清酒の香気設計

秋田 修^{*1}
小幡孝之^{*2}

清酒中の香りに関係する成分は 100 種類を越え、その大部分は発酵中に酵母によって生成される。香気成分は酵母にとっては二次代謝産物であり、生育のための必須成分ではない。一方で、香りは我々には嗜好性の高い成分である。このような香気成分の生産を制御しようという試みが最近なされており、香りの高い清酒の醸造が目指されている。

日本固有の醸造酒である清酒は、麴菌 (*Aspergillus oryzae*) と清酒酵母の働きにより醸成され、その香気として約 100 種類の成分が確認されている⁽¹⁾。これらは主に、アルコール、エステル、有機酸、カルボニル化合物、アミン、硫黄化合物からなる。清酒の香りは、最初に鼻に近づけたときに感じる香り（上立ち香、トップノート）と、口に含んでから感じる沸点の高い成分で清酒を放置しておいてもなくならない香り（基調香、ベースノート）の 2 つに分けられる。この中で、清酒中に含まれている量で単独で感知できる成分（清酒中の濃度を弁別閾値で割った値（オーダーユニット）が 1 以上の成分）（表 1）⁽¹⁾ はわずか十数種類であり、大部分の成分は単独では感知できない量で存在している。これらの成分は、他の成分と

協調して清酒の香りを生み出しているものと思われる。

醸造酒の香りは、原料由来の香り、発酵に関与する微生物が生み出す香り、貯蔵中に変化・生成する香りなどからなっている。ワインでは原料ブドウ由来の香りの寄与が大きいですが、清酒の場合は原料米由来の香りはほとんどなく、大半は微生物、特に酵母により生成されている。麴菌のつくる香りについてもいくつかの研究報告があるが^(2,3)、最終製品である清酒中への移行とその寄与については一部の成分⁽⁴⁾を除いて不明の点が多く、今後の研究を待たねばならない。清酒酵母は、他の酒類醸造やアルコール発酵に利用されている酵母と同じ *Saccharomyces cerevisiae* に属しており、基本的な香気生成機構には差違はなく、

清酒中の香気成分の大部分はほとんどの醸造酒中に存在する。

しかし、その量的比率は原料や酵母の種類によって異なる。各種醸造用酵母を麦芽糖化液、ブドウ果汁、麴糖化液などで発酵させた場合、香気生成が異なることが報告⁽⁵⁾されている。清酒醸造では、デンプンを主成分とする蒸米と米麴が発酵基質であること、糖化と発酵が同時進行しているため（並行複発酵）高濃度仕込ができること、低温発

表 1 ■ オーダーユニット 1 以上の清酒香気成分⁽¹⁾

沸点(°C)	アルコール	エステル	アルデヒド
<100	エタノール	酢酸エチル	アセトアルデヒド
101	イソアミル アルコール	酢酸イソブチル	上 立 ち 香
101		酢酸エチル	
101		酢酸イソアミル	
101		乳酸エチル	
101		カプロン酸エチル	
200		4-ヒドロキシ酪酸エチル	基 調 香
>201	β -フェネチル アルコール	カプリル酸エチル	
		ペラルゴン酸エチル	
		フェニル酢酸エチル	
		酢酸フェネチル	
		カプリン酸エチル	
		ラウリン酸エチル	

Breeding of Sake Yeast Producing a Large Quantity of Aroma and Brewing Fragrant Sake

*¹ Osamu AKITA, 生物系特定産業技術研究推進機構（生研機構）、*² Takaji OBATA, 国税庁醸造試験所

酵のため発酵期間が長期にわたること、もろみ末期には高濃度のアルコールが生成されることなどの醸造環境条件と、その環境条件に適した酵母が清酒酵母として選択され使用されていることなどが、清酒特有の香気の生成に寄与しているものと考えられる。このような背景から、香味の優れた清酒の製造のために、自然界や突然変異株からの優良酵母の選択と醸造環境の最適条件の設定⁽⁶⁾とに努力が払われてきた。

これに加えて、最近では酵母の代謝を変換させた変異株の分離や、遺伝子工学の手法を用いて香气生成に特徴のある酵母の育種が積極的に試みられるようになってきた^(7,8)。また、最近話題となっている吟醸酒は、高度に精白された白米を原料とし、低温で長期間の発酵により製造され、華やかでフルーティーな香りの特徴とするが、この吟醸酒のブームも香气生成能の優れた酵母の育種に拍車をかけている。

