

식이 지방산 종류가 운동 시 조직 내 Pro-및 Macro-Glycogen의 동원 및 재합성에 미치는 영향*

이종삼^{1)§} · 김재철²⁾ · 권영우³⁾ · 이장규⁴⁾ · 이정필⁵⁾ · 윤정수⁶⁾

대구대학교 체육학과,¹⁾ 전북대학교 스포츠과학과,²⁾ 영남대학교 체육학부,³⁾
상명대학교 사회체육학부,⁴⁾ 한국체육대학교 스포츠의학실,⁵⁾ 전북대학교 체육교육학과⁶⁾

Effects of Dietary Fatty Acid Composition on Pro- and Macro-Glycogen Utilization and Resynthesis in Rat Skeletal Muscle*

Lee, Jongsam^{1)§} · Kim, Jaechul²⁾ · Kwon, Youngwoo³⁾ · Lee, Jangkyu⁴⁾ · Lee, Jeongpil⁵⁾ · Yoon Chungsoo⁶⁾

Department of Physical Education,¹⁾ Daegu University, Kyongsan 712-714, Korea
Department of Sport Science,²⁾ College of Natural Science, Chonbuk National University, Jeonju 560-759, Korea
Division of Physical Education,³⁾ Yeungnam University, Gyeongsan 712-749, Korea
Division of Lifetime Sports and Leisure,⁴⁾ Sangmyung University, Cheonan 330-720, Korea
Sport Medicine Laboratory,⁵⁾ Korea National Sport University, Seoul 138-763, Korea
Department of Physical Education,⁶⁾ College of Education, Jeonbuk National University, Jeonju 560-759, Korea

ABSTRACT

The purpose of this study was to investigate that the effect of dietary fatty acid composition on pro- and macro-glycogen utilization and resynthesis. The analyses were further extended for different muscle fibers (type I, type II, & type IIb) as well as tissues (i.e., liver & heart). Total one hundred sixty Sprague-Dawley rats were used, and rats were randomly allocated into four experimental groups: animals fed standard chow diet (n = 40), animals fed saturated fatty acid diet (n = 40), animals fed monounsaturated fatty acid (n = 40), and animals fed polyunsaturated fatty acid (n = 40). Animals in each groups were further divided into five subgroups: sacrificed at REST (n = 8), sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise (P-0HR, n = 8), sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise (P-1HR, n = 8), sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise (P-4HR, n = 8), and sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise (P-24HR, n = 8). Soleus (type I), red gastrocnemius (type IIa), white gastrocnemius (type IIb), liver, and heart were dissected out at appropriated time point from all animals, and were used for analyses of pro- & macro-glycogen concentrations. After 8 weeks of dietary interventions, there was no significant difference in body mass in any of dietary conditions (p > .05). After 3 hr swim exercise, blood lactate level was higher compared to resting conditions in all groups, but it was returned to resting value after 1 hr rest (p < .05). Free fatty acid concentration was higher in all high fat fed groups (regardless of fatty acid composition) than CHOW consumed group. At rest, pro- & macro-glycogen concentration was not different from any of experimental groups (p > .05). Regardless of forms of glycogen, the highest level was observed in liver (p < .01), and most cases of supercompensation after 3hr exercise observed in this study were occurred in CHOW fed tissues. Except heart muscle, all tissues used in this study showed that pro- and macro-glycogen concentration was significantly decreased after 3 hr exercise. Based on these results, two conclusions were made: first, there is no different level of glycogen content in various tissues regardless of types of fatty acids consumed and second, the highest mobilization rate would be demonstrated from CHOW fed animals compare to animals that consumed any kinds of fatty acid diet if prolonged exercise is applied. (*Korean J Nutr* 2007; 40(3): 211~220)

KEY WORDS : glycogen metabolism, swim exercise, fatty acid composition.

서 론

장시간의 지구성 운동이 지속되면서 근 및 간에 저장된 글

리코겐이 고갈되고 결국 운동 수행을 중단해야 한다는 연구^{1,2)}와 회복 시 탄수화물의 섭취가 체내 글리코겐의 함량을 운동 전 수치 이상으로 증가시킨다는 연구^{3,4)}들은 광범위하게 보고되어져 왔다.

Glycogen은 저장 형태에 따라 프로글리코겐 (proglycogen) 및 매크로글리코겐 (macroglycogen)으로 분류된다. 이러한 두 형태의 글리코겐의 단백질 구조는 유사하나 tri-chloroacetic acid에의 용해도와 분자량의 차이 (프로글리코

접수일 : 2007년 2월 2일

채택일 : 2007년 3월 30일

^{*}This work was supported by Korea Research Foundation Grant (KRF-2003-037-G00067).

[§]To whom correspondence should be addressed.

E-mail : jlee@daegu.ac.kr

겐; < 400 kDa, 매크로글리코겐; ~10,000 kDa)가 있다는 점에서 기능 및 생성과정에 있어서도 차이가 있을 것으로 제안되고 있다.⁵⁻⁸⁾

이러한 두 형태의 글리코겐에 대한 연구들에서 실제로 운동 시 동원 및 저장되는 양상에 있어 프로-와 매크로-글리코겐 간에 차이가 있음이 밝혀졌다.⁹⁻¹¹⁾ 최근 Adamo 등⁹⁾은 글리코겐을 소모시키는 운동 후 최초 4시간의 회복기 중에 매크로글리코겐의 합성이 거의 일어나지 않으며 근육에서는 회복이 시작되는 시점에서 프로글리코겐만을 선택적으로 합성한다고 하였다.⁹⁾ 이들은 이에 덧붙여, 프로글리코겐이 안정 시 수준 (운동 24시간 후)에 이른 후 실제적인 매크로글리코겐의 저장이 시작된다고 하였다.⁹⁾ 뿐만 아니라 안정 시 총 글리코겐의 약 25% 정도는 매크로글리코겐의 형태로 나머지 약 75%는 프로글리코겐의 형태로 저장되어 있다고 하였다.¹¹⁾

이와 같이 최근의 몇몇 연구들에서 운동과 관련해 이 두 형태의 글리코겐의 기능적인 차이를 밝히고자 하였으나 각각의 글리코겐의 형태에 따른 기능을 이해하기까지는 아직도 많은 연구가 필요하다. 특히, 식이 섭취와 관련해 근 및 조직 내 글리코겐의 기능적 중요성에 대해 프로-및 매크로-글리코겐으로 세분화해서 밝혀낸 연구는 보고된 바 없다. 따라서 본 연구의 목적은 첫째, 서로 다른 지방산 섭취에 따른 프로-및 매크로-글리코겐의 저장 및 운동 시 동원 메커니

즘을 구명하고, 둘째, 근섬유 형태 (Type I, Type IIa, Type IIb) 및 조직 (골격근, 간, 심장)에 따른 두 형태의 글리코겐의 저장 및 동원형태를 구명하며, 셋째, 운동 후 회복 시 보이는 글리코겐의 합성을 시간의 경과에 따라 연구하는데 있었다.

