KOREAN J. FOOD SCI. TECHNOL
Vol. 18, *No.* 3 (1986)

Red muscle과 White muscle의 근원섬유단백질의 특성의 비교

양 융, 신완철, 오두환, 진홍승, 김기태
연세대학교 공과대학 식품공학과

Comparison of Biochemical Characteristics of Myofibrillar Proteins from Red Muscle and White Muscle

Ryung Yang, Wan-Chul Shin, Doo-Whan Oh, Hong-Seung Jhin and Kee-Tae Kim
Department of Food engineering, College of Engineering, Yonsei University

Abstract

To investigate on the biochemical characteristics of muscle fiber, myofibrils and actomyosins were prepared from red muscle and white muscle, and their ATPase activities and SDS-polyacrylamide gel electrophoretic patterns were compared. Also biochemical characteristics of bovine muscle were compared with those of chicken muscle for the detection of species-characteristics. SDS-polyacrylamide gel electrophoretic analysis indicated that red muscle contained more 30K component of myofibril than white muscle. Differences in KCl concentration dependency of actomyosin ATPase activities and ATPase activity-pH curve were observed, when bovine muscle were compared with chicken muscle.

서 론

근육의 75%~92%를 차지하고 있는 근섬유의[1] 구성 단백질중 기능적 역할의 중심이 되는 성분은 근원섬유 단백질로서 근육단백질의 50~55%를 차지하고 있으며[2] 이들 근원섬유단백질은 근섬유상에 질서정연하게 배열되어 구조단백질로서의 형태유지의 기능과 운동장치(motile system)로서의 기능을 동시에 나타낸다는 사실이 밝혀지고 있다[3].

특히 최근에는 세포기능의 조절물질로서의 Ca이온의 중요성이 인식되면서 troponin-C와 Ca결합능은 물론 구조적으로 유사한 calmodulin이 생체 각 부위의 생화학 반응을 조절하고 있는 사실에 연구가 집중적으로 진행되어[4-6,7] troponin의 근수축조절기작이 새롭게 재조명되고 있으며 또한 근세포에서 새로운 구조단백질들이 발견되고 있다[8-16].

Maruyama등은 connectin이 Z-line사이의 기계적연계성을 부여하는 탄성단백질로 근원섬유를 덮고 있을 것으로 예상하고 있으며[8-11], Wang등은 titin이 sarcomere의 탄성단백질성분으로 thick filament와 thin filament의 배열을 조정하는 기능성막성분이라고 예상하고 있고[12-14], nebulin이 thin filament의 배열을 조정하는 성분이라고 예상하고 있다[15,16]. 또한 microfilament를 구성하는 desmin이 근세포로 부터 분리 정제되어, Z-line을 연결시킴으로써 근세포의 형태를 유지시키는 기능이 있다고 예상되고 있다[17-19].

원래 근원섬유 자체가 운동의 기능성분이기는 하나 세포학적으로는 세포내 골격성분(cytoskeletal elements)인데 titin이나 nebulin 그리고 desmin이 또다른 세포내 골격성분으로 근원섬유 및 근세포의 형태유지(muscle fiber integrity)에 기여함은 물론 운동기능의 발현에 기여하고 있는 것으로 추정되고 있는 것이다[10-19].

또한, 근육은 red fiber와 white fiber의 다양한 혼합물임이 알려져 상대적인 함량비에 따라 white muscle과 red muscle로 분류되고 있다[20,21]. 따라서 근섬유는 그 생화학적 성질, 미세구조 그리고 화학적 조성에서 많은 차이점이 있는 것으로 보고되고 있으며[21-33] 육제품의 재료로써의 근육의 물리화학적 성질에도 차이가 있을 것이 예상되고 있다[34-36]. 즉 근육을 숙성시킬 때 myofibril의 Z-line은 white muscle에서 더 빨리 붕괴되었다고 하였으며[34] Bendall[35]은 red muscle이 훨씬 cold-shortening을 일으키기 쉽다고 하였다.

그러므로 동물근육의 운동장치가 분자 레벨에서는 같다 할지라도[3,36] 근원섬유 구성단백질의 함량, 근원섬유 구성성분의 배열, 세포내 골격성분의 기능, 구성단백질

본 연구는 근섬유의 특성에 관한 비교생화학적 연구의 제 1 보로 1985년도 학국식품과학회 춘계학술발표회(장소 : 충남대학교 농과대학)에서 발표되었음.

의 종류, 운동기능의 조절기작, 나아가서는 근섬유의 형태에 있어서도 동물의 종류나 근육의 부위에 따라 차이가 있을 수 있다고 생각되었다.

본 연구는 포유류의 대표적 동물로서 소를, 조류로는 닭을 선택하여 white muscle과 red muscle로부터 myofibril 및 actomyosin을 조제하고 비교생화학적 측면에서 분석 비교 하므로써 동일한 생리적 기능을 가진 근원섬유 단백질의 특성에 관한 정보를 얻고자 하였다.

실험재료 및 방법

실험재료

한국 재래종 소(bovine)의 longissimus dorsi muscle을 white muscle로, sartorius muscle을 red muscle로 취하여 지방과 결체조직을 제거한 후 사용하였다.

닭은 breast muscle을 white muscle로, 다리근육 중 white fiber의 함량이 높은 gastronemius, semimembranous등을 제거한 나머지 부분을 red muscle로 취하여 지방과 결체조직을 제거한 후 사용하였다.