ここでは、香气といった嗜好性の高い二次代謝産物の生成を、将来かなり自由に制御できるようになるのでは、といった期待も込めて最近の研究を紹介したい。

酵母の高級アルコール生成

高級アルコールは、清酒の香气成分としては量的に多く、香りの特徴づける重要な成分である。また、その酢酸エステルは吟醸香の主要な成分であり、それらは主に発酵期間中に酵母により生成される。

図 1 ■ イソブタノールおよびイソアミルアルコールの生成経路

高級アルコールの生成はアミノ酸代謝と関連し、その生成経路には、菌体内にとり込まれたアミノ酸が脱アミノされてケト酸となり、さらに脱炭酸されてアルデヒドを経て生成される経路 (Ehrlich の経路) と、アミノ酸の生合成経路の中間代謝産物であるケト酸が同様の反応によりアルコールとなる生合成経路がある。この反応によって、関連するアミノ酸より炭素数の 1 つ短いアルコールが生成される (図 1 参照)。

1. アミノ酸の透過系変異株の高級アルコール生成

アミノ酸のとり込み能に変異が生じた酵母では、高級アルコールの生成に関して、特に Ehrlich 経路からの生成が変化していると考えられる。多種類のアミノ酸が存在する場合、酵母は優先的に特定のアミノ酸から利用していくことが知られており、アミノ酸の総量が多い場合にはより優先度の高いアミノ酸の消費が多くなり、優先度の低いものについては消費量は相対的に低下する。ところで、優先度の高いアミノ酸を利用できなくなったような変異株では、増殖に必要な窒素源は優先度下位のアミノ酸で代替しなければならなくなり、それら下位のアミノ酸のとり込み量を増加させることができ、それに伴って関連する高級アルコールの生成量の増加も期待できる。そこで、優先度が高く、分子中に窒素原子を 4 個持ち窒素源として有効なアミノ酸であるアルギニンのとり込み系が欠損した *can 1* 変異株の利用について検討した。

can 1 変異株は、アルギニンのアナログであるカナバニン耐性株から分離できる。清酒酵母からカナバニン耐性株を分離し、分離株による発酵試験を行ったところ、アルギニンの消費量が低下し、他のアミノ酸の消費量が増加した。ロイシンとり込み量の増加に伴うイソアミルアルコールの生成増をはじめとし、他の高級アルコール生成

表 2 ■協会 7 号清酒酵母とそのカナバニン耐性株のアミノ酸消費と香気生成

酵母	エタノール (%)	アミノ酸消費量 (nmol/10 ⁷ /cell)			
		全量 (×10 ³)	アルギニン	バリン	ロイシン
協会 7 号	12.2	1.90	175	65	172
耐性株 8	11.4	1.95	29	121	209
耐性株 25	11.8	2.01	13	120	213

酵母	高級アルコール (ppm)			エステル類 (ppm)		
	i-ブタノール	i-アミルアルコール	β-フェネチルアルコール	酢酸イソアミル	酢酸 β-フェネチル	カプロン酸エチル
協会 7 号	41	125	20	2.8	0.5	0.63
耐性株 8	60	189	71	7.0	1.9	0.32
耐性株 25	56	182	59	7.0	1.5	0.41

白米と麴の糖化液を発酵したものについて分析した⁽¹⁰⁾.

量も増加し、さらにその酢酸エステルも増加させることができた⁽⁹⁾ (表 2 参照). ただし、発酵期間中もタンパク質分解酵素によるアミノ酸の生成が継続する清酒もろみの場合には、香気生成増の効果は低下してしまう. しかしながら、そのもろみ中でも高い香気を生成する酵母の育種のための親株としては、有効に活用できそうである⁽¹⁰⁾.

2. アミノ酸生合成系変異株の高級アルコール生成

アミノ酸の生合成系は、その系の最終産物であるアミノ酸によるフィードバック阻害や抑制を受ける. 生合成経路からの高級アルコールの生成も、関連するアミノ酸の菌体内濃度が上昇すると抑制される. これらアミノ酸による抑制機構が非

感受性となった変異株においては、外部環境のアミノ酸濃度に無関係に生合成経路からの高級アルコールが生成される可能性がある. このような変異株は、アミノ酸のアナログ耐性株から分離されることが多い. 芦田らは、ロイシンのアナログ耐性株からイソアミルアルコール高生産株を分離⁽¹¹⁾しており、福田らは、分岐鎖アミノ酸代謝拮抗阻害剤耐性株からイソブチルアル

コール、イソアミルアルコール高生産株を分離⁽¹²⁾している.