연구방법

실험 동물의 사육 및 그룹배정

연구를 위해 생후 2~3주 (약 90~110그램) 되는 Sprague-Dawley계 수컷 흰쥐 160마리를 사용하였다. 쥐들은 식이 섭취에 따라 정상 식이 그룹 (n = 40), 포화지방산 식이 그룹 (n = 40), 단일불포화지방산 식이 그룹 (n = 40) 및 다불포화지방산 식이 그룹 (n = 40) 나뉘어져 8주간 주어진 식이를 섭취하였으며 섭취한 식이 및 물의 양은 통제하지 않았다. 8주간의 식이 섭취 프로토콜이 끝난 후 각각의 식이 그룹은 다시 5개의 하위그룹 (하위그룹 1~5)으로 나뉘어졌다. 하위그룹 1 (n = 8)은 운동의 수행 없이 희생되었으며, 하위그룹 2 (n = 8)는 총 3시간 (3 × 60분)의 수영 운동 후 즉시, 하위그룹 3 (n = 8)은 수영 운동 1시간 후, 하위그룹 4 (n = 8)는 수영 운동 4시간 후, 하위그룹 5 (n = 8)는 수영 운동 24시간 후에 희생되었다. 실험에 동원된 모든 쥐들은 희생되기 전 복부에 sodium pentobarbital (60 mg/kg

Table 1. Experimental diet composition

Ingredient	Amount (g · 100 g ⁻¹ of diet)			
	CHOW	SAFA	MUFA	PUFA
Starch (from corn)	48.3	18.0	—	—
Starch (from rice)	—	8.0	18.0	18.0
Sucrose	—	5.1	8.0	8.0
Wheat bran	3.9	15.0	5.1	5.1
Lard	2.9	15.0	—	—
Coconut oil	—	—	—	—
Olive oil	—	—	30.0	—
Safflower oil	—	—	—	30.0
Vegetable oil	3.0	23.0	—	—
Casein	—	—	23.0	23.0
Soybean meal	20.0	—	—	—
Fish meal	14.4	6.0	—	—
Gelatin	—	0.3	6.0	6.0
DL-Methionine	0.3	6.7	0.3	0.3
Mineral mixtures	5.9	1.3	6.7	6.7
Vitamin mixtures	1.3	—	1.3	1.3
Kcal · 100 g ⁻¹ (% kcal)	337.9 (100.0)	511.6 (100.0)	511.6 (100.0)	511.6 (100.0)
Carbohydrate	208.8 (61.8)	124.4 (24.3)	124.4 (24.3)	124.4 (24.3)
Fat	53.1 (15.7)	270.0 (52.8)	270.0 (52.8)	270.0 (52.4)
Protein	76.0 (22.5)	117.2 (22.9)	117.2 (22.9)	117.2 (22.9)

CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. Standard CHOW was purchased from SAMTAKO (Bio Korea, Kyoung-ki, Korea). DL-Methionine, DL-2-Amino-4-methylthiobutanoic acid. All ingredients for high-fat diet were prepared from ICN Biomedicals, Inc.

body wt⁻¹)의 주입으로 마취되었으며 마취제가 완전하게 효력을 발휘하는 시점을 확인 해 가자미근 (soleus; Type I),¹²⁾ 적색의 비복근 (red gastrocnemius; Type IIa),¹²⁾ 백색의 비복근 (white gastrocnemium; Type IIb)¹²⁾ 및 가운데 부분에 위치한 (median lobe) 약 100 mg의 간 조직, 그리고 심장 (heart)을 적출해 곧바로 액체 질소 (liquid nitrogen) 속에서 급속으로 냉동시킨 후 필요한 분석이 이루어질 때까지 -80°C에 보관하였다.

고지방 식이 준비 및 운동 프로그램

고지방 식이는 본 연구자가 선행 연구¹³⁾에서 사용한 대로 직접 조제해 사용하였다. 고지방 식이에 대한 영양적 구성 요소들과 에너지 함량은 쥐에 대해 성장 및 발달에 필요한 영양이 골고루 공급될 수 있도록 짜여졌다. 정기적으로 (1주일에 2회) 체중을 점검하였으며 섭취한 음식의 양을 측정해 그에 따른 에너지 섭취량을 계산해 쥐들의 성장을 점검하였다.

본 연구에서 채택한 수영 운동의 프로토콜은 본 연구자가 선행 연구¹⁴⁾를 통해 사용한 것을 약간 변형시킨 것으로 다른 선행 연구들^{3,15)}에서도 유사하게 사용된 바 있다. 본 실험을 시작하기 전 모든 쥐들은 3일간 수영을 하루 10분씩 실시해 수영 운동에 익숙해질 수 있도록 하였다. 실험 당일 쥐들은 너비 60 cm, 물 깊이 60 cm 가량 되는 물탱크에서 총 3시간의 수영 운동을 수행하도록 하였으며 운동은 3마리가 동시에 수행하였다. 물의 온도는 35 (± 1)도를 유지하도록 하였으며 매 1시간마다 10분간의 휴식을 취하면서 총 3회 (3시간)를 반복하였다.

분석 항목 및 방법

혈액 성분의 생화학적 분석

채집된 전혈 (~2 mL)은 EDTA 처리된 튜브로 옮겨져 혈장 분리를 위해 3분간 12,000 rpm에서 원심분리하였다. 혈장 분리 후 곧바로 젖산 및 글루코스의 농도가 자동화된 분석기 (Yellow Springs Instruments 2300, Yellow Springs,

OH)에서 측정되었으며 잔여의 혈장은 유리지방산의 측정이 이루어질 때까지 -80도에 보관되었다. 혈장 내 유리 지방산 농도는 촉매 효소의 작용에 의해 색의 변화를 관찰해 정량화하는 방법 (NEFA C test kit, Wako, Richmond, VA)을 이용해 분광광도계에서 측정되었다.

프로글리코겐과 매크로글리코겐

7~15 mg의 근육 혹은 조직의 표본이 이용되었다. 표본에 200 µL의 1.5 M perchloric acid를 첨가시켜 얼음 위에서 20분간 추출과정을 진행하였다. 원심분리 (@3,000 rpm, 15분간)를 통해 침전 부분과 상청액 부분을 분리해 상청액 부분은 매크로글리코겐의 분석을 위해, 침전물은 프로글리코겐의 분석을 위해 사용하였다. 이 후, 모든 표본에 1 M HCl을 첨가해 100도에서 2시간동안 글루코스 단위로 분해되도록 하였으며 2 M NaOH를 사용해 표본 용액을 중화시켰다. 글루코실 단위 (glucosyl units)로 추출된 표본의 글리코겐을 Bergmeyer¹⁶⁾의 분석 방법을 이용해 형광 분석계에서 분석하였다. 글리코겐에 대한 분석은 본 연구자에 의해 여러 다른 연구들^{13,14,17,18)}에서 수행된 바 있었다.