근원섬유 단백질의 조제

Myofibril의 조제는 Yang의 방법[37,38]에 의하여 조제하였으며, actomyosin의 조제는 Szent-Gyorgyi의 방법[39]을 약간 수정하여 사용한 Yang의 방법[40]에 의하여 조제하였다.

ATPase 활성 측정

0.25*mg/ml* myofibrillar proteins, 1*mM* $MgCl_2$, 10*mM* $CaCl_2$ 혹은 1*mM* EDTA, 1*mM* ATP, 25*mM* Tris-HCl 완충액(pH 8.0)의 혼합액을 30℃에서 5분간 반응시켰다. 반응은 최종농도 4%인 TCA를 첨가하여 정지시켰으며, 유리된 인산을 Fiske-Subbarow 방법[41]으로 정량하였다.

ATPase 활성은 1*mg*의 단백질에 의해서 유리되어 나오는 무기인산(Pi)의 μ moles로 표시하였다.

전기영동의 실시법

0.1% SDS를 함유한 gel의 전기영동은 Shapiro등[42]과 Weber등[43]에 의해 기술된 continuous system을 이용하여 slab gel로 행하였다. 7.5%와 12.5% acrylamide gel을 사용하였으며, 30*mA*의 전류가 흐르도록하여 실온에서 4.5시간과 6.5시간 동안 각각 수직영동시켰다. 전기영동 후 gel은 Coomassie brilliant R-250으로 염색하였다.

단백질분자량 측정을 위한 표준단백질로는 bovine serum albumin(67,000), catalase의 subunit(60,000), ovalbumin(45,000), pepsin(34,000), trypsinogen(24,000), lysozyme(14,000)을 사용하였다.

단백질 용액은 0.01*M* sodium phosphate 완충액(pH 7.0), 1% SDS(W/V), 1% β-mercaptoethanol 그리고 1~2*mg/ml* 단백질액을 혼합하여 3분간 끓인 후 10,000 rpm에서 5분간 원심분리하여 얻은 상등액을 시료로 사용하였다.

용해도의 측정

Actomyosin의 농도를 0.3*mg/ml*로 하고 KCl용액으로 이온강도를 조절하여 1,000×*g*에서 10분동안 원심분리한 뒤, 278*nm*에서 상등액의 흡광도를 측정하였다.

결과 및 고찰

근원섬유 구성단백질의 전기영동상의 비교

근세포는 다핵세포이기는 하나[44] 대표적인 동물세포로, 다른 조직세포와 특이하게 구별되는 점은 근원섬유를 함유하고 있다는 점이다.[3,39]

그런데, 근세포에 특이하게 함유되어 있는 근원섬유는 세포내 골격성분(cytoskeletal elements)이면서도 동물의 운동장치(motile system)에서 기본이 되는 물질이기도 하다.[45,46] 그러므로 근세포의 특성을 비교하는 데에는 근원섬유 구성단백질을 비교하므로써 충분히 대신할 수 있다고 생각되었다. 따라서 소의 골격근의 red muscle과 white muscle, 심장근 그리고 평활근(위)으로 부터 근원섬유를 조제하고 근원섬유 단백질의 조성을 SDS-polyacrylamide gel 전기영동상으로 분석하였다.

Pearson등[47]에 의하면, myofibril의 구성단백질들의 함량비는 myosin heavy chain(200K)이 50%, myosin light chain 1(25.5K)이 6.25%, light chain 2(17.5K)가 2.5%, light chain 3(15.5K)가 1.25%를 차지하고 있으며, G-actin(42K)은 20%, tropomyosin(35K)은 3%, troponin-T(37K)는 2%, troponin-C(17.8K)는 1.15%, troponin-I(20.9K)는 1.3%, M-protein(160K)은 2%, C-protein(135K)이 2%, α-actinin(95K)은 1%등이며, 그 밖에 미량성분으로 β-actinin, desmin등이 검출될 수 있고, connectin (또는 titin)은 5%이상의 gel에서는 이동하지 않으나 그 함량은 5%라고 하였다. 이상의 성분 함량비는 아직도 논의의 대상으로 확정되어 있지는 않으나[11,19,47-49] 각종 myofibril의 구성단백질의 검정에는 비교치로 이용될 수 있을 것으로 보았다.

Fig. 1의 white muscle(D) 과 red muscle(C)의 전기영동상에서는 35K의 tropomyosin과 25.5K의 myosin light chain 1사이에 있는 30K성분이 차이가 있음을 나타내고 있다.

