

수산동물 근육단백질의 비교생화학: 수산동물의 콜라겐

Comparative Biochemistry of Muscular Protein in Aquatic Animals: Collagen of Aquatic Animals

황재호* · 김선재 · 고강희 · 김석렬 · 한경호¹ · 이성훈¹
이진희¹ · 라성주 · 윤호섭¹ · 김종덕 · 오명주

Jae-Ho Hwang, Seon-Jae Kim, Kang-Hee Kho, Seok-Ryel Kim, Kyeong-Ho Han¹, Sung-Hoon Lee¹,
Jin-Hee Lee¹, Sung-Ju Rha, Ho-Seop Yoon¹, Jong-Doeg Kim, Myung-Joo Oh

전남대학교 친환경해양바이오특성화사업단, ¹전남대학교 수산해양대학
Eco Marine Bio Center, Chonnam National University

¹Division of Fisheries & Ocean Sciences, Chonnam National University

서론

근육은 근섬유가 집합한 것으로, 그 사이 및 주위의 결합조직이 근섬유를 결합하는 역할을 하고 있다. 물리적으로 고압에서 근육을 압착하면 근장(muscle plasma)과 근기질(muscle stroma)로 분리된다. 근장은 물에 가용인 근형질과 근원섬유로 구성된다. 근섬유는 근섬유초(sarcomer)에 의해 둘러싸여, 그 중에 비교적 규칙적으로 나란히 놓인 근원섬유(myofibril)와 몇 개의 핵이 있다. 근기질은 근섬유의 집속체이며, 근절(myomere)과 근절을 접합하고 있는 근격막(myocommata), 근섬유초 및 근육중의 모세혈관 및 신경섬유 등에 분포하는 결합조직의 총칭이다. 결합조직은 중배엽 또는 외배엽계 중배엽에 유래하지만, 외배엽에 유래하는 것도 있다.

근기질을 구성하는 단백질은 경단백질(albuminoid)에 속해 있고, 생리적 활성이 떨어지거나 부족하지만, 화학적으로는 비교적 안정하다. 단백질로서는 콜라겐(collagen)이 주요한 것으로, 근격막 · 근섬유초 · 경골 · 연골 등

이 주성분이다. 근기질 단백질은 근세포의 단백질이라 알려져 있으나, 최근 근세포 내에 탄성섬유의 존재가 시사되어 이 기능을 나타내는 커넥틴(connectin)이 주목받고 있다. 과거 20년간 콜라겐 과학은 생물화학, 생물물리학, 생물학, 의학 및 공학의 많은 분야에서 진보를 거두었다. 수산학 분야에 있어서도 다양한 연구는 행해지고 있다. 본 지면에서 근육의 결합조직 단백질의 주요성분인 콜라겐에 관한 최근의 연구성과를 수산동물을 중심으로 총설한다.

콜라겐의 구조

콜라겐의 어원은 “풀을 만드는 원료”의 의미로 물성적으로 정의된 것이지만, 오늘날에는 다음의 카테고리를 포함한다(1). 1) 특성적 X선 회절구조를 갖는다. 2) 전자현미경상에서 횡문구조를 갖는다. 3) 히드록시프롤린을 함유한다. 생체 내에서 콜라겐은 섬유구조를 나타내고, X선 광각회절연구에 의하면, 콜라겐은 자오선방향(섬유방향)에 2.86 Å의 주기구조가 보인다(2). 광범위한 척추동물 및

*Corresponding author: Jae-Ho Hwang, Eco Marine Bio Center, Chonnam National University, San 96-1, Dunduck-dong, Yeosu, Jeonnam 550-749, Korea
Tel: +82-61-659-3214
Fax: +82-61-659-3219
E-mail: hwangjh73@yahoo.co.kr