자료 처리

자료는 이원변량 분석 (식이요법 × 회복시간대별)을 이용하여 요인들 간 상호작용 관계를 살폈으며 유의한 상호작용 관계가 나타나지 않았을 시 각각의 요인들에 대한 주 효과 검정을 실시하였다. 만일 주 효과 검정에서 유의한 차를 보일 시 Tukey의 사후 검정을 실시하였다. 통계적 유의 수준은 p < 0.05로 하였으며 모든 실험에 대한 자료는 평균과 표준 편차로 나타내었다.

Table 2. Body mass differences at the end of 8 wk experimental period

	CHOW	SAFA	MUFA	PUFA
	385.8 ± 12.8	407.8 ± 5.0	411.9 ± 3.5	419.2 ± 4.7

CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. All values were expressed by mean ± SEM, and body mass was expressed in g

Table 3. Comparison of blood glucose concentration following experimental interventions

	REST	P-0HR	P-1HR	P-4HR	P-24HR	TIME	DIET	TIME × DIET
CHOW	72.3 ± 2.8	54.0 ± 2.9 ^a	58.0 ± 3.2 ^a	56.4 ± 3.8 ^a	77.6 ± 3.7			
SAFA	86.6 ± 2.3	71.6 ± 2.5 ^a	60.4 ± 1.5 ^{ab}	58.4 ± 2.9 ^{ab}	113.4 ± 3.8	p < .01	p = .463	p = .340
MUFA	77.3 ± 1.8	66.3 ± 3.0 ^a	49.1 ± 1.7 ^{ab}	52.6 ± 2.6 ^{ab}	81.0 ± 3.3			
PUFA	83.6 ± 2.7	72.4 ± 1.7 ^a	60.8 ± 4.7 ^{abc}	50.9 ± 2.1 ^{ab}	80.6 ± 1.9			

CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 from REST and P-24HR, ^bp < .05 from P-0HR, ^cp < .05 from P-1HR. All values were expressed by mean ± SEM. Glucose concentration was expressed in mg · dL⁻¹

결 과

체중의 변화

실험에 사용한 모든 동물의 체중의 변화는 Table 2에 나타내었다. 실험의 어떠한 그룹에서도 유의한 체중의 차이를 보이지 않았다.

혈액 성분의 변화

혈중 글루코스 농도의 변화

혈중 글루코스 농도는 시간의 경과에 따라 유의한 주 효과를 나타내었다 ($p < .01$). 즉, 운동 후 모든 그룹에서 혈중 글루코스 농도가 유의하게 감소해 운동 후 4시간까지 유지되었으며 이후 회복되어 운동 24시간 후에는 정상수치로 되 돌아왔다. 하지만, 식이 섭취 형태에 따른 글루코스 농도의 유의한 차는 나타나지 않았다.

혈중 젖산 농도의 변화

혈중 젖산의 농도는 식이 섭취 형태에 대해 그리고 운동에 따른 시간의 경과에 따라 모두 유의한 주 효과를 나타내었다. 하지만, 이 두 요인간의 유의한 상호관계는 나타나지 않았다. 모든 식이 섭취 그룹에 있어 3시간의 수영 운동 후 젖산의 유의한 증가를 보였으며 운동 1시간 후 모든 그룹에서 정상으로 회복됨을 보였다. 포화지방산 위주의 고지방 섭취군 (saturated fatty acid diet group; SAFA)에서 안

정시 젖산의 수치가 유의하게 낮음을 보였다 ($p < .05$). 혈중 젖산 농도의 변화는 Table 4에 나타내었다.

혈중 유리지방산 농도의 변화

혈중 유리지방산 농도는 식이 섭취 형태에 대해 유의한 주 효과를 나타내었으나 시간의 경과에 따른 유의한 효과는 보이지 않았다. 운동 후 SAFA를 제외한 모든 그룹에서 유의한 증가를 보였으며, 운동 4시간 후까지 증가된 양상을 유지하였다. 운동 24시간 후 휴식 시 수준으로 낮아짐을 보였다.

조직 내 글리코겐 농도의 변화

다양한 조직 내 지방산 섭취 형태 및 장시간의 운동 실시에 따른 프로-및 매크로-글리코겐 농도 변화를 살핀 결과 각각의 근섬유 형태와 간 조직 내 유의한 상호작용의 효과 ($p < .05$)를 나타낸 반면 심장근에서의 이들 글리코겐 농도의 변화는 프로글리코겐에 있어서만 유의한 주효과 ($p < .05$)를 나타내었다. 각 조직 내 다중비교 결과는 아래에 세부적으로 기술하였다.

Soleus 내 글리코겐 농도의 변화

프로글리코겐 농도의 변화. 휴식 시 프로글리코겐의 농도는 각 그룹 간 유의한 차를 보이지 않았다. 하지만, 운동 후 SAFA에서의 프로글리코겐 감소율이 다른 그룹과 비교해 유의하게 낮음을 보였다. 회복 시 프로글리코겐의 재합성을 정상식이섭취군 (standard chow diet group; CHOW)에서 가장 두드러져 운동 24시간 후에 다른 그룹과 비교해 유하게 높음을 나타냈다 (Fig. 1).

Table 4. Comparison of blood lactate concentration following experimental interventions

	REST	P-0HR	P-1HR	P-4HR	P-24HR	TIME	DIET	TIME × DIET
CHOW	1.14 ± .07	2.89 ± .23 ^o	1.54 ± .08	0.67 ± .05	1.00 ± .11			
SAFA	0.87 ± .08	2.55 ± .22 ^o	1.34 ± .07	0.77 ± .07	0.96 ± .04	p < .05	p < .05	p = 583
MUFA	1.17 ± .06	2.83 ± .25 ^o	1.50 ± .11	1.17 ± .09	1.38 ± .12			
PUFA	1.03 ± .07	2.50 ± .09 ^o	1.20 ± .07	1.08 ± .08	0.91 ± .10			

CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^op < .05 from REST and P-24HR. All values were expressed by mean ± SEM. Lactate concentration was expressed in mmol · L⁻¹

Table 5. Comparison of blood free fatty acid concentration following experimental interventions

	REST	P-0HR	P-1HR	P-4HR	P-24HR	TIME	DIET	TIME × DIET
CHOW	0.35 ± .08	1.12 ± .35 ^o	0.74 ± .16 ^o	0.87 ± .22 ^o	0.44 ± .11			
SAFA	0.46 ± .07	0.50 ± .05	0.66 ± .17	0.66 ± .19	0.45 ± .13	p = 143	p < .05	p = .256
MUFA	0.47 ± .13	0.87 ± .27 ^o	0.63 ± .18	0.81 ± .23 ^o	0.43 ± .11			
PUFA	0.45 ± .07	0.72 ± .18 ^o	0.48 ± .18	0.43 ± .09	0.31 ± .07			

CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^op < .05 from REST and P-24HR. All values were expressed by mean ± SEM. FFA concentration was expressed in mmol · L⁻¹

매크로글리코겐 농도의 변화. 휴식 시 soleus 근육 내 매크로글리코겐의 저장량은 다불포화지방산 위주의 고지방 섭취군 (polyunsaturated fatty acid diet group; PUFA)에