筆者らは、フェニルアラニンのアナログである *p*-フルオロフェニルアラニン (*p*-FPA) 耐性株から、バラ様の香気で清酒の基調香の 1 つである β-フェネチルアルコールを高生産する酵母を分離した⁽¹³⁾. 分離株で合成培地を発酵させたときの香気生成を図 2、図 3 に示したが、β-フェネチルアルコールの高生産に伴い酢酸 β-フェネチルも増加させることができた. さらに、この β-フェネチルアルコール高生産株による清酒製造試験を行なったところ、β-フェネチルアルコールと酢酸 β-フェネチルが増加し、香りとしては丸みのある

図 2 ■*p*-フルオロフェニルアラニン耐性株による β-フェネチルアルコールと酢酸 β-フェネチルの生成⁽¹³⁾
△: 親株 (協会 7 号清酒酵母), 他の記号: *p*-FPA 耐性株で芳香族アミノ酸のアナログに対する耐性パターンが異なるもの (文献 13 参照)

図 3 ■*p*-フルオロフェニルアラニン耐性株による β-フェネチルアルコールとチロソールの生成⁽¹³⁾
△: 親株 (協会 7 号清酒酵母), 他の記号: *p*-FPA 耐性株で芳香族アミノ酸のアナログに対する耐性パターンが異なるもの (文献 13 参照)

図 4 ■ 芳香族アミノ酸生合成経路とその調節

酵素名：(1) デオキシ-*arabino*-ヘプツロン酸リン酸シンターゼ, (2) コリスミ酸シンターゼ, (3) コリスミ酸ムターゼ, (4) アントラニル酸シンターゼ, (5) プレフェン酸デヒドラターゼ, (6) プレフェン酸デヒドロゲナーゼ.

...; フィードバック阻害, ----; レプレッション (抑制)

ものが製造できた⁽¹⁴⁾.

アミノ酸の生合成は、酵母にとって重要な反応であり、これらの制御系の変化は、香りの問題から離れても興味深い。そこで、実験室株 (1 倍体) から *p*-FPA 耐性で β -フェネチルアルコールを高生産する変異株を分離し、この株を用いて接合試験と 4 孢子分析を行なった結果、*p*-FPA 耐性と β -フェネチルアルコールの高生産性は 2:2 に分離し、その分離が一致したことから、劣性の 1 遺伝子変異である可能性が高いことがわかった⁽¹⁴⁾。変異遺伝子は、芳香族アミノ酸の生合成経路に関与している酵素群の 1 つと考えられる。芳香族アミノ酸の生合成経路とその制御⁽¹⁵⁾について図 4 に示した。

同様の研究を進めている福田らは、*p*-FPA 耐性遺伝子の 1 つがプレフェン酸デヒドロゲナーゼ (PDH) の構造遺伝子である *Tyr 1* 遺伝子の対立遺伝子であることを明らかにした⁽¹⁶⁾。PDH は、フェニルアラニンとチロシン生合成系の分岐点で、共通の中間体プレフェン酸からチロシンの前駆体である 4-ヒドロキシフェニルピルビン酸を合成する酵素であり、 β -フェネチルアルコール高

生産株ではこの PDH 活性が低下していた。このため、チロシン合成へ向かう基質がフェニルアラニンの合成に流れ、 β -フェネチルアルコールの生産量が多くなったものと推定できる。しかし、耐性株はチロシン要求性ではなかった。さらに福田らは、耐性遺伝子をクローニングし、この遺伝子による形質転換株は *tyr 1* 変異 (チロシン要求性) が相補され、*p*-FPA 耐性でかつ高 β -フェネチルアルコール生産性であることを示した⁽¹⁷⁾。

また、*p*-FPA 耐性株はいくつかのグループに分けられ、図 3 で β -フェネチルアルコールの増加割合が小さくチロソールの生産が高くなった株は、芳香族アミノ酸生合成系の最初のステップであるデオキシ-*arabino*-ヘプツロン酸リン酸 (DAHP) シンターゼの変異によることを推定させる結果が福田らによって示された⁽¹⁶⁾。これらの株では、チロシンによるフィードバック阻害を受ける DAHP シンターゼがチロシン非感受性になっており、そのために芳香族アミノ酸生合成全体の流れが太くなったものと推定している。