근원섬유구성단백질성분의 차이는 골격근과 심장근 그

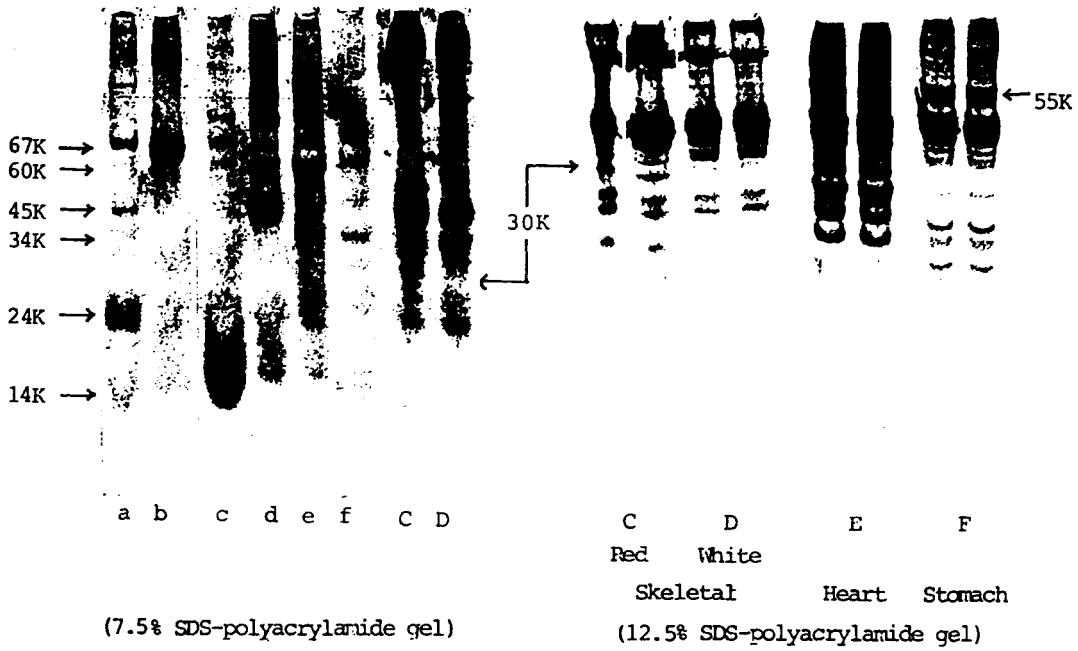

Fig. 1. Comparison of SDS-polyacrylamide gel electrophoresis of myofibril from bovine skeletal, heart and stomach muscle

a: trypsinogen(24K) b: bovine serum albumin(67K) c: lysozyme(14K)
d: ovalbumin(45K) e: catalase subunit(60K) f: pepsin(34K)

리고 평활근(위) 사이에 확실하게 나타내고 있다. (Fig. 1 C와 D 그리고 E와F) 심장근의 경우 (Fig. 1의 E), 골격근과 유사한 전기영동상의 분리대를 나타내나 myosin light chain 1보다 저분자량 부위에 많은 소분리대(minor band)를 나타내고 있으며, 골격근의 red muscle에서 나타나는 30K성분도 나타내고 있다.

Katz[50]는 심장근의 troponin의 함량이 2.5%로 골격근의 troponin의 함량인 5%보다 낮다고 하였고, Ebashi[54]는 Katz의 측정치보다 낮은 것으로 발표하고 있는데, Fig. 1의 E의 결과는 troponin복합체의 함량이 높을 가능성을 시사하고 있다. 심장의 기능과 troponin의 생물활성[51,52]을 감안하면 소분리대(minor band)들의 함량이 높아야 할 것으로 예상되며, 이 점에 관하여서는 보다 정밀하고 자세한 연구가 필요할 것으로 생각되었다.

골격근myofibril의 SDS-polyacrylamide gel 전기영동상에 나타나는 30K성분에 대하여서는 Dayton등[53], Olson등[54] 및 Samejima등[55]의 보고가 있다. 그들은 troponin-T가 근세포내 단백질가수분해효소인 Calpain[56-66]의 작용을 받아 형성되는 분해생성물이라고 하고 있다[53-59] 30K 성분이 Calpain의 작용에 의한 생성물이라고 하면 근세포의 fiber type에 따라 Calpain의 분해작용에 차이가 있음을 나타낸 것이되며, 따라서 단백질의 대사회전속도(turn over rate)에 차이가 있음을 나타내게 된다[62,63] 그런데, Fig. 1의 E에 나타낸 바와 같이, 심장근의 전기영동상에도 30K성분이 확실하게 나타나고 있으므로, 근세포의 fiber type을 결정지을 수 있는 고유한 성분일 가능성에 대하여서도 충분히 연구되어야 한다고 생각되었다.

평활근의 경우에는, Fig 1의 F에 나타낸 바와 같이, actin과 tropomyosin의 함량과 55K의 desmin의 함량이 높다는 특징이 잘 나타나 있다.

그러므로 골격근과 심장근 및 평활근의 근원섬유구성단백질의 조성의 차이는 충분히 예상될 수 있으나[47,52,53] 골격근에 있어서의 차이는 동물의 종류에 따른 근원섬유구성단백질의 성분조성에 대한 보다 철저한 분석이 필요함을 나타내는 것으로 해석되었으며, 같은 골격근이라 할지라도 동물의 종류나 근육의 부위에 따라 근수축기작은 본질적인 점에서 동일하나 각각 특성이 있을 것으로 예상되었다.

Actomyosin의 생물활성의 비교

Fig. 1의 결과로 부터 red muscle과 white muscle은 근원섬유구성단백질조성에서 명료한 차이를 나타내었으므로, 저자들은 근원섬유의 생물활성이 fiber type에 따라 차이를 나타낼 수 있다고 예상하였다. 왜냐하면 동질은 염용성단백질로서 근육 수축에 직접 관여하고 있

물의 근수축, 이완 및 사후강직의 분자론적 기전은 actin-myosin interaction과 ATP의 상호작용 및 이에 대한 근원섬유의 조절단백질의 조절작용으로 알려져 있기 때문이다.[64-68] 특히, actomyosin의 ATPase활성은 근수축 속도와 직접 대응하는 것으로 해석되고 있기 때문에[69,70] 본 연구에서는 각각 red muscle과 white muscle에서 추출 정제된 actomyosin의 생물활성을 비교하였다.