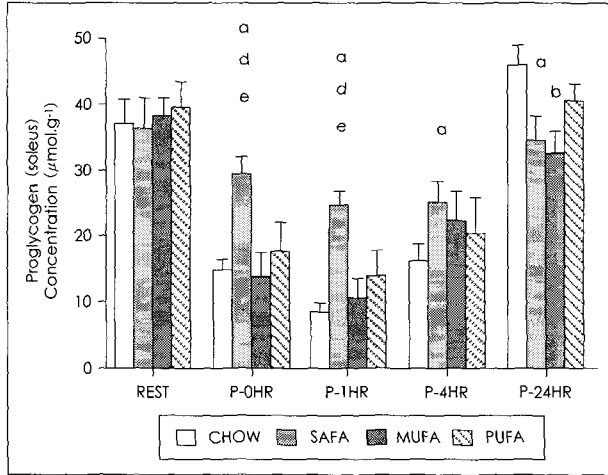


Fig. 1. The changes of proglycogen content in soleus. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^a*p* < .05 between CHOW and SAFA, ^b*p* < .05 between CHOW and MUFA, ^c*p* < .05 between SAFA and MUFA, ^d*p* < .05 between SAFA and PUFA, ^e*p* < .05 between MUFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

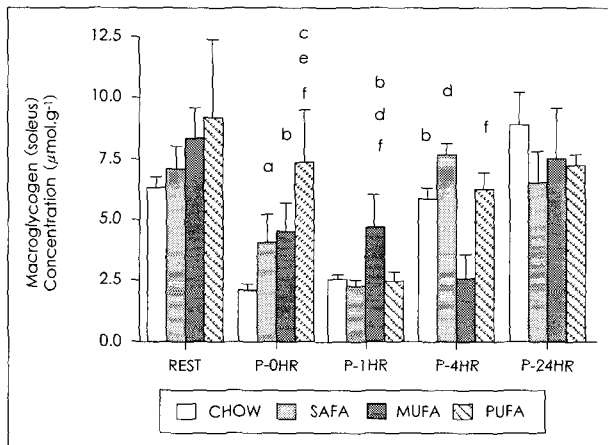


Fig. 2. The changes of macroglucogen content in soleus. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^a*p* < .05 between CHOW and SAFA, ^b*p* < .05 between CHOW and MUFA, ^c*p* < .05 between CHOW and PUFA, ^d*p* < .05 between SAFA and MUFA, ^e*p* < .05 between SAFA and PUFA, ^f*p* < .05 between MUFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

서 가장 높은 경향을 보였으나 통계적으로 유의한 차를 보이지 않았으며, 운동 후 CHOW에서의 감소량이 가장 두드러진 것으로 나타났다. 특이할 만한 현상은 PUFA에서 운동 1시간에서 그 감소량이 운동 직후와 비교해 유의하게 많았으며 CHOW에서 유일하게 운동 24시간 후 과보상 현상이 일어남을 살필 수 있었다 (Fig. 2).

Red gastrocnemius내 글리코겐 농도의 변화

프로글리코겐 농도의 변화. Soleus에서와 유사하게 휴식 시 red gastrocnemius 근육 내 프로글리코겐의 농도에는 유의한 차를 보이지 않았다. CHOW에서 3시간의 수영 운동 후 그 감소폭이 다불포화지방산 위주의 고지방 섭취군 (monounsaturated fatty acid diet group; MUFA)와 PUFA와 비슷했으나 SAFA와 비교해 유의하게 컸음을 알 수 있었다. 운동 종료 24시간 후의 수치를 살핀 결과, CHOW에서는 유의한 과보상을 보였으나 나머지 그룹에서는 유의한 과보상의 현상을 나타내지 않았다 (Fig. 3).

매크로글리코겐 농도의 변화. Fig. 4에서 보는 바와 같이, 휴식 시 매크로글리코겐의 농도는 유의한 차를 보이지 않았다. 운동 직후 다른 그룹과 비교해 CHOW에서 매크로글리코겐의 함량이 유의하게 낮았으며 이러한 현상은 운동 1시간까지 유지되었다. 하지만, 운동 후 4시간에는 다른 그룹과의 유의한 차를 나타내지 않았으며 운동 24시간 후에는 유의한 과보상을 나타내었다 (Fig. 4).

White gastrocnemius내 글리코겐 농도의 변화

프로글리코겐 농도의 변화. White gastrocnemius내 프로글리코겐의 함량은 soleus와 red gastrocnemius와 비교해 유의하게 낮음을 보였다. 휴식시의 프로글리코겐 농도는 그룹 간 유의한 차를 보이지 않았으며, 운동 직후 및 그 외 회복 시 어느 시점에서든 그룹 간 유의한 차를 보이지 않았다 (Fig. 5).

매크로글리코겐 농도의 변화. 프로글리코겐에서와 같이 매크로글리코겐 역시 다른 골격근과 비교해 유의하게 낮았다. 또한 휴식 시 CHOW에서의 매크로글리코겐 농도가 유의하게 낮았으며 운동 직후 및 운동 1시간에서도 CHOW가 다른 그룹과 비교해 유의하게 낮게 나타났다 (Fig. 6).

Liver 내 글리코겐 농도의 변화

프로글리코겐 농도의 변화. Liver 조직 내 프로글리코겐의 함량은 어떠한 골격근에서 보다는도 유의하게 높게 나타났다. 또한 운동 시 동원율에 있어 CHOW에서 가장 유의한 감소를 보였으며 이러한 현상은 운동 1시간 후까지도 지속되었다. 지방산 섭취 형태에 따른 유의한 차는 나타나지 않

았으며 운동 24시간 후 CHOW 및 MUFA에서 유의한 과 보상을 나타냈다 (Fig. 7).

매크로글리코겐 농도의 변화. Liver내 매크로글리코겐 농도는 그 어느 골격근 조직보다도 높게 나타났으며, 특히 프

로글리코겐의 함량과 비교해 그 비율이 상당히 높아져 있을 을 알 수 있다. 모든 조직에서 매크로글리코겐이 차지하는 비 율이 유의하게 상승하였으며 또한 운동 24시간 후를 제외 하고는 (CHOW에서 유의하게 높게 나타남) 그룹 간 유의

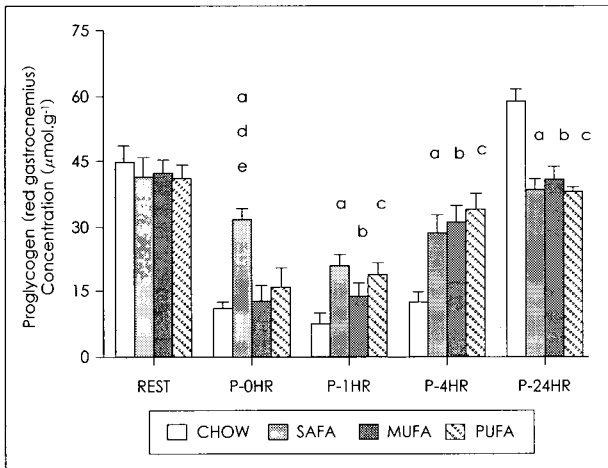


Fig. 3. The changes of proglycogen content in red gastrocnemius. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^bp < .05 between CHOW and MUFA, ^cp < .05 between CHOW and PUFA, ^dp < .05 between SAFA and MUFA, ^ep < .05 between SAFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