Brevibacterium lactofermentum でも *m*-FPA 耐性株が分離されており⁽¹⁸⁾、その耐性遺伝子のク

ローニングの結果、これが DAHP シンターゼの構造遺伝子であったことが報告されている。

これらの株は酵素の構造遺伝子の単なる変異ではなく、発現制御部位に変異を生じた株である可能性も高く、興味深い。酵母におけるアミノ酸合成系の制御は、いくつかのアミノ酸合成系に共通に作用する general control システムと、個別に作用するシステムがあり、それぞれについて遺伝子、分子レベルでの発現制御機構の研究が進められている⁽¹⁹⁾。芳香族アミノ酸の合成系はこの両方のシステムによって制御されており、これらの関連からも高香気生産株の今後の解析が待たれる。

酵母によるエステルの生成

1. 4-ヒドロキシ酪酸エチルの清酒中での存在

筆者らは清酒の香気成分分析のため、清酒のジクロロメタン抽出液をキャピラリーカラムを用いてガスクロ分析したところ、これまで清酒中での存在が報告されていない成分が多量にあることを見いだした。GC-MS 分析の結果、この成分は4-ヒドロキシ酪酸エチルであることが判明した。そして、この成分は清酒中には 30~50 ppm 存在し、官能検査結果から清酒らしさの香りを付与していること、酵母により合成されている可能性が高いこと、貯蔵中に分解して γ -ブチロラクトンに変化すること、などが明らかになった⁽²⁰⁾。

このエステルの前駆体と考えられる 4-ヒドロキシ酪酸は、脳内ホルモンとして麻酔作用があると言われており⁽²¹⁾、清酒の人間に対する生理作用、清酒の機能性といったことから興味を持たれる。

以上のことは、清酒の成分についてはかなりの部分が解明されていると考えられているが、実はまだ未知の成分が数多く存在しており、酵母や麹菌によって生み出されている生理活性成分や、香気成分、特に清酒の基調香としての高沸点成分などの

研究対象としてまだまだ魅力深いものが残されていることを示唆している。

2. 高級アルコールの酢酸エステル

吟醸酒の華やかな香りは、低沸点のエステルによるものであり、特に酢酸イソアミルは清酒中の含量も多く寄与が高い。このエステルは、アセチル CoA とイソアミルアルコールとの縮合反応を行なう酵母の酵素、アルコールアセチルトランスフェラーゼ (EC 2.3.1.84) によって生成される^(22,23)。表3に示したように、この酵素は膜系に存在し、温度に対してきわめて不安定で、20℃以上で速やかに、また 4℃ でも1週間で活性は 50 % 以下に失活してしまう⁽²⁴⁾。この酵素の基質の1つであるアセチル CoA はパントテン酸が前駆体であり、パントテン酸が多いと酵母菌体内のアセチル CoA レベルが上昇し、酢酸イソアミルの生成量も多くなる⁽²⁵⁾。また、細胞膜を構成する脂質の脂肪酸の不飽和度が高くなると、酢酸イソアミルの生成量が低下することが知られている^(22,23)。以上のような知見から、酢酸イソアミルを高生産させるためには、低温で発酵し、パントテン酸が多く、不飽和脂肪酸は少なくなるような醸造条件にすればよいことになる。吟醸酒の製造は、米の表面に多い脂肪分（表層に近いほど不飽和脂肪酸比率が高い）を徹底的に削り取った精米歩合 35% といった白米を使用し、10℃ 以下の低温で発酵を行なう点において一般の酒造りと異なっている。また、麴も特殊な製造方法によってつ

表 3 ■ 清酒酵母のアルコールアセチルトランスフェラーゼの諸性質

細胞内局在性	細胞膜画分 (105,000×g 沈殿画分)
分子量	5 万~6 万 (SDS-PAGE)
等電点	5.5 (クロマトフォーキングによる)
反応至適温度	30℃
温度安定性	10℃ 以下で安定 (20℃ 以上できわめて不安定)
反応至適 pH	pH 7.0~8.0
pH 安定性	pH 6.5~8.5 (等電点付近ではきわめて不安定)
金属阻害	Cd, Cu, Hg, Ag で完全阻害
金属賦活	Mg でわずかに、他は影響なし
阻害剤による阻害	PCMB, DTNB, TNBS により完全阻害 EDTA, DFP, PMSF では阻害されない
酵素のタイプ	SH 酵素
その他	不飽和脂肪酸によって阻害を受ける グリセロール 15% 以上の添加, -80℃ での保存で安定