Fig. 2는 actomyosin의 Ca-activated ATPase 활성에 대한 이온강도의존성을 나타낸 것이다.

소와 닭의 actomyosin의 Ca-activated ATPase 활성은 생리적이온강도(0.12~0.18)에서 최대활성을 나타내, 이미 알려진 사실들과 잘 일치하고 있으나[71-73] 조류인 닭의 actomyosin의 Ca-activated ATPase 활성이 포유류인 소의 actomyosin과 비교하여 고이온강도에서도 높게 유지되는 특징을 보이고 있다.

white muscle과 red muscle사이에 있어서 Ca-ATPase 활성은 소의 actomyosin의 경우, 고이온강도에서는 활성의 차이는 보이지 않고 있으나, 생리적이온강도(0.12~0.18)에서 차이를 보이고 있으며, 닭의 actomyosin의 경우에는 이온강도에 따른 활성의 차이를 보이지 않고 있다.

Fig. 3은 actomyosin의 Mg-ATPase활성을 나타낸 것이다.

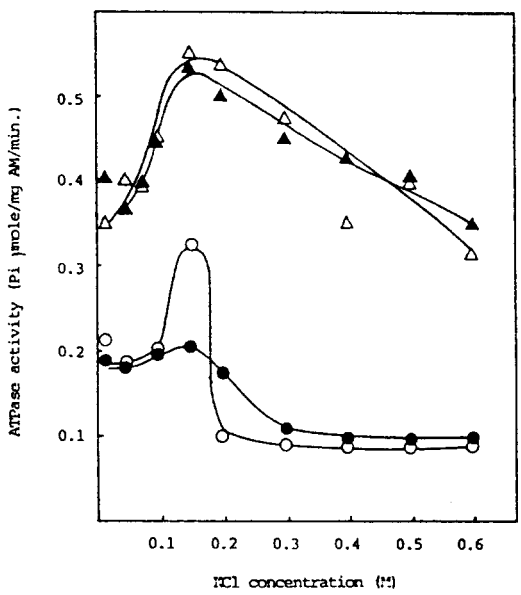

Fig. 2. Effect of KCl concentration on the Ca-activated ATPase activity of actomyosin from bovine and chicken muscle

Enz. assay: 25*mM* Tris-HCl buffer (pH8.0), 1*mM* ATP, 10*mM* $CaCl_2$, 0.25*mg/ml* AM

(●,▲): red fiber, (○,△): white fiber

(●,○): bovine, (▲,△): chicken

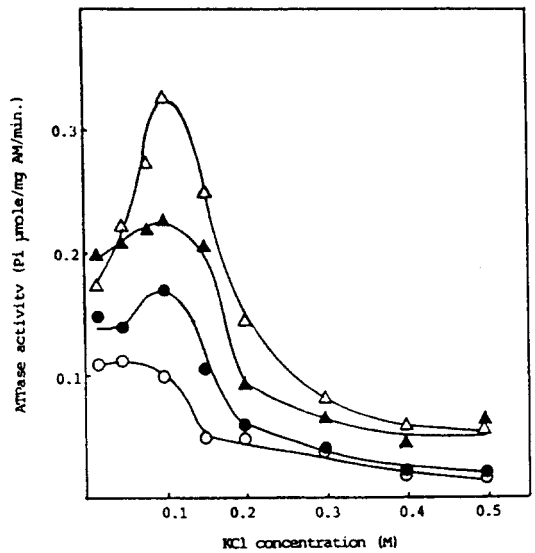

Fig. 3. Effect of KCl concentration on the Mg-activated ATPase activity of actomyosin from bovine and chicken muscle

Enz. assay: 25*mM* Tris-HCl buffer (pH8.0), 1*mM* ATP 1*mM* $MgCl_2$, 0.25*mg/ml* AM *g/ml* AM

(●,▲): red fiber, (○,△): white fiber

(●,○): bovine, (▲,△): chicken

Mg이온은 이온강도에 관계없이 myosin의 ATPase 활성을 저해하나, 저이온강도 ($\mu < 0.05$)에서 actomyosin ATPase활성을 활성화시키므로[37,39] actin은 myosin ATPase의 allosteric effector라고[74] 알려지고 있다. 그러므로 Mg-ATPase 활성의 이온강도의존성을 조사하므로서 actomyosin의 회합과 해리를 반영할 수 있다고 보았다.

Fig. 3에 나타낸 바와 같이, 소의 actomyosin과 닭의 actomyosin ATPase활성은 각각 이온강도 0.05, 0.1에서 최대활성을 나타내며, 조류인 닭의 actomyosin ATPase활성이 높은 이온강도의존성을 나타내고 있다.

소의 actomyosin의 Mg-ATPase활성은 red muscle과 white muscle사이에 차이를 보이고 있으며, Ca-ATPase활성에 차이를 보이지 않았던 닭의 actomyosin의 경우에도 Mg-ATPase 활성에는 큰 차이를 보이고 있다(Fig. 2 와 3).