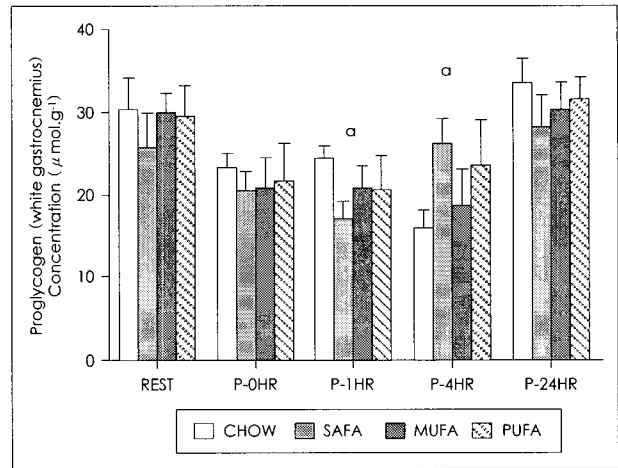


Fig. 5. The changes of proglycogen content in white gastrocnemius. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA. All values were expressed by mean ± SEM.

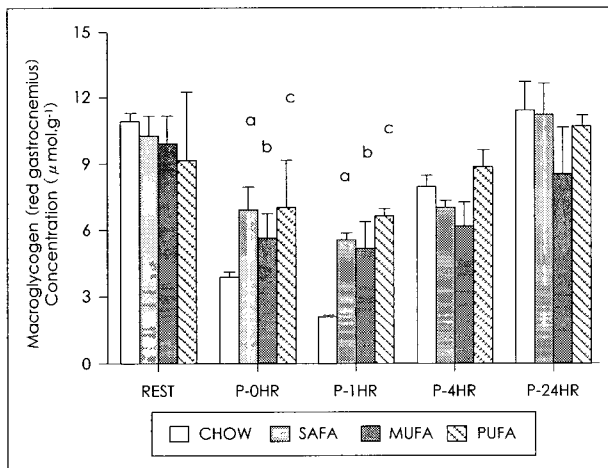


Fig. 4. The changes of macroglycogen content in red gastrocnemius. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^bp < .05 between CHOW and MUFA, ^cp < .05 between CHOW and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

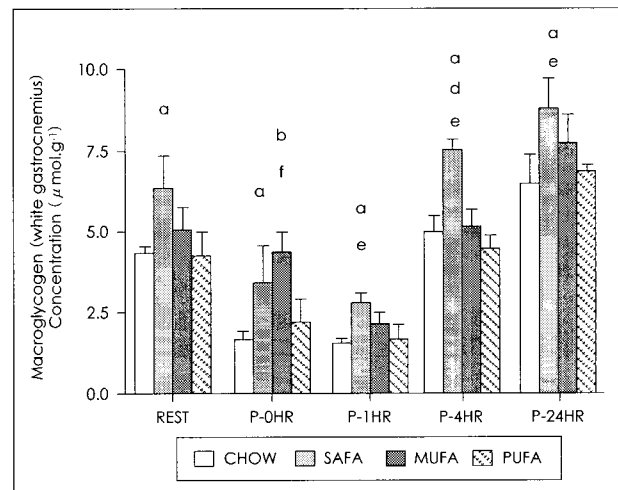


Fig. 6. The changes of macroglycogen content in white gastrocnemius. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^bp < .05 between CHOW and MUFA, ^cp < .05 between SAFA and MUFA, ^dp < .05 between SAFA and PUFA, ^ep < .05 between MUFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

한 차를 보이지 않았다 (Fig. 8).

Heart 내 글리코겐 농도의 변화

프로글리코겐 농도의 변화. Heart 조직 내 프로글리코겐의 농도는 그룹 간 어떠한 시간에서도 유의한 차를 보이지 않았다.

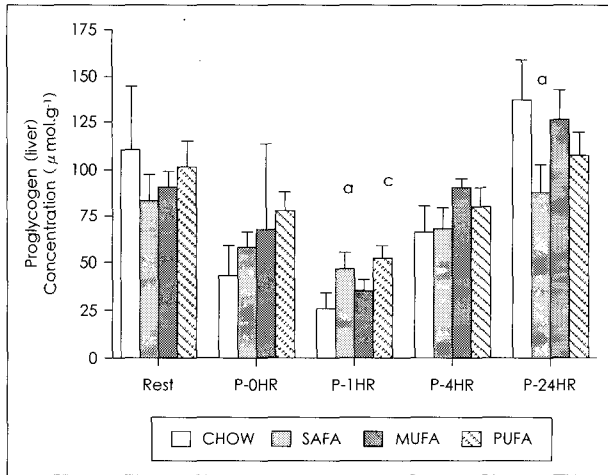


Fig. 7. The changes of proglycogen content in liver. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^cp < .05 between CHOW and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

흥미롭게도, 3시간의 운동에 따른 그 감소도 유의하게 나타나지 않아 운동 시 동원이 일어나지 않음을 보였다 (Fig. 9).

매크로글리코겐 농도의 변화. 휴식 시 heart 조직 내 매크로글리코겐의 농도는 그룹 간 유의한 차를 보이지 않았다. 하지만, 운동 1시간 후 CHOW 및 SAFA에서는 운동 직후

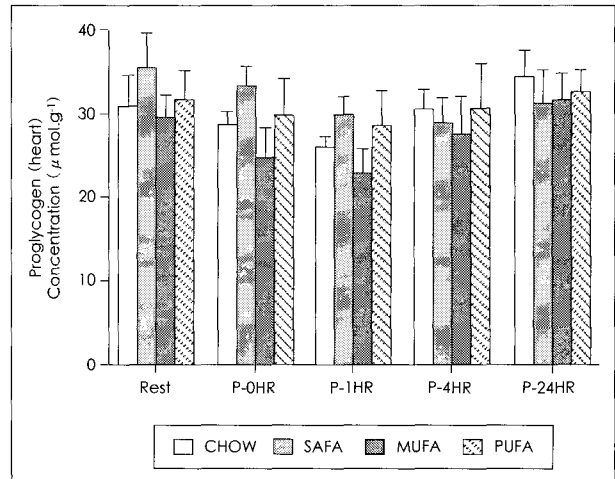


Fig. 9. The changes of proglycogen content in heart. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. All values were expressed by mean ± SEM.