くられ、一般の麴に比べパントテン酸の多いことが最近明らかとなった⁽²⁶⁾。これらは、高い香りを出すために先人達が試行錯誤を繰り返し、改良してきた醸造法であるが、酵素の性質を見事に反映しているのに驚かされる。

現在、この酵素の性質をさらに明らかにするとともに、遺伝子をクローニングし、機能強化や形質転換によりエステル生成能の高い酵母を育種しようという目的で、酵素の完全精製の研究が進行中である⁽²⁷⁾。

なお、同様のエステル生成酵素は不完全菌 (*Cladosporium*⁽²⁸⁾) やバナナ⁽²⁹⁾にも存在し、その精製が試みられているが、本酵素の生体での機能は何なのかといったことについても興味が持たれる。

酢酸イソアミルは発酵後半にかけて減少していくが、これは酵母のエステラーゼにより分解されるためである。そこで、このエステラーゼ活性の低い変異株の分離方法が考案され、分離した清酒酵母の使用によって香りの高い清酒ができるようになった⁽³⁰⁾。エステル生成酵素と分解酵素は発酵中での活性の変化が異なり、これをコントロールすることも重要であることがわかる。

3. カプロン酸エチルの生成

カブロン酸エチルは、吟醸香のうち含み香（口に含んだときに口中に広がる香り）への寄与が高い。このエステル生成も酵母が主体となっており、エタノールとカブロン酸からエステラーゼにより、またエタノールとカプロイル CoA からアルコールアシルトランスフェラーゼにより生成される。分解活性を持つエステラーゼも存在している⁽³¹⁾。基質であるカブロン酸やカプロイル CoA を増加させることによりカブロン酸エチルを増加させる試みがなされた。その方法は、脂肪酸合成酵素の特異的阻害剤であるセルレニンに対して耐性となった酵母を分離し、その中から目的の株を分離しようというものである⁽³²⁾。清酒の仕込試験の結果、セルレニン耐性株の中から親株に比べカブロン酸エチルを高生産するものが得られ、これにより官能的にも含み香の高い清酒が得られた。分離株は細胞膜の脂肪酸組成が変化しており、酢酸イソamil生成や香氣成分の膜透過にも影響している可能性がある。

セルレニン耐性遺伝子についての研究も進められており⁽³³⁾, 脂肪酸合成酵素遺伝子 *fas 1*⁽³⁴⁾, *fas 2*⁽³⁵⁾ との関連が考えられている. 漬酒酵母に

図 5 ■ 清酒酵母における香気生成反応の概要

よる香氣成分生成の概要を図5に示した。

清酒の香氣設計

標題を清酒の香氣設計と掲げたが、これまで述べてきたのは酵母による香氣生成についてであり、設計というにはほど遠い内容である。現在の段階では、単独で清酒の香氣を高められるような成分についてのみ着目され、研究が進められている。これらの香氣は主に酵母によって生成され、かなりの部分が制御できるようになってきた。しかしながら、清酒の香りは、多数の香氣成分が複合して全体として調和のとれたものとなっているわけで、単独の香氣成分のみが特異的に多くなり、弁別閾値を越えて存在した場合には、香りの調和を崩し、その香りに起因する欠点として指摘される。たとえば、ダイアセチル（つわり香）、アセトアルデヒド（木香様臭）、イソバレルアルデヒド（生ひね香）などはそれぞれ（ ）内のような表現で異常臭とされる。しかし、これらの成分も弁別閾値以下では清酒の香りとしての役割を担っているものと思われる。

多数の香氣成分をどのような量比で混在させたとき、清酒の香りとしてふさわしいものになるのか、そもそも清酒の基調香はどんな成分がどのようにからみあって成り立っているのか、といった点については、まだ未知の部分が多いのが実情であり、今ようやくそのための道具立てが揃いつつあるところである。

酵母にとって本来必要のないものであろう香氣成分の代謝を研究するには、数々の困難があることは否めないが、近い将来清酒の香りについてのさらなる研究が進展し、すばらしい香りの清酒が提供されるものと信じている。