무척추동물의 콜라겐에 관한 계통적 X선 연구의 결과, 그들의 회절도형은 완전 동일하고, 단순히 배열의 정도가 다른 것에 지나지 않다는 것이 밝혀졌다(3). 콜라겐 원섬유(fibril)는 전자현미경상에서, 약 700 Å(건상태 640 Å, 습상태 690 Å)의 횡문주기구조를 갖는다(4). 콜라겐의 입체구조는 여러 연구자로부터 각종 막형이 제안되었다. 아미노산 조성의 특수성, 즉 글리신과 피롤리딘 핵을 갖는 이미노산(프롤린+히드록시프롤린)이 특히 많은 것을 고려한다면, 합성 펩타이드의 폴리프롤린II 및 폴리글리신II의 구조를 고려하여 짜 맞춰진 3개의 폴리펩타이드를 갖는 3중 나선구조가 가장 적당하다(5-7). 이 구조에 의하면 콜라겐분자를 구성하는 폴리펩타이드는 왼쪽꼬임(minor helix)을 이루고, 그 방향은 축에 평행하지 않다. 그 찢치는 9.5 Å, 한꼬임의 잔기수는 3.33, 축방향의 1잔기당 이동거리는 2.86 Å, 1잔기당 축회전각도는 108°, 축주기는 28.6 Å으로 되어있다. 폴리펩타이드의 3개 체인구조가 1개로 합쳐져 느슨하게 오른쪽으로 꼬인 구조를 지니고, 3개 체인은 coiled-coil 구조를 나타낸다.

콜라겐분자종의 성질

콜라겐분자에는 유전적으로 다른 분자종이 있어, 각각은 I, II, III 형 콜라겐으로 불리며, 고등척추동물의 각종 기관에 있어서 지금까지 적어도 20종 이상의 분자종이 발견되었다(8). 콜라겐분자는 일반적으로 분자량 300kDa, 직경 14-15 Å, 길이 2,800-3,000 Å의 값을 갖는다. 포유류 및 조류의 근육에는 I, III, IV 및 V형 콜라겐 분자종이 확인되었다. I형 콜라겐 분자는 α체인이라 불리는 폴리펩타이드체인 3개로 구성되고, 대부분의 영역에서 3개의 폴리펩타이드체인이 각각 왼쪽으로 꼬여진 삼중나선구조를 이룬다. 분자의 길이는 300nm로, 각 분자는 67nm씩 밀려서 규칙적으로 배열하여 콜라겐 원섬유(fibril)를 형성하고, 원섬유가 집합하여 콜라겐 섬유(fiber)를 만든다. 포유류 및 조류의 근육에는 I형 콜라겐이 가장 많고, 주로 근외막(epymisium) 및 근주막(perimysium)에 존재한다. III형 콜라겐은 I형 콜라겐과 유사한 구조를 갖지만, 원섬유의 두께가 I형 콜라겐보다도 가늘고, 근주막에 국재(localization)한다. IV형 콜라겐은 기저막에 존재하고, 분자의 길이는 420nm로, 삼중나선구조를 갖지 않는 영역이 비교적 크고, 분자는 섬유를 형성하

지 않은 채 망목상(network-like structure)으로 배열하고 있다고 알려져 있다. V형 콜라겐은 III형 콜라겐보다 더 가는 섬유를 형성하고, 세포주변의 근내막에 국재한다. 어류의 근육에 I형 및 V형 콜라겐이 존재한다는 것이 확인되었으나(9-11), III형 콜라겐은 어류의 근육에서 검출되지 않는다(10,11). 최근, 어류의 근육에 아주 미량의 IV형 콜라겐의 존재를 확인했으나, 자세한 연구는 아직 밝혀지지 않았다. 어류 근육의 I형 및 V형 콜라겐의 α체인 조성 즉, 서브유닛(subunit)조성에 있어서 I형 콜라겐에는 α1(I)α2(I)α3(I)과 [α1(I)]₂α2(I)의 2종류의 서브유닛조성의 분자형이 존재하지만, 종에 따라 그 분포가 다르며, 서브유닛조성의 차이가 무엇을 의미하는지는 불명확하다(12). 어류 근육의 V형 콜라겐에는 적어도 [α1(V)]₂α2(V)와 α1(V)α2(V)α3(V)의 2종류의 서브유닛조성의 분자형이 존재하지만 자세한 연구는 이루어지지 않았다.