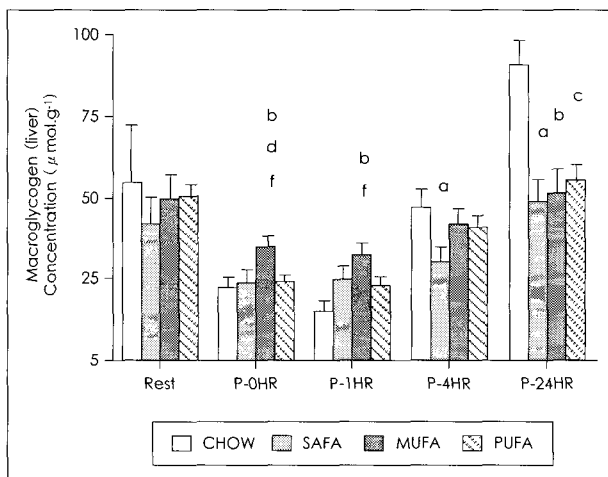


Fig. 8. The changes of macroglucogen content in liver. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^bp < .05 between CHOW and MUFA, ^cp < .05 between CHOW and PUFA, ^dp < .05 between SAFA and MUFA, ^fp < .05 between MUFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

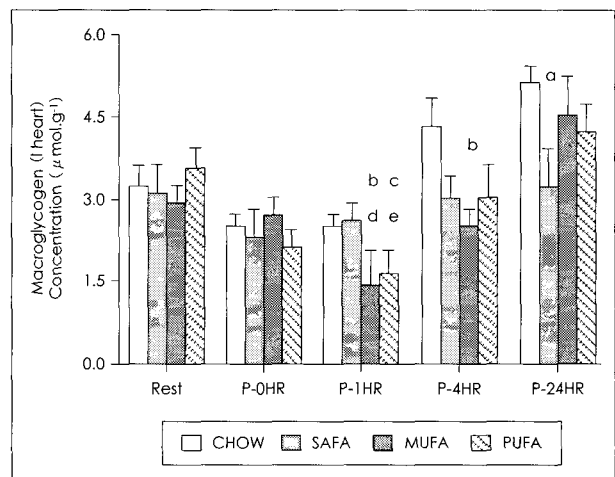


Fig. 10. The changes of macroglucogen content in heart. CHOW: standard chow diet group, SAFA: saturated fatty acid diet group, MUFA: monounsaturated fatty acid diet group, PUFA: polyunsaturated fatty acid diet group. P-0HR: animals that were sacrificed at immediately after 3 hr swim exercise, P-1HR: animals that were sacrificed at one hour after 3 hr swim exercise, P-4HR: animals that were sacrificed at four hour after 3 hr swim exercise, P-24HR: animals that were sacrificed at twenty-four hour after 3 hr swim exercise. ^ap < .05 between CHOW and SAFA, ^bp < .05 between CHOW and MUFA, ^cp < .05 between CHOW and PUFA, ^dp < .05 between SAFA and MUFA, ^ep < .05 between SAFA and PUFA. All values were expressed by mean ± SEM.

수준으로 유지된 반면 MUFA 및 PUFA에서는 유의한 감소를 보였다. 또한 운동 4시간 및 24시간 후 모든 그룹에 있어 유의한 증가를 보였다 (Fig. 10).

고 찰

Glycogen은 장시간의 힘든 운동 중 주요한 에너지 원으로서 주로 근육과 간에 저장되며 저장량은 매우 제한되어 있다.¹⁹⁾ 지방과 함께 탄수화물은 장기간의 지구성의 운동 시 에너지를 공급하지만, 체내 저장량 (약 350~800그램)이 매우 제한되어 있으므로 장시간의 지구성 운동 시 탄수화물의 저장량은 운동 수행력을 결정하는 중요한 지표로 사용될 수 있다.¹²⁾ 생화학 분야의 연구들에서, 신체 조직에 저장되는 글리코겐은 확실히 같은 분자 형태로 존재하는 것이 아니고 산 (acid)에 대한 용해도에 따라 저장 형태가 프로-혹은 매크로-글리코겐으로 나뉘어진다.^{5,7,20-24)} 하지만, 운동과 관련해 이 두 형태의 글리코겐이 가지는 기능적인 차이는 여전히 잘 밝혀져 있지 않으며 특히, 식이 섭취에 따른 프로- 및 매크로-글리코겐에 대한 연구는 전무하였다. 본 연구에서는 식이섭취 형태에 따른 프로- 및 매크로-글리코겐의 축적 및 운동 시 동원 양상을 근섬유 형태 (Type I, Type IIa, Type IIb) 및 조직별 (골격근, 간)로 체계적으로 연구하였다.

8주간의 고지방 식이 섭취 후 체중의 변화를 살핀 결과 CHOW 식이를 섭취한 그룹과 유의한 차를 보이지 않았다. 이러한 결과는 유사한 식이 섭취 후 관찰된 결과와 일치하는 것이다.^{13,25)} 혈중 글루코스의 변화는 8주간의 고지방 식이 섭취 후 단식 후 유의하게 높게 나타나 고지방 섭취에 따른 인슐린 기능의 저하가 나타나고 있음을 암시하고 있다. 또한 3시간의 운동 후 두 식이섭취 그룹 모두에서 혈중 글루코스 농도의 유의한 감소가 나타나 장시간의 운동에 따른 탄수화물 저장량의 감소를 보충하기 위해 혈중 글루코스를 에너지원으로 사용한 것으로 사료된다.²⁶⁾ 운동 후 안정 시와 유사하게 혈중 글루코스의 농도는 고지방을 섭취한 그룹에서 CHOW를 섭취한 경우와 비교해 유의하게 높음을 보여주었다. 혈중 유리지방산은 안정 시 고지방을 섭취한 그룹에서 유의하게 높게 나타나 고지방 식이에 따라 혈중 유리지방산의 수치를 증가시켰음을 알 수 있었다. 이러한 결과는 선행 연구들의 결과와 일치하는 것으로 체내 에너지 기질의 공급에 있어 지방산이 우선 될 수 있는 여건이 조성되었음을 뒷받침하는 것이라 해석할 수 있다.²⁷⁻²⁹⁾ 3시간의 수영 운동 후 혈중 유리지방산은 CHOW 그룹의 경우 약 3.5배가량 증가한 반면, SAFA 그룹에서는 안정 시와 비교해 유의

한 차를 보이지 않아 두 식이 집단 간 서로 다른 형태의 변화를 나타내었다. 이것은 중요한 의미를 나타내는 것으로 CHOW 그룹의 경우 운동이 지속됨에 따라 저장된 탄수화물의 고갈 현상을 보이면서 지방세포의 분해에 의해 에너지 공급의 균형을 유지시키려 한 것으로 해석되며 반면에 고지방 식이 섭취 그룹에 있어 운동 후 유의한 변화를 보이지 않은 것은 그 만큼 안정 시 혈중 지방산의 농도가 높은 만큼 공급될 수 있는 여유도 많았다는 것과 또한 장기간의 고지방 식이 섭취에 따른 세포내 대사적 적응 (즉, 지방 대사의 활성화) 현상을 보여 혈중으로부터 세포내 mitochondria로의 지방산 전달율과 이용율의 증가가 일어났음을 보여주는 결과라 하겠다. 이러한 고지방 섭취에 따른 세포의 대사적 적응에 대해서는 이미 많은 연구들을 통해 밝혀진 바 있다.^{13,17,27,29-32)}