Seidel등[75]은 토끼근육에서 조제된 myofibril과 actomyosin의 ATPase활성이 white muscle의 경우가 red muscle의 경우보다 높다고 하였는데, 닭의 actomyosin의 경우에는 Seidel등의 결과와 모순되지 않으나, 소의 actomyosin의 경우에는 red muscle이 높은 활성을 보여주고 있다. 이와같은 결과로 actomyosin의 ATPase활성에 있어서 동물의 종특성은 물론 근육의 부위에 따라서도 차이를 보일 수 있음이 예상되었다.

동물의 종특성은 pH변화에 따른 ATPase활성에 있어서도 차이를 보일 수 있을 것이므로 actomyosin ATPase 활성에 대한 pH의 영향을 조사하였다.

Fig. 4에 나타낸 바와 같이, 소의 actomyosin ATPase가 red muscle과 white muscle사이에 차이를 보이지 않고 있는데 반하여, 닭의 actomyosin ATPase는 활성의 세기에 큰 차이를 보여 포유동물과 조류사이에 차이를 보이고 있다. 이 결과는 Yang등이 ATPase활성이 actin-myosin interaction을 반영한다는 점[37]과 고양이 근육에서 fiber type에 따라 actomyosin ATPase에 대한 pH의 영향이 다르다는 Guth등의 보고[76]와 비교할 때 소와 닭의 종특성을 반영하는 것으로 해석되었다.

이상의 Fig. 2, 3, 4의 결과들은 actomyosin을 구성하고 있는 성분단백질의 성질에 차이를 보일 수 있음을 나타내는 것이라고 예상되었다.

고이온강도에서의 actomyosin의 EDTA-ATPase활성은 주로 myosin성분에 의한 것으로 알려져[73,77,78] EDTA-ATPase활성의 측정은 myosin의 상대적인 특성을 추적하는데 유력한 수단이 된다고 알려지고 있다.[37,79] 따라서 actomyosin중의 myosin성분의 활성을 추정하기 위하여 EDTA-ATPase활성을 측정하였다(Fig. 5).

소와 닭의 red muscle과 white muscle의 actomyosin EDTA-ATPase활성은 크기에 현저한 차이를 나타내고 있으나, 고이온강도 (μ>0.4)쪽에서 활성이 증대되는 공통적인 경향을 나타내고 있으며 white muscle의 actomyosin EDTA-ATPase활성이 red muscle보다 높게 나타나고 있다.

Actomyosin의 EDTA-ATPase활성은 actomyosin system에서의 myosin ATPase 활성의 크기 그리고 actin과 myosin의 상호작용의 세기등에 따라 달라질 수 있으므로[37,80] Fig. 5의 결과로 부터 닭의 myosin의 ATPase 활성이 red muscle보다 white muscle에서 더 높다고 단정할 수는 없으나, actomyosin의 Ca-ATPase활성, Mg-ATPase활성, EDTA-ATPase활성 및 pH에 따른 활성도 곡선의 비교에서 나타난 white muscle과 red muscle의 차이는 myosin의 특성에 차이가 있음을 충분히 예상시키는 것이라고 해석되었다.

Actomyosin의 용해도 비교

근육을 구성하는 단백질은 각종 염농도에 대한 용해도의 차에 의해 근장단백질, 근원섬유단백질 및 육기질단백질로 크게 분류하고 있는데, 이 중 근원섬유단백

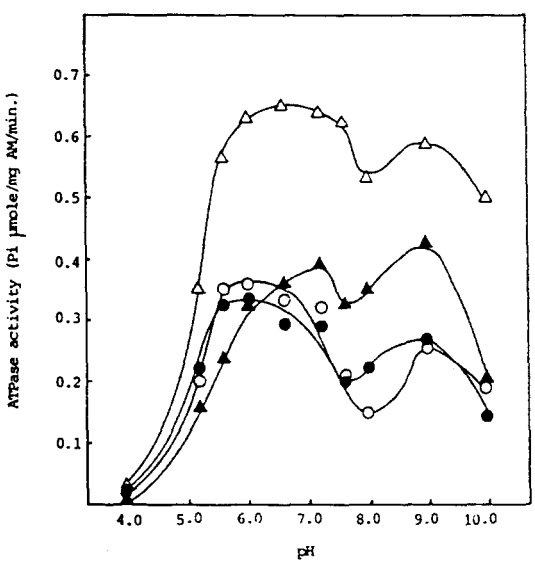

Fig. 4. Effect of pH on the Ca-ATPase activity of actomyosin from bovine and chicken muscle
Enz. assay: 0.1*M* KCl, 1*mM* ATP, 10*mM* $CaCl_2$, 0.25*mg/ml* AM
Buffer System:
pH 3.0-5.0: 25*mM* Citrate buffer
pH 5.0-7.0: 25*mM* Tris-maleate buffer
pH 7.0-9.0: 25*mM* Tris-HCl buffer
pH 9.0-10.0: 25*mM* Carbonate-bicarbonate buffer
(●,▲): red fiber, (○,△): white fiber
(●,○): bovine, (▲,△): chicken