콜라겐은 섬유아세포에서 생합성된다. 먼저 프로콜라겐(procollagen)이 형성되어, 세포외로 방출되어 콜라겐이 된다. 프로콜라겐은 콜라겐보다 글리신, 히드록시프롤린의 함량이 낮고, 세린함량이 높고, 콜라겐에 존재하지 않는 시스테인을 포함하고, 세포외로 방출되기까지 여러 효소작용을 받는다(13). 그 후 성숙과정 중 가용성인 것이 분자간 가교의 형성에 의해 세포 외에서 불용성으로 변한다. 따라서 콜라겐은 용해성에 의해 중성염가용성(NSC, natural salt soluble collagen), 산가용성(ASC, acid soluble collagen) 및 불용성(ISC, insoluble collagen)의 3개로 나뉜다. 포유동물 결합조직의 용해성은 ISC > ASC > NSC, 어류의 결합조직은 일반적으로 ASC > ISC > NSC이다(14). 어류의 ASC는 진피 또는 부레를 쿠엔산 또는 초산으로 추출하여 원심분리 후, 상등액을 0.02M Na₂HPO₄로 투석하여 섬유를 재생시키는 과정을 반복하여 정제한다(15). 그러나 무척추동물에서는 척추동물과 비교해 콜라겐섬유의 불용화가 현저하고, 콜라겐을 산추출하는 것은 곤란하다. 그래서 산활성효소(펩신)에 의해 조직을 가수분해하여 용해하고, 0.02M Na₂HPO₄로 투석 또는 NaCl 첨가(중농도 5%)에 의해 ASC 섬유를 재생시키는 방법을 취한다. 이 경우, 펩신에 의해 콜라겐은 분자말단의 3% 이내의 부분만이 분해되므로, 펩신 미처리 콜라겐분자와 구조 및 아미노산조성상에 현저한 차이가 없다(16). 여러 어종에 있어서 근격막 및 피부 콜라겐 간에 차이는 확인하지 못했지만 어종 간에 아미노산조성의

차이는 확인되었다(14,17). 수산 척추동물 및 무척추동물의 콜라겐을 비교하면, 글리신+알라닌(잔기수), 프롤린+히드록시프롤린(잔기수), 리신/히드록시리신(잔기수의 비)은 수산척추동물이 높은 수치를 나타내고, 티로신, 시스테인, 아미드 N 및 산성아미노산/염기성아미노산(잔기수의 비)은 수산무척추동물이 높다(12). 또한 척추동물의 콜라겐에는 존재하지 않는 시스테인이 무척추동물의 콜라겐에서 확인된 것은 흥미롭다. 히드록시프롤린과 같은 피롤리딘환을 갖는 아미노산은 콜라겐분자 헬릭스구조의 안정화에 역할 한다고 알려져 있다.