文献

- 1) 高橋康次郎：食品工業，30(3)，60 (1987)。
- 2) 佐々木正興：“麴学”，村上英也編著，日本醸造協会，1986，p.110。
- 3) K. Ito, K. Yoshida, T. Ishikawa & S. Kobayashi: *J. Ferment. Bioeng.*, 70, 169 (1990)。
- 4) 小泉武夫，鈴木昌治，佐藤直樹，角田潔和，野白喜久雄：醸酵工学，59，29 (1981)。
- 5) 小泉武夫，馬渡幸則，角田潔和，鈴木明治：醸協，73，307 (1980)。
- 6) 清酒酵母研究会：“改訂 清酒酵母の研究”，清酒酵母研究会編，1980。
- 7) 布川弥太郎：科学と工業，61，227 (1987)。
- 8) 秋田 修：醸協，84，739 (1989)。
- 9) 秋田 修，蓮尾徹夫，原 昌道，吉澤 淑：醸酵工学，67，7 (1989)。
- 10) 神田晃敬，三森智子，松井菊恵，浜地正昭，本間健光：醸協，85，417 (1990)。
- 11) S. Ashida, E. Ichikawa & I. K. Suginami: *Agric. Biol. Chem.*, 51, 2061 (1987)。
- 12) K. Fukuda, M. Watanabe, K. Asano & S. Ohta: *Agric. Biol. Chem.*, 54, 2445 (1990)。
- 13) O. Akita, T. Ida, T. Obata & S. Hara: *J. Ferment. Bioeng.*, 69, 125 (1990)。
- 14) 秋田 修，井田哲朗，小幡孝之，原 昌道：醸協，85，501 (1990)。
- 15) F. Lingens, W. Goebel & H. Uesseler: *Eur. J. Biochem.*, 1, 363 (1967)。
- 16) K. Fukuda, M. Watanabe & K. Asano: *Agric. Biol. Chem.*, 54, 3151 (1990)。
- 17) 福田和郎，渡辺 誠，浅野行蔵，大内弘造：平成3年度日本農芸化学大会講演要旨集，1991，p.301。
- 18) H. Ito, K. Sato, K. Matsui, S. Nakamori, T. Tanaka & H. Enei: *Agric. Biol. Chem.*, 54, 707 (1990)。
- 19) A. G. Hinnebusch: *Microbiol. Rev.*, 52, 248 (1988)。
- 20) 秋田 修，蓮尾徹夫，原 昌道：醸酵工学，66，149 (1988)。
- 21) A. D. Webb, B. Kepner & L. Maggioria: *Amer. J. Enol. Vit.*, 18, 190 (1967)。
- 22) K. Yoshioka & N. Hashimoto: *Agric. Biol. Chem.*, 45, 2183 (1981)。
- 23) 石川雄章，百瀬洋夫，吉澤 淑：醸協，79，62 (1984)。
- 24) O. Akita, S. Suzuki, T. Obata & H. Hara: *Agric. Biol. Chem.*, 54, 1485 (1990)。
- 25) 仲田富士男，浜地正昭，本間健光：醸酵工学，67，411 (1989)。
- 26) 柳内敏靖，清川良文，若井芳則：醸酵工学，67，419 (1989)。
- 27) 峰時俊貴，坊垣隆之，仲田富士男，本間健光，布川弥太郎：平成2年度日本農芸化学大会講演要旨集，1990，p.127。
- 28) Y. Yamakawa, S. Goto & I. Yokotsuka: *Agric. Biol. Chem.*, 42, 269 (1978)。
- 29) M. Harada, Y. Ueda & T. Iwata: *Plant Cell Physiol.*, 26, 1067 (1985)。
- 30) 柳内敏靖，清川良文，若井芳則：醸酵工学，67，159 (1989)。
- 31) 栗山一秀，芦田晋三，斎藤義幸，秦 洋二，杉並孝二，今安 總：醸酵工学，64，175 (1986)。
- 32) 市川英治，川合菜穂美，秦 洋二，安部康久，杉並孝二，今安 總：昭和63年度日本農芸化学大会講演要旨集，1989，p.115。
- 33) 橋本英明，渡辺あけみ，高木加代子，豊田正武，斎藤行生：平成3年度日本農芸化学大会講演要旨集，1991，p.302。
- 34) S. S. Chirala, M. A. Kuziora, D. M. Spector & S. J. Wakil: *J. Biol. Chem.*, 262, 4231 (1987)。
- 35) A. H. Mohamed, S. S. Chirala, N. M. Mody, W. Y. Huang & S. J. Wakil: *J. Biol. Chem.*, 263, 12315 (1988)。