본 연구에서 식이 섭취 및 운동에 따른 총 글리코겐의 변화를 관찰했는데 안정 시 총 글리코겐의 농도는 white gastrocnemius (type IIb)를 제외하고는 식이 섭취에 따라 유의한 차이를 보이지 않았다. 또한 각각의 근섬유 형태에 따라 관찰한 결과 운동 후 유의한 감소를 모든 근조직으로부터 관찰할 수 있었다. 하지만, 운동 후 감소된 정도에는 유의한 차를 보여 운동 시 동원율에 있어 CHOW를 섭취한 경우 유의하게 높음을 알 수 있었다. 이는 운동 시 에너지의 생산을 CHOW 그룹의 경우 탄수화물에 더 많이 의존해 반대로 SAFA 그룹의 경우 상대적으로 더 낮은 정도를 탄수화물에 의존한다는 것을 보이고 있는 것이라 하겠다. 이러한 결과는 선행 연구에서 관찰한 바와 일치 한다.^{13,17)} 특이한 결과는 간 조직 내 총 글리코겐 농도의 변화라 할 수 있는데 안정 시 두 식이 섭취 그룹 간 유의한 차를 보이지 않은 반면, 3시간 운동 후 글리코겐 농도는 매우 큰 차이를 보여 CHOW 그룹에서 거의 80%이상의 고갈을 보인 반면 SAFA에서는 유의한 감소를 보이지 않아 두 식이 그룹 간 매우 큰 차이를 보였다는 것이다. 이러한 결과는 장기간 SAFA 섭취 후 간의 탄수화물 대사 기능의 저해를 보이는 것으로 안정 시 혈중 유리지방산 농도의 증가와 글루코스 농도의 증가가 이를 대변하는 것이라 볼 수 있다.

총 글리코겐의 농도 변화와 더불어 관찰한 프로글리코겐 농도의 변화는 매우 유사한 형태를 보여주었다. 프로글리코겐 농도의 변화가 총 글리코겐의 농도 변화와 유사한 형태를 보인 반면, 매크로-글리코겐 농도의 변화는 매우 특이했다. 특히나 red gastrocnemius 근육과 간 조직 내 매크로-글리코겐은 SAFA 섭취 그룹에서 운동 후 감소의 정도가 매우 둔화된 반면 CHOW 섭취 그룹에서는 그 감소의 폭이 커 운동 후 유의한 차를 보였다. 이는 그 동안 많은 연구들에

서 고지방 식이 섭취 후 나타나는 대사적 저해 현상이 프로-글리코젠에 의한 것이기 보다는 매크로-글리코젠에 의해 일어났다는 것을 보여주는 것이라 하겠으며, 이는 앞으로의 연구 방향을 설정하는데 대단히 중요한 결과라 할 수 있다. 고지방 섭취 시 보일 수 있는 인슐린 기능의 저하에 따른 당뇨의 발병이 혈중 및 세포내 탄수화물과 지방 대사와 관련된 기질의 이용 및 세포내 신호전달체계 (signaling pathway) 의 저해 현상에 의한 것이라 이론들이 많이 나오고 있는 현실에서 여전히 정확한 기전적 이해 및 접근의 한계를 뛰어 넘기는 어려웠다. 즉, 탄수화물 대사가 혈중 글루코스의 상승과 근육 및 간 내 글리코젠의 운동 시 이용 저해 현상에 대해서는 보고되어져 왔으나 이러한 저해 현상이 정확하게 어떠한 형태의 글리코젠에서 발생하는지에 대한 이해는 전혀 되어있지 않았었다. 본 연구에서는 운동 시 근 및 간 내 글리코젠의 동원 및 이용의 저해 현상이 특히 매크로-글리코젠에서 일어난다는 것을 밝혀 후속 연구들의 연구 방향을 설정했다는 데 그 의의가 있다 하겠다.

실제적으로, 이러한 결과를 뒷받침하는 것으로 총 글리코젠 대사의 변화가 운동 시 신체의 에너지 요구에 부응해 글루코스를 공급할 때에도 매크로-와 프로-글리코젠 간에 분명한 차이가 있다는 연구들에서도 볼 수 있다.^{5,10,11)} 최근 캐나다의 Graham⁹⁾을 중심으로 프로-글리코젠이 합성되는데 동원되는 합성 효소와 매크로-글리코젠이 합성될 때 동원되는 합성 효소가 서로 다르게 조절된다고 주장된 바 있다. 이들의 연구에서 이들의 글리코젠 형태에서 따라 이들이 에너지 생성을 위해 운동 시 동원되는 양상에도 차이가 있을 것이라고 하였다.^{5,10)} Melendez 등¹⁰⁾은 프로-글리코젠 분자의 크기가 매크로-글리코젠의 6% 밖에 이르지 못한다는 수학적 계산에 기반을 두고 매크로-글리코젠이 연료의 공급 시 우선적으로 선택되는 형태일 것이라 주장하였으나, 최근 Adamo 등⁹⁾의 연구에서 이와는 반대일 것이라는 연구 결과가 보고 된 바 있다. 그들의 연구에서 글리코젠을 소모시키는 운동 후 최초 4시간의 회복기 중에 매크로-글리코젠의 합성이 거의 일어나지 않았음을 관찰하고 근육은 회복이 시작되는 시점에서는 프로-글리코젠 만을 선택적으로 합성한다고 주장하였다.⁹⁾ 이들은 이에 덧붙여, 프로-글리코젠이 안정 시 수준 (운동 24시간 후)에 이른 후 비로서 매크로-글리코젠의 저장에 시작된다고 하였다.⁹⁾ 이러한 주장을 뒷받침해, Shearer 등¹¹⁾의 연구에서는 안정 시 정상적인 글리코젠의 수준을 보이는 상황에서 글리코젠의 함량을 측정 한 결과 총 글리코젠의 약 75%가 프로글리코젠의 형태를 취하고 있는 반면에 나머지 25% 만이 매크로글리코젠의 형태를 띠고 있다고 하였다.

결론

본 연구에서는 동물 실험 모델을 이용해 식이방법에 따른 골격근과 간, 심장 등의 조직에서 일어나는 글리코젠의 형태와 기능별 차이를 근섬유 형태별, 조직별로 연구하여 다음과 같은 결론을 얻을 수 있었다.

- 1) 안정 시 식이 섭취의 변화에도 불구하고 조직 내 프로- 및 매크로-글리코젠의 함량에는 유의한 차이가 없다.
 - 2) 글리코젠의 함량은 프로-와 매크로-형태에 상관없이 간 조직에서 가장 높게 나타났다.
 - 3) 3시간의 수영 운동은 심장조직을 제외한 모든 골격근 및 간 조직 내 프로-및 매크로-글리코젠 함량을 유의하게 감소시키며 고지방 식이섭취와 비교해 고탄수화물 식이섭취 후 그 감소폭이 크다.
 - 4) 운동 24시간 후 혈중 성분은 휴식시 상태로 되돌아 왔으나 가자미근과 적색의 비복근 및 간 조직에서의 프로- 및 매크로-글리코젠 저장량에는 선별적으로 과보상이 일어난다.
- 본 연구의 결과를 통해 장기간의 고지방 식이로 발생하는 탄수화물 대사의 저해현상을 체계적인 연구를 통해 밝힐 수 있는 기틀이 제공되었다 하겠다.

