【解説】

デンプンメタボリックエンジニアリング

中村保典

デンプンが光合成の最終エネルギー産物であることは1862年に Sachs によって発見されたが、デンプンほど日頃口にし、私たちの身の回りの製品にも広く利用されている生体物質はまずない。その意味でデンプンはごくありふれた物質である。ただ、糊化などの特有な性質をもつことは誰もが知っているが、さてデンプンのトータルな理解となると知らない事柄も多く、これほど構造や物性に対して人毎に（デンプン研究者間ですら）異なるイメージをもたれている物質もなかならうと思う。デンプンの主成分は通常 70～80% を占めるアミロペクチンで、直鎖を形成する α -1,4 グルコシド結合と直鎖どうしを分岐状につなげる α -1,6 グルコシド結合から成るポリグルカンであるのに対し、もう一つの成分であるアミロースは基本的に α -1,4 グルコシド結合から成る直鎖状の分子である。アミロペクチンは化学結合上からはグリコーゲンと何ら変わることがない。ここまでは高校生でも知っている。グリコーゲンはデンプンの代替ができないことも周知の事実であるが、それではアミロペクチンとグリコーゲンの分子構造の違いをどれだけの人が言い当てられるであろうか。生物学の研究者ですらほとんどお手上

げ状態であることが多い。理由ははっきりしている。どんな教科書にもほとんど記載されていないからである。

現在、我が国では 300 万トン余のデンプンが 3,000 種類に及ぶ用途に使用されている。デンプンほど多種多様でユニークな物性や化学的な性質を有する物質はない。21 世紀は、それまでひたすら発展・拡大を謳歌してきた人類が、無限ではない地球の許容力の範囲内で環境や資源と折り合いをつける必要を実感しつつある時代である。デンプンは食糧のほか、これまで使用されてこなかった産業品にも生物や環境に負荷を与えない生物資源として、今後ますます用途が拡大されていくであろう。

本稿は、バイオテクノロジーによってデンプンの構造を変え、画期的な新素材としてユニークな物性をもつデンプンをつくり出すことを目的に行なわれている研究の現状報告である。誌面の関係でイネのアミロペクチン分子構造の改変を通じて実施されている筆者のラボの成果を中心に述べるが、まず要点を理解していただくためにアミロペクチンの構造と代謝に関する基礎知識を述べる。

アミロペクチン分子構造の特徴とバリエーションおよびデンプン粒

アミロペクチン分子は、クラスターと呼ばれる単位が

タンデム状に連結した構造、いわゆるタンデム・クラスター構造をしている(図1)。クラスター内部は複数の分岐鎖から構成されていて、前または後のクラスターと連結している鎖は通常そのうちの1本と考えられている。クラスターの長さは植物種によらず、約9 nm とほぼ一定であるという一般則がある⁽¹⁾。クラスターの内部はさらにアモルファス・ラメラとクリスタル・ラメラと呼ばれる2つの領域に分けられる。前者はクラスター全体の還元末端部(前部)に位置し、分岐結合の密度(したがって α グルカン鎖の密度)が低い部分である。後者は α グルカン鎖が密集している結晶性の高い領域で、分岐結合の位置も還元末端側に局在していると考えられる。側鎖の長さはグルコースの重合度(DP値; degree of polymerization)に比例しており、DP値が10以上の側鎖が隣り合うと自動的に1ピッチ当たり6グルコース残基(2.1 nm)から成る左巻きの二重らせんが形成される。クラスター全体では複数の二重らせんが平行に並ぶ。このクリスタル・ラメラで形成される二重らせんがアミロペクチンの疎水性を画的に高め、デンプン特有の結晶構造や機能特性・物性を大きく左右している。らせんは高温でほどけるが、長いものほど疎水性が高くほどけにくい。

クラスター構造のバリエーションについて述べてみよう。デンプンの性質が植物種や品種によって異なっており、その違いを生かしさまざまな食品や産業品の素材として選別して利用されているが、相当部分がクラスター構造のバリエーションに起因していると筆者は予想している。クラスターのサイズは一定であるから、クラス