콜라겐섬유는 수중에서 가열하면 늘어지지만, 일정온도에서 급격히 헬릭스구조가 붕괴되어 수축한다. 이 온도를 열수축온도(T_s)라고 한다. 이 현상은 요소와 같은 변성제에 의해서도 일어난다. 콜라겐 용액을 가열할 때는 T_s 보다 낮은 온도로 헬릭스의 붕괴가 일어나는 것은 흡광도 및 점도의 급격한 감소로부터 추정할 수 있다. 흡광도 및 점도를 반감시키는 온도를 변성온도(T_D)라고 부른다. 콜라겐은 변성에 따라 α 성분, β 성분(α 성분의 이량체) 및 γ 성분(α 성분의 3량체)을 생성한다. ASC 용액을 30°C에서 2시간 변성시켜, 초원심법에 의해 α 및 β 성분의 양적비율과 T_D 를 점도변화에 의해 구한 결과, 근격막 및 피부콜라겐은 별다른 차이를 보이지 않는다(14). 가용성콜라겐을 변성시킨 후 이온교환크로마토그래피에 의해 성분을 분획하여, CNBr를 작용시키면 메티오닌잔기에 의해 폐열한다. 얻어진 여러 펩타이드를 분획하여 얻어진 다수의 획분에 대해서, 1차구조(아미노산배열)가 결정된다. N말단 영역은 비나선부분이어서 여러 콜라겐의 $\alpha 1$ 성분 및 $\alpha 2$ 성분의 아미노산배열이 콜라겐원의 차에 관계없이 상동성이 확인되는 것은 흥미롭다. 연구대상으로는 지금까지 쥐, 닭, 토끼, 송아지, 인간으로부터 선택되어진 것이 많고, 수산동물콜라겐을 취급한 것은 상당히 적다. 기존에 알려진 것처럼 기본배열은 $-(G-X-Y)_n$ -의 형(G :글리신, $X \cdot Y$ 는 다른 아미노산)으로 표현된다(18).

피부 콜라겐섬유의 열안정성 T_s 와 히드록시프롤린함량의 상관성이 밝혀진 후, 히드록시프롤린량보다도 총아미노산(프롤린+히드록시프롤린)량과 보다 높은 상관을 나타낸다고 보고되었다(19,20). 또한 콜라겐분자의 열안정성 T_D 도 분자중의 총아미노산량과 상관성이 있다. 온수성 어종의 T_s 및 T_D 는 높지만, 냉수성어종의 T_s 및 T_D 는 낮고, 어류의 생식상한온도와 T_D 는 밀접하게 관련한다는 것

이 확인되었다(12).

여러 어류의 근육과 피부의 I형 콜라겐의 성질차가 연구되어, 각 어종별로 근육의 I형 콜라겐은 피부의 I형 콜라겐보다 변성온도가 1°C 정도 높고, 프롤린의 수산화율이 수% 높다고 보고되었다(9). 참치류에서는 몸의 표면온도보다 내부온도가 높고, 다른 어종에서도 내부온도가 표면온도보다 높다고 연구된 바 있다(9,21). 삼중나선구조의 안정화에 기여한다고 알려진 히드록시프롤린의 함유량이 근육의 I형 콜라겐에 높다는 사실도, 이 연구를 뒷받침해준다. 변온동물 콜라겐의 변성온도는 그들이 생식할 수 있는 환경온도와 밀접하게 관련하고 있음이 밝혀졌고, 난수성어류와 냉수성어류에서는 그 변성온도에 명확한 차이가 확인되었다(9,22). 따라서 어류는 자신이 선택한 생식수역의 온도에 적응한 콜라겐 물성을 갖추고 있다.

어류콜라겐은 포유동물콜라겐에 비교하여 내열성이 떨어지고, 또한 산용액에서 용해성이 큰 것은 분자간 가교의 결여 때문이다. 이 가교결합은 콜라겐분자 말단부근에 존재하는 리신의 효소적 산화에 의해 생성되는 알데히드기 α -amino adipic acid δ -semialdehyde 잔기(allysine) 또는 δ -hydroxy, α -amino adipic acid δ -semialdehyde 잔기가 각각 알돌축합을 일으키거나, 타 아미노산잔기와 결합하여 시프염기를 형성한다(23). 알데히드기의 결합 상대는 리신, 히드록시리신 또는 히스티딘잔기이다. 잉어의 부레 콜라겐 중에 알데히드의 존재가 확인되었고, 이것이 콜라겐분자 아미노말단으로부터 5번째의 리신에 유래한다는 것이 밝혀졌다(24,25). 청새리상어 ASC를 $NaBH_4$ 로 환원하면 ASC는 현저히 내열성(열불용해성)이 되기 때문에, 어류 콜라겐의 물성을 포유동물의 것처럼 높이는 것이 가능하다(26). 예를 들면, 80°C, 1시간의 가열에 의해 가열전의 용해도가 100%였던 것이 0%가 된다. 이 방법은 어류콜라겐의 물성개선에 금후 유용할 것이다.