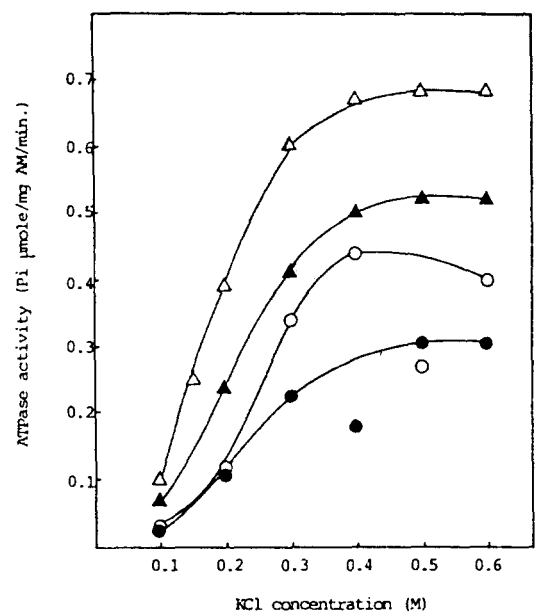

Fig. 5. Effect of KCl concentration on the EDTA-enhanced ATPase activity of actomyosin from bovine and chicken muscle
Enz. assay: 25*mM* Tris-HCl buffer (pH8.0), 1*mM* ATP, 1*mM* EDTA, 0.25*mg/ml* AM
(●,▲): red fiber, (○,△): white fiber
(●,○): bovine , (▲,△): chicken

으며 전 근육단백질의 약 50%를 차지하고 있다.[81]

본 연구에서는 근원섬유단백질 중의 대부분을 차지하고 있는 actin과 myosin의 결합체인 actomyosin을 추출, 정제하여 fiber type간의 용해도 차이를 비교하였다.

이온강도에 대한 actomyosin의 용해도는 동물에 따라 차이가 있다는 것이 보고된 바[40] 있으며, Wu등[82]은 닭의 myosin의 용해도를 조사하였는데 이온강도 0.2이하에서는 white fiber myosin이 red fiber myosin의 2배정도 잘 용해되었고 0.2이상에서는 어느쪽 myosin도 모두 완전히 용해되었다고 하였으며, pH에 따른 용해도의 차이도 나타난다고 하였다.

Fig. 6에 나타낸 바와 같이, 소의 actomyosin의 경우 white muscle actomyosin과 red muscle actomyosin 사이에 뚜렷한 차이를 보이고 있다. white muscle actomyosin은 이온강도 0.2에서 용해되기 시작하여 이온강도 0.25에서 높은 용해성을 나타내고 있는데 비하여 red muscle의 actomyosin은 이온강도 0.3이상에서 용해가 완료되고 있다.

한편, 닭의 actomyosin의 경우에는 fiber type의 차이를 나타내지 않고 있다(Fig. 6). 다만 fiber type에 따라 동일 단백질농도임에도 불구하고 흡광도에 차이를 보이고 있는데, 이 결과는 단백질의 분자 흡광계수(extinction caefficient)를 반영하는 것으로 추정되었다.

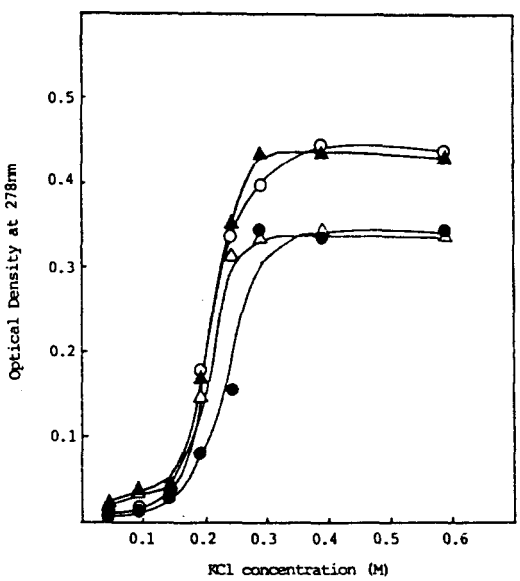

Fig. 6. Solubility of actomyosin from bovine and chicken muscle.
Condition: 0.3 *mg/l* AM in KCl at the concentration cited on abscissa.
(●,▲): red fiber, (○,△): white fiber
(●,○): bovine, (▲,△): chicken

이온강도에 대한 actomyosin의 용해도는 actin과 myosin의 함량비, actin과 myosin의 상호작용의 세기 및 F-actin의 분자 형태등을 반영하므로[71,83], 동일한 추출 및 정제방법에 의하여 조제된 actomyosin이 fiber type에 따라 차이를 보이는 Fig. 6의 결과는 actomyosin을 구성하고 있는 actin과 myosin의 성질에 차이가 있음을 예상시키는 것이었다.

요 약

근섬유의 생화학적 특성을 규명하기 위하여 red muscle과 white muscle로 부터 myofibril과 actomyosin을 각각 조제하고 그 생물활성 및 SDS-polyacrylamide gel 전기 영동상을 비교하였다. 또한 동물의 종류에 따른 특성의 차이를 알아보기 위하여 소의 근육과 닭의 근육을 비교하였다.

Myofibril의 SDS-polyacrylamide gel 전기 영동상으로 부터 red muscle은 white muscle보다 30K성분의 함량이 높다는 사실을 알았다.

소의 근육과 닭의 근육은 actomyosin ATPase활성의 이온강도의존성 및 ATPase activity-pH curve에서 차이를 보였다.