ター構造のバリエーションは、①クラスター当たりの鎖数(分岐結合数+1)、②構成鎖の鎖長、③分岐結合の位置によって生ずる。

デンプンはさらに、特有の形状とサイズをもつデンプン粒を形成している。デンプンは澱粉と書くように、水にさらすと沈殿する。これがデンプン粒である。水中で加熱すると、デンプン粒は膨潤するため粘性が急激に高まり糊状になる。さらに加熱すると粒が壊れ、内部にパックされたアミロペクチン分子やアミロース分子が飛び出してくる。

このようにデンプンが示す特有の物性は、アミロペクチンやアミロースの分子構造に基づく要因とデンプン粒に基づく要因があることに気づく。

デンプン合成代謝エンジニアリング

植物のデンプン合成には少なくとも次の4クラスの酵素が関与する。

ADP グルコースピロホスホリラーゼ(ADP glucose pyrophosphorylase, AGPase; ADPグルコースの合成)

スターチシンターゼ(アミロペクチン合成に関わる可溶性の soluble starch synthase, SS と、アミロース合成に関わるデンプン粒に結合性の granule-bound starch synthase, GBSS; とともに α -1,4結合を伸長)

デンプン枝作り酵素(starch branching enzyme, BE; α -1,6結合を形成)

デンプン枝切り酵素(starch debranching enzyme, DBE; α -1,6結合を加水分解)

図1■アミロペクチンとグリコーゲンの分子構造の比較(模式図)

両分子とも α -1,4グルコシド結合(直鎖結合)と α -1,6グルコシド結合(分岐結合)から成る点では同じであるが、分岐結合の規則性と直鎖の長さが異なるため、分子全体の形状がそれぞれ長い筒状と球状になる。線の長さはグルコース重合度に比例している。 ϕ は還元末端。詳細は本文および図中の説明文を参照。デンプンは植物種間、品種間、組織間で異なるが、アミロペクチンクラスター構造のバリエーションが原因であるケースが多い。

図2 ■貯蔵器官におけるデンプン合成経路および関連代謝経路（模式図）

である（図2）。そして、各クラスの酵素は複数のサブユニットまたは複数のタイプのアイソザイムを有するのが植物の特徴である。以下に、各酵素遺伝子機能を制御したエンジニアリングの具体例を述べる。

1) スターチシンターゼ（SS）エンジニアリング： SSIIa 遺伝子

イネ胚乳の主要な SS は SSI, SSIIa, SSIIIa である。面白いことに、胚乳での活性の大部分は SSI（約3分の2）と SSIIIa（約3分の1）で占められるが、最も明確に特異的な機能が特定されているのは SSIIa である。デンプン物性への影響も最も大きい。

SSIIa の機能は、デンプンのジャポニカ型・インディカ型イネ品種間差の研究から明らかになった。日本人が好むジャポニカ米はインディカ米と食感が異なるが、それにはアミロペクチン分子構造の差異が大きく影響している^(2,3)。すなわち、ジャポニカ型イネはクラスター内部の鎖の鎖長が短い S 型アミロペクチンを合成するのに対し、インディカ型イネの多くは鎖長の長い L 型アミロペクチンを合成する（図3-A, 図4）⁽⁴⁾。両者でクラス

ター内部の短鎖の伸長反応を特異的に担う SSIIa の機能に差異があり、ジャポニカ型イネでは、SSIIa の機能を失っているために S 型アミロペクチンができ、そのデンプンは易糊化性を示す⁽³⁾。最近、この SSIIa の機能が *in vitro* 実験でも証明され、ジャポニカイネ SSIIa のアミノ酸変異個所も特定された⁽³⁾。

SSIIa 遺伝子制御によるデンプンエンジニアリングの結果を示す。ジャポニカ型イネに L 型アミロペクチンを合成するインディカ型イネの SSIIa 遺伝子を導入すると、形質転換体のアミロペクチンは L 型になった⁽³⁾。SSIIa の発現レベルが異なる系統間を比べると、発現レベルに応じてアミロペクチンの鎖長分布が変化し、かつアミロペクチンの構造変化とデンプンの熱糊化特性の間には強い相関があった（図5-A）⁽³⁾。このことは、SSIIa 発現レベルを制御することで L 型と S 型の中間的な構造を含む種々のアミロペクチンと異なる物性を示すデンプンができることを示している。恐らく長年の品種選抜の結果であろうが、現在のイネ栽培品種は L 型か S 型のいずれかのアミロペクチンをもち、中間型を合成する品種はほとんどない⁽⁴⁾。バイオ技術では一連の異なるデ