콜라겐의 분포

콜라겐은 해면동물에서부터 포유동물에 이르기까지 결합조직에 분포하지만, 원생동물에서는 현재 확인되어있지 않다(27). 인체를 구성하는 콜라겐은 총단백질중의 1/3에 달한다고 알려져 있지만, 잉어에서는 약 1/6에 그친다(17,28). 장기에는 일반적으로 콜라겐이 적지만, 식품의 소화흡수를 위해 운동을 반복하는 장, 위 등에는 비교적

많다. 어체의 콜라겐 함유량 및 분포 상태는 종에 따라 큰 차이를 보인다. 22어종의 복부 근육의 콜라겐 함유량에 대한 연구결과에 의하면, 종에 따라 차가 크고 습중량당 0.34-2.19%, 건중량당 1.40-9.13%의 범위이다(29). 지금까지 보고된 타어종에 대해서도 근육의 콜라겐 함유량은 이 범위 내에 있다고 밝혀져 있다(30). 잉어에서는 전어체 총단백질의 15.7%가 콜라겐으로, 총콜라겐의 약 7%가 근육에 존재한다. 전어체의 총단백질 중 콜라겐이 차지하는 비율은 장어에서 43.2%, 고등어에서 16.7%이고, 장어에서는 총콜라겐의 약 20%, 참돔에서는 약 8%가 근육에 존재한다. 분석예가 적지만 콜라겐은 어류의 체구성 단백질 중 양적으로 가장 많은 성분이다. 포유류의 근육 콜라겐 함유량과 비교해보면, 포유류의 함유량이 특별히 높다는 경향은 확인되지 않았다(31,32).

어류는 유영방식에 따라 다음의 4군으로 크게 나눌 수 있다(33). (1) 몸전체를 구부리면서 유영하는 장어형 *Anguilliform*(뱀장어, 갯장어, 넙치 등), (2) 기본적으로 장어형과 같지만 몸 뒷부분과 비교해 앞부분의 진폭이 작은 전갱이아형 *Sub-carangiform*(잉어, 무지개송어, 농어, 참돔 등), (3) 몸 뒷부분의 움직임으로 유영하는 전갱이형 *Carangiform*(전갱이, 고등어 등), (4) 미병부와 꼬리지느러미의 움직임으로 유영하는 참치형 *Thunniform*(참치류). 24종 어류의 복부 보통근의 콜라겐 함유량을 각 유영방식군으로 비교하면, 그 함유량은(1) > (2) > (3) > (4)의 경향을 보인다(29,34).

다른 유영방식의 어류에 대해서 체측근의 콜라겐 분포 상태를 조사한 연구결과에 따르면, 장어형의 뱀장어 및 돌가자미에서는 몸전체에 걸쳐 콜라겐 함유량이 높고, 전갱이아형의 참돔에서는 꼬리뒷부분의 콜라겐 함유량이 다른 부위보다 다소 높고, 꼬리의 움직임으로 유영하는 전갱이형의 고등어 또는 참치형의 흑참치에서는 콜라겐 함유량이 몸통의 전반부에서 특히 낮고, 꼬리뒷부분이 꽤 높다(34). 체측근에 있어서 콜라겐의 분포상태가 어류의 유영 방식에 의해 명확히 다르다. 유영시 크게 몸을 굴곡시키는 부위의 근육일수록 콜라겐 함유량이 높은 것은 유영시의 근육조직의 구조 보존 및 힘의 전달에 콜라겐이 관여하고 있다는 것을 나타낸다. 또한 전복육을 중앙의 패주육(A), 주변의 족육(C), 중간의 동육(B)으로 나누면, 콜라겐양은 $C > B > A$ 가 된다(35). 따라서 근육중의 콜라겐은 운동기능을 행하는 부위에 많다.