사 의

본 연구는 근섬유의 특성에 관한 비교생화학적 연구의 제1보로 1983년도 후반기 한국과학재단연구비로 수행된 것이다. 저자들은 연구비를 지원하여 준 한국과학재단에 심심한 사이를 표하는 바이다.

문 헌

1. Forrest, J.C., Aberle, E.D., Hedrick, H.B. Judge, M.M.D. and Merkel, R.A.: *"Principle of Meat Science"* p27-82, Freeman, San Francisco, California (1975)
2. Cassens, R.G.: *Food Technology.*, **4**, 76(1977)
3. Huxely, H.E.: *J. Mol. Biol.*, **7**, 281(1963)
4. Watterson, D.M., Sharief, F. and Vanaman, T.C.: *J. Biol. Chem.* **255**, 962(1980)
5. Tufty, R.M. and Kretsinger, R.H.: *Science.*, **187**, 167(1975)
6. Mikawa,T., Nonomura, Y., Hirata,M. and Ebashi,S.: *J. Biochem.*, **84**, 1633(1978)
7. Hirata,M., Mikawa, T., Nonomura,Y. and Ebashi,S.: *J. Biochem.*, **87**, 369(1980)
8. Maruyama,K., Murakami,F. And Ohashi,K.: *J.*

Biochem., **82**, 339(1977)
9. Maruyama,K., Kimura,S., Kuroda,M. and Honda, S.J.: *J. Biochem.*, **82**, 347(1977)
10. Fujii,K., Komura, S. and Maruyama, K.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **81**, 1248(1978)
11. Fujii,K. and Maruyama,K.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **104**, 633(1982)
12. Wang,K. and Ramirez-Mitchell,R.: *J. Cell. Biol.*, **83**, 389(1979)
13. Lusby, M.L., Ridpath, J.F. and Robson, R.M.: *Inst, Food Technol. Annual Meeting Program Abstract*, p215 (1980)
14. Lusby, M.L., Ridpath, J.F., Perrish, F.C., and Robson, R.M.: *J. Food Sci.*, **48**, 178(1983)
15. Wang,K. and Ramirez-Mitchell,R.: *Biophys. J.*, **33**, 21a (1981)
16. Wang,K. and Williamson, C.L.: *Proc. Natl. Acad. Sci.*, USA, **77**, 3254(1980)
17. O'shea, J.M.: *Biochem, J.*, **195**, 345(1981)
18. Geisler,N. and Weber,K.: *Eur. J. Biochem.*, **111**, 425(1980)
19. Osborn, M. and Weber,K.: *Cell.*, 31, 303(1982)
20. Beccher, G.R., Cassens, R.G., Hoekstra, W.G. and Briskey, E.J.: *J. Food. Sci.*, **30**, 969(1965)
21. Gautier, G.F., Burke, R.E., Lowey, S. and Hobbs, A.W.: *J. Cell Biol.*, **97**, 756 (1983)
22. Dalla Libera,L., Sartore, S., Pierobron-Bormioli,S. and Schiaffino, S.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **46**, 1662(1980)
23. Biral,D., Daminal,E., Volpe,P., Salviati,G. and Margreth, A.: *Biochem. J.*, **203**, 529(1982)
24. Heilmann,C., Brdiczka,D., Nickel,E. and Pette,D.: *Eur. J. Biochem.*, **81**, 211(1977)
25. Billeter., Heizmann, C.W., Howard,H. and Jenny,E.: *Eur. J. Biochem.*, **116**, 389(1981)
26. Jullian, F.J., Moss, R.L. and Waller, G.S.: *J. Physiol.*, **311**, 201(1981)
27. Yong, O.A. and Dawey, C.L.: *Biochem. J.*, **195**, 317(1981)
28. Nystrom,B.: *Nature.*, **212**, 954(1966)
29. Dubewitz, V.: *J. Physiol.*, **193**, 481(1967)
30. Fahimi, H.D. and Roy, P.: *Science.*, 152, 176(1966)
31. Fahimi, H.D. and Karnovsky, M.J.: *J. Cell Biol.*, **29**, 113(1966)
32. Pellegrino, C. and Frnzini, C.: *J. Cell Biol.*, **17**, 327(1963)
33. Brust, M.: *Amer. J. Physiol.*, **210**, 445(1966)
34. Goll, D.E., Stromer, M.H. and Robson, R.M.: *J. Anim. Sci.*, **33**, 963(1974)
35. Bendall, J.R.: *J. Sci. Food Agr.*, **25**, 55(1975)
36. Yang,R.: *J. Engin. Res. Ins.*, Vol. **17**, No.1, 147 (1985)
37. Yang.R., Okitani,A. and Fugimaki, M.: *Agric. Biol. Chem.*, **36**, 2087(1972)
38. Yang,R., Kim, C.J. Moon, Y.H. and Yu, J.H.: *Korean J. Food Sci. Technol.*, **6**, 79(1974)
39. A. Szent-Gyorgyi, *"The chemistry of muscular contration"* 2nd rev. ed., Academic Press, New York (1951)
40. Yang,R., Oh, D.H., Shin, W.C. and Lee, Y.K.: *Yonsei. Engineering Report.*, **14**, 99(1982)
41. Fiske, C.H. and Subbarow, Y: *J. Biol. Chem.*, **66**, 375(1925)
42. Shapiro, A.L., Vinuela,E. and Maizel, J.V.: *J. Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **28**, 815(1967)
43. Weber,K. and Osborn,M: *J. Biol. Chem.*, **244**, 4406(1969)
44. Brödel,M: *Johns Hopkins Hospi. Bull.*, **61**, 295(1937)
45. Robson, R.M., O'shea, J.M. and Huiatt, T.W.: *J. Food Biochtem.*, Vol.8, No.1, 1 (1984)
46. Huxley, H.E.: *J. Mol. Biol.*, **37**, 507(1968)
47. Pearson, A.M., Wolzak, A.M. and Gray, J.L.: *J. Food Biochem.*, Vol.8, No.1, 189(1984)
48. Porzio, M.A. and Pearson, A.M.: *Meat Sci.*, **3**, 255(1979)
49. Obinata, T., Maruyama,K., Sugita,H. and Ebashi,S.: *Muscle and Nerve*, **4**, 456(1981)
50. Katz, A.M.: *Physiol. Rev.*, **50**, 63(1979)
51. Ebashi, S.: *"The myocardium"* (Adv. Cardiol., Vol.12) Karger Basel, p59 (1974)
52. Japanes Society of Biochemistry ed., *Data Book of Biochemistry*, p1635 (1979)
53. Olson, D.G., Parrish, F.C. JR., Dayton, W.R. and Goll, D.E.: *J. Food Sci.*, **42**, 117 (1977)
54. Olson, D.G. and Parrish, F.C.: *J. Food Sci.*, **42**, 506(1977)
55. Samejima,K. and Wolfe, F.H.: *J. Food Sci.*, **42**, 506(1977)
56. Dayton, W.R., Goll, D.E., Zeece, M.G., Robson, R.M. and Reville, W.J.: *Biochemistry.*, **15**, 2159(1976)
57. Dayton, W.R. and Schollmeyer, J.V.: *Exptl. Cell Res.*, **136**, 423 (1981)
58. Ishiura, S., Sugita,H., Nonaka,I. and Imahori,K.: *J. Biochem.*, **87**, 343(1980)
59. Barth, R. and Elce, J.S.: *Am. J. Physiol.*, **240**. E493