Literature cited

- 1) Bergstrom J, Hermansen L, Hultman E, Saltin B. Diet, muscle glycogen and physical performance. *Acta Physiol Scand* 1967; 71: 140-150
- 2) Hultman E, Bergstrom J, Roche-Norlund AE. Glycogen storage in human skeletal muscle. In: *Muscle Metabolism During Exercise*. Edited by Pernow, B & Saltin, B. New York: Plenum; 1971. p.273-288
- 3) Cartee GD, Young DA, Sleeper MD, Zierath JR, Holloszy JO. Prolonged increase in insulin-stimulated glucose transport after exercise. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 1989; 256: E494-E499
- 4) Nakatani A, Han DH, Hansen PA, Nolte LA, Host HH, Hickner RC, Holloszy JO. Effect of endurance exercise training on muscle glycogen supercompensation in rats. *J Appl Physiol* 1997; 82(2): 711-715
- 5) Alonzo M, Lomako J, Lomako W, Whelan W. A new look at the biogenesis of glycogen. *FASEB J* 1995; 9: 1126-1137
- 6) Smythe C, Cohen P. The discovery of glycogenin and the priming mechanisms for glycogen biogenesis. *Eur J Biochem* 1991; 200: 625-631
- 7) Smythe C, Watt P, Cohen P. Further studies on the role of glycogenin in glycogen biosynthesis. *Eur J Biochem* 1990; 189: 199-204
- 8) Smythe C, Caudwell FB, Ferguson M, Cohen P. Isolation and structural analysis of a peptide containing the novel tyrosyl-glucose linkage in glycogenin. *EMBO J* 1988; 7(9): 2681-2686

- 9) Adamo KB, Graham TE. Comparison of traditional measurements with macroglycogen and proglycogen analysis of muscle glycogen. *J Appl Physiol* 1998; 84 (3): 908-913
- 10) Melendez R, Melendez-Hevia E, Cascante M. How did glycogen structure evolve to satisfy the requirement for rapid mobilization of glucose? A problem of physical constraints in structure building. *J Mol Evol* 1997; 45: 446-455
- 11) Shearer J, Marchand I, Tarnopolsky MA, Dyck DJ, Graham TE. Pro- and macroglycogenolysis during repeated exercise: roles of glycogen content and phosphorylase activation. *J Appl Physiol* 2001; 90: 880-888
- 12) Delp MD, Duan CC. Composition and size of type I, IIA, IID/X, and IIB fibers and citrate synthase activity of rat muscle. *J Appl Physiol* 1996; 80: 261-270
- 13) Lee JS, Bruce CR, Spriet LL, Hawley JA. Interaction of diet and training on endurance performance in rats. *Exp Physiol* 2001; 86 (4): 499-508
- 14) Bruce CR, Lee JS, Hawley JA. Postexercise muscle glycogen re-synthesis in obese insulin-resistant Zucker rats. *J Appl Physiol* 2001; 91: 1512-1519
- 15) Gulve EA, Cartee GD, Zierath JR, Corpus VM, Holloszy JO. Reversal of enhanced muscle glucose transport after exercise: roles of insulin and glucose. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 1990; 259: E685-E691
- 16) Bergmeyer HU, Bernt E, Schmidt F, Stork H. D-Glucose determination with hexokinase and glucose-6-phosphate dehydrogenase. In: *Methods of Enzymatic Analysis*. Edited by Bergmeyer, H.U. New York: Academic; 1974. p.1196-1201
- 17) Lee JS, Bruce CR, Tunstall RJ, Cameron-Smith D, Hugel H, Hawley JA. Interaction of exercise and diet on GLUT-4 protein and gene expression in Type I and Type II rat skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 2002; 175: 37-44
- 18) Lee JS, Bruce CR, Spurrell BE, Hawley JA. Effect of training on activation of extracellular signal-regulated kinase 1/2 and p38 mitogen-activated protein kinase pathways in rat soleus muscle. *Clin Exp Pharmacol Physiol* 2002; 29 (8): 655-660
- 19) Gollnick PD, Saltin B. Fuel for muscular exercise: role of fat. In: *Exercise, Nutrition and Energy Metabolism*. New York, MacMillan Publishing Ltd; 1988. p.71-88
- 20) Jansson E. Acid soluble and insoluble glycogen in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 1981; 113: 337-340
- 21) Kits V, Heijningen AJM, Kemp A. Free and fixed glycogen in rat muscle. *Biochem J* 1955; 59: 487-491
- 22) Lomako J, Lomako WM, Whelan WJ. Proglycogen: a low-molecular-weight form of muscle glycogen. *FEBS Lett* 1991; 279: 223-228
- 23) Lomako J, Lomako WM, Whelan WJ, Dombro RS, Neary JT, Norenberg MD. Glycogen synthesis in the astrocyte: from glycogenin to proglycogen to glycogen. *FASEB J* 1993; 7: 1386-1393
- 24) Stetten D Jr, Stetten MR. Glycogen metabolism. *Physiol Rev* 1960; 40: 505-537
- 25) McAinch AJ, Lee JS, Bruce CR, Tunstall RJ, Hawley JA, Cameron-Smith D. Dietary regulation of fat oxidative gene expression in different skeletal muscle fiber types. *Obes Res* 2003; 11: 1471-1479
- 26) Coyle EF, Coggan AR, Hemmert MK, Ivy JL. Muscle glycogen utilization during prolonged strenuous exercise when fed carbohydrate. *J Appl Physiol* 1986; 61 (1): 165-172
- 27) Helge JW, Kerry A, Suwadee C, Hulbert AJ, Kiens B, Strolien LH. Endurance in high fat-fed rats: effects of carbohydrate content and FA profile. *J Appl Physiol* 1998; 85: 1342-1348
- 28) Lapachet RAB, Miller WC, Arnall DA. Body fat and exercise endurance in trained rats adapted to a high-fat and/or high-carbohydrate diet. *J Appl Physiol* 1996; 80: 1173-1179
- 29) Simi B, Sempore B, Mayet MH, Favier RJ. Additive effects of training and high-fat diet on energy metabolism during exercise. *J Appl Physiol* 1991; 71: 197-203
- 30) Lee JS. The effect of dietary intervention and regular exercise on energy mobilization and metabolic adaptation during prolonged endurance exercise in rats. *Korean J Physical Edu* 2002; 41 (5): 971-980
- 31) Conlee RK, Hammer RL, Winder WW, Brachen ML, Nelson AG, Barnett DW. Glycogen repletion and exercise endurance in rats adapted to a high fat diet. *Metabolism* 1990; 39: 289-294
- 32) Miller WC, Bryce GR, Conlee RK. Adaptations to a high-fat diet that increase exercise endurance in male rats. *J Appl Physiol* 1984; 56: 78-83