어육의 식품학적 성질과 콜라겐의 연관

어육중의 콜라겐분포는 부위에 따라 다르며, 그 함유량은 육질평가의 기준이 된다. 냉수성어종의 동결 중에 일어나는 육질균열(gaping) 현상에 어육의 결합조직이 관여한다(36). 육질균열은 근육블럭 간에 금이 가거나 구멍이 생긴 현상으로, 이것에 의해 어육의 상품가치가 떨어진다. 육질균열은 건강한 어류에 많이 나타나며, 지치거나 절식한 어류에는 거의 일어나지 않는다. 육질균열은 동결한 어류에서 가장 일어나기 어려우며, 사후경직과 함께 증가한다. 메기나 가오리는 적지만, 대구류에 발생하기 쉬운 경향이 있다(37).

사후경직의 대구필렛에서 근육절편 간에 보이는 육질균열은 저장온도에 영향을 받고, 낮은 pH일수록 발생하기 쉽다(29). 내장을 제거한 어체를 동결하기 전 피부를 벗기면 육질균열은 감소한다. 이것은 근격막에 가해지는 압력을 저하시키기 때문이다(30). 육질균열을 일으키기 쉬운 대구류의 근격막을 채취해, 그 역학적 성질에 대해서 조사한 결과, 사후의 근격막은 수화가 증가하고, 동결에 의해 막의 내외에 결정하는 얼음의 비율이 증가하여 조직도 파손된다(31). 동결후의 현미경사진은 근육세포와 근격막 사이에 다량의 얼음 생성을 보인다. 방사성추적자(radiochemical tracer)를 이용한 연구에 의하면 근격막 수화수의 적어도 일부는 격해빙으로부터 오는 것임을 나타내고 있다(32). 짧은 대구의 결합조직은 강화된다는 것이 발견되었다. 기아에 의해 단백질은 대구의 근육조직으로부터 제거되어, 수분함유량은 증가하고, 조직을 보다 부드럽고 약하게 한다. 근육을 서로 결합한 근격막은 동시에 한층 강해진다. 이것은 여러 어종으로부터 어획된 대구의 근격막성질에 대한 차이를 설명해준다(33).

어육은 축산육과 비교해 기질단백질이 상당히 적다고 알려져 있고, 축산육과 비교해 어육이 연약한 것은 그 때문이라고 설명되어왔다. 하지만, 다양한 어종의 근육 콜라겐 함유량을 측정된 결과, 근육기질단백질에 관한 통설은 잘못된 것이라 밝혀졌다(29). 어육의 콜라겐 함유량은 종간의 차가 크고, 축산육의 콜라겐 함유량도 부위에 따라 다르기 때문에, 일반적인 경향만으로 어육과 축산육의 콜라겐 함유량을 비교할 수 없다. 콜라겐은 근육결합조직의 주요 구성성분이고, 또한 기질단백질의 주요 구성단백질이기에 때문에, 축산육과 어육의 육질차이를 기질단백질

또는 콜라겐 함유량의 차이만으로 설명할 수 없다.

어육을 회로 즐겨먹는 한국과 일본에서는 생육의 물성에 대한 관심이 높다. 어육의 콜라겐 함유량과 관능평가로 구해진 생육강도와와의 관계가 22어종에 대해서 조사되었다(29). 생육의 강도는 확실히 콜라겐 함유량과 관련하고 있으며, 콜라겐 함유량이 높을수록 찰지다. 역으로, 가열육에서는 콜라겐 함유량이 높을수록 육질이 부드럽고 육즙이 풍부하지만, 콜라겐 함유량이 낮은 육일수록 찰지고 섬유질인 경향이 있다. 육질이 다른 5어종의 가열육 및 생육의 물리적 측정에서도 유사한 결과를 보였다(38).