(1981)
60. Otsuka, Y. and Goll, D.E.: *Federation Proc.*, **39**, 2044(1980)
61. Nagainis, P.A. and Wolfe, F.H.: *J. Food Sci.*, **47**, 1358 (1982)
62. MacDonald, M.L. and Swick, R.W.: *Biochem. J.*, **194**, 811 (1981)
63. Goll, D.E., Otsuka, Y., Nagainis, P.A., Sathe, S.K. and Muguruma,M.: *Biochem. Soc. Trans.*, **10**, 280(1982)
64. Japanes Society of Biochemistry ed., *Data Book of Biochemistry*, p 1648 (1979)
65. Mommaerts, W.F.H.M. and Seradiderian,K.: *J. Gen. Physiol.*, **30**, 40(1950)
66. Nonomura,Y., Watanabe, S. and Shiokaw,H.: *J. Biochem.*, **40**, 387 (1955)
67. Gergely,J.: In "*Physiology and Biochemistry of muscle as a Food* (E.J. Briskey., R.G. Cassens and B.B. Marsh eds.) 2nd. ed p 349, Univ. of Wiscons in Press, Madison, Wisconsin (1970)
68. Fugimaki,M., Arakawa,N. and Takaki,O.: *J. Food Sci.*, **30**, 937(1965)
69. Dayton, N.R., Goll, D.E., Zeese, M.G., Robson, R.M. and Reville, W.J.: *Biochem. J.*, **15**, 2150 (1976)
70. Barany,M., Barany, K., Rekard,T. and Volpe,A., : *Arch. Biochem. Biophys.*, **109**, 185(1965)
71. Bendall, J.D.,: "*Muscles, molecules and movement*" American Elsevier Pub. co. Inc., p 34 (1969)
72. Ozawa, I. and Maruyama,K.: *Scientific paper of the college of General Education*, Univ. of Tokyo, **18**, 261(1968)
73. Maruyama,K. and Ishikawa,Y.: *Biochem. Biophys. Acta.*, **77**, 682 (1963)
74. Offer, G.W.: ;*Biochem. Biophys. Acta.*, **89**, 556(1964)
75. Tokuyama,H. and Yonomura,Y.: *J. Biochem.*, **62**, 456(1967)
76. Seidel, J.C. and Streter, F.A.: *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **17**, 662(1964)
77. Guth,L. and Samaha, F.J.: *Exp. Neurol.*, **25**, 138 (1969)
78. Bowen, W.J. and Kerwin. T.B.: *J. Biol. Chem.*, **211**, 237(1954)
79. Friess, E.T.: *Arch. Bioche. Biophys.*, **51**, 17(1954)
80. Kim. H.S.: M.D. Thesis, Yonsei Univ., (1983)
81. Yang, R., Okitani,A. and Fugimaki,M.: *Agric. Biol. Chem.*, **34**, 1765(1970)
82. Chuen-Shang Chung Wu.: *Biochem.*, **8**, 39(1969)
83. Yang, C.S.: M.D. Thesis., Yonsei Univ., (1978)

(1986년 2월 14일 접수)