図3 ■ イネ変異体胚乳におけるアミロペクチン分子構造の変化

上図はアミロペクチンの分子構造を構成 α -1,4鎖の鎖長(DP値)ごとによる存在比(%)で表わし、下図は野生型から変異体を引いた値を表わす。(A) SS変異体、(B) BE変異体、(C) ISA1変異体

ンブン物性を生み出すことができる利点がある。

イネ SSI と SSIIIa の変異体も単離されている。胚乳で主成分である SSI が欠損すると、鎖長の短い短鎖(重合度 DP8~12)が減少し、極短鎖(DP6~7)が増加することから、SSI の機能は、極短鎖を少し伸長して DP8~12 の短鎖を合成することにあると思われる(図 3-A)^(5,6)。先述の SSIIa は全般的に短鎖を伸ばす機能があるが、極短鎖伸長機能は若干劣っており、結果的に SSI がこの機能を補っている。

SSIIIa 変異はトウモロコシの *dull* と同じ遺伝子変異

である⁽⁷⁾。SSIIIa 変異体のアミロペクチンでは、DP10~15 の鎖が増加し、DP34~55 の鎖が減少している(図 3-A)⁽⁸⁾。

以上を総合すると、SSI, SSIIa, SSIIIa 酵素はそれぞれ、超短鎖、中間鎖、長鎖の生成に関与していることがわかり^(5,6,8)、植物が少なくとも 3 タイプの SS をもつ所以が明らかにされた。

図4 ■ アミロペクチンの構造変化 (模式図)

2) デンプン枝作り酵素 (BE) エンジニアリング： *BEIIb* 遺伝子

イネ胚乳には BEI, BEIIa, BEIIb の3種類が存在する。BEIIa と BEIIb の分化は穀類に特有で、胚乳のみに発現している BEIIb は穀類デンプンを特徴づけている。この酵素が欠損した *amylose-extender (ae)* 変異体⁽⁹⁾は、鎖長が長く鎖数が少ない“やせたクラスター”をもつアミロペクチンを合成する (図3-B, 図4)⁽⁶⁾。これは、BEIIb がクラスター内のクリスタル・ラメラにおける鎖の形成 (分岐形成) を特異的に担っていて、他の BE ではこの作用が相補できず、本酵素が欠損するとクラスター構成鎖数が顕著に減少するためと考えられる。

イネ *ae* 変異体に正常な *BEIIb* 遺伝子を導入すると、*BEIIb* 発現量がさまざまに異なる形質転換体ができ⁽¹⁰⁾。BEIIb タンパク質レベルが増加するにつれて、クラスターの鎖数が増えて野生株に近づき、驚くべきことに、BEIIb レベルが野生型を越えてもこの変化が続き、鎖数は野生型より多くなる (図5-B)。このクラスター構造の変化はデンプンの糊化特性の顕著な変化を伴い、BEIIb レベルの増加に伴い次第に易糊化性になる。この BEIIb レベルの広範囲の変化に応じた連続的な変化は特筆すべきことで、BEIIb 制御によって種々のデンプンを自在に合成できることを意味する。注目されることに、BEIIb 活性が過剰に多い条件下ではクラスター構造が崩れ、親水性の多糖 (water-soluble polysaccharides) ができる (図6-B)⁽¹⁰⁾。親水性・保水性の高いデンプンは工

イネ変異体や形質転換体の解析から、酵素活性が変動すると胚乳アミロペクチン構造は、酵素の種類ごとに特有のクラスター構造パターンの範囲内で変化することが明らかになった。図3の結果などから推定した最も代表的なパターンを示す。図中の矢印の太さは活性の強さに対応する。① *SSIIa* 遺伝子