육질이 다른 6부위의 소고기에 대해서 가열육의 강도와 콜라겐 양과 질의 관계가 연구되었다(39). 가열육의 강도와 가장 잘 상관하는 것은 근주막 및 근내막 콜라겐의 열에 안정한 분자간 가교결합의 양 또는 열에 불안정한 분자간 가교결합에 대한 열에 안정한 분자간 가교결합의 비율로, 그 값이 클수록 육은 찰졌다. 어육의 콜라겐은 축산육과 비교해 용해성이 높고, 안정한 분자간 가교결합이 적다(29). 따라서 어육을 가열조리할 때 콜라겐은 변성·용해하기 쉽고, 물성에 대한 콜라겐의 기여는 소고기의 경우와는 질적으로 다를 것이라 예상된다. 가열조리한 어육의 물성에 대한 콜라겐의 관여에 대해서는 보다 자세한 연구가 요구된다.

참고문헌

- Gross J. Comparative Biochemistry. Academic Press, New York, pp. 307-346 (1963)
- Astbury WT. X-ray adventures among the proteins. T. Faraday Soc. 34: 377-378 (1938)
- Bear RS. Advances in Protein Chemistry. Academic Press, New York, pp. 69-160 (1952)
- Hall CH, Jakus MA, Schmitt FO. Electron-microscope observation of collagen. J. Am. Chem. Soc. 64: 1234 (1942)
- Crick FHC, Rich A. Structure of polyglycine II. Nature 176: 780-781 (1955)
- Cowan PM, Mc Gavin S. The structure of poly-L-proline. Nature 176: 501-503 (1955)
- Rich A, Crick FH. The molar structure of collagen. J. Mol. Biol. 3: 483-506 (1961)
- Prockop DJ, Kivirikko KI. Collagens: Molecular biology, diseases, and potentials for therapy. Annu. Rev. Biochem. 64: 403-434 (1995)
- Kimura S, Zhu XP, Matsui R, Shijo M, Tanaka S. Characterization of fish muscle type I collagen. J. Food Sci. 53: 1351-1381 (1988)
- Sato K, Yoshinaka R, Sato M, Itoh Y, Shimizu Y. Isolation of types I and V collagens from carp muscle. Comp. Biochem. Physiol. 90B: 155-158 (1988)
- Sato K, Yoshinaka R, Itoh Y, Sato M. Molecular species of collagen in intramuscular connective tissues of fish. Comp. Biochem. Physiol. 92B: 87-91 (1989)
- Rojkind M, Blumenfeld OO, Gallop PM. Isolation of an aldehyde-containing peptide from tropocollagen. Biochem. Biophys. Res. Co. 17: 320-325 (1964)
- Bornstein P, Mark K, Wyke HP, Ehrlich HP, Manson J. Characterization of the Pro- α 1 chain of procollagen. J. Biol. Chem. 247: 2808 (1972)
- Yamaguchi K, Lavety J, Love RM. The connective tissues of fish-VIII. Comparative studies on hake, cod and catfish collagen. J. Food Technol. 11: 389-399 (1976)
- Kubota M, Kimura S. Skin collagen of great blue shark. Nippon Suisan Gakk. 33: 338-342 (1967)
- Tanzer ML. Cross-linking of collagen. Science 180: 561-566 (1973)
- Fietzek PP, Kuhn K. International Review of Connective Tissue Research. Academic Press, New York, pp. 1-60 (1976)
- Bornstein P, Kang AH, Piez KA. The limited cleavage of native collagen with chymotrypsin, trypsin, and cyanogen bromide. Biochemistry-US 5: 3803-3812 (1966)
- Love RM, Robertson I. The connective tissue of fish- I. The influence of biological condition in cod on gaping in frozen-thawed muscle. J. Food Technol. 3: 215-221 (1968)
- Love RM, Lavety J, Steel PJ. Do.-II. Gaping in commercial species of frozen fish in relation to rigor mortis. J. Food Technol. 4: 39-44 (1969)
- Konagaya S, Yamabe K, Amano K. On body temperature of tunas at the time of haulage. Nippon Suisan Gakk. 35: 410-416 (1969)
- Rigby BJ. The thermal stability of collagen: Its significance in biology and physiology. Adv. Chem. Phys. 21: 537-555 (1971)
- Love RM, Haq MA. Do.-III. The effect of pH on gaping in cod entering rigor mortis at different temperatures. J. Food Technol. 5: 241-248 (1970)
- Love RM, Haq MA. Do.-IV. Gaping of cod muscle under various conditions of freezing, cold-storage, and thawing. J. Food Technol. 5: 249-260 (1970)
- Love RM, Lavety J, Garcia NG. Do.-VI. Mechanical studies on isolated myocommata. J. Food Technol. 7: 291-301 (1972)
- Love RM, Lavety J. Do.-VII. Post-mortem hydration and ice crystal formation in myocommata, and their influence on gaping. J. Food Technol. 7: 431-441 (1972)
- Kimura S, Kubota M. Some properties of collagen from the abalone. Nippon Suisan Gakk. 34: 925-929 (1968)
- Rubin AL, Drake MP, Davison PF, Pfahl D, Speakman PT, Schmitt FO. Effect of pepsin treatment on the interaction prop-

