (1972). Effect of running to exhaustion on skeletal muscle mitochondria: a biochemical study. *Am J Physiol* 223, 549-554
- Terjung RL, Baldwin KM, Winder WW & Holloszy JO (1974). Glycogen repletion in different types of muscle and liver after exhausting exercise. *Am J Physiol* 226(6), 1387-1392
- Zorgano A, Balon TW, Goodman MN & Ruderman NB (1986). Additive effects of prior exercise and insulin on glucose and AIB uptake by rat muscle. *Am J Physiol* 251 (Endocrinol Metab, 14), E21-326