- erties of tropocollagen macromolecules. *Biochemistry-US* 4: 181-190 (1965)
29. Sato K, Yoshinaka R, Sato M, Shimizu Y. Collagen content in the muscle of fishes in association with their swimming movement and meat texture. *Nippon Suisan Gakk.* 52: 1595-1600 (1986)
 30. Feinstein GR, Buck EM. Relationship of texture to pH and collagen content of yellowtail flounder and cusk. *J. Food Sci.* 49, 298-299 (1984)
 31. Seideman SC. Methods of expressing collagen characteristics and their relationship to meat tenderness and muscle fiber types. *J. Food Sci.* 51: 273-276 (1986)
 32. Hill F. The solubility of intramuscular collagen in meat animals of various ages. *J. Food Sci.* 31: 161-165 (1966)
 33. Lindsey CC. *Fish Physiology.* Hoar WS, Randall DJ. (eds.). Academic Press, New York, p. 424 (1978)
 34. Yoshinaka R, Sato K, Anbe H, Sato M, Shimizu Y. Distribution of collagen in body muscle of fish with different swimming modes. *Comp. Biochem. Physiol.* 89B: 147-151 (1988)
 35. Piez KA, Gross J. Amino acid composition of some fish collagens : the relation between composition and structure. *J. Biol. Chem.* 235: 995-998 (1960)
 36. Lavety J, Love RM. The strengthening of cod connective tissue during starvation. *Comp. Biochem. Physiol.* 41A: 39-42 (1972)
 37. Yoshinaka R, Sato M, Sato K, Itoh Y, Hujita M, Ikeda S. Constituent proteins of muscle stromata from carp and Japanese mackerel. *Nippon Suisan Gakk.* 51: 1163-1168 (1985)
 38. Hatae K, Tobimatsu A, Takeyama M, Matsumoto J. Contribution of the connective tissues on the texture difference of various fish species. *Nippon Suisan Gakk.* 52: 2001-2007 (1986)
 39. Light N, Champion AE, Voyle C, Bailey AJ. The role of epimysial, perimysial and endomysial collagen in determining texture in six bovine muscles. *Meat Sci.* 13: 137-149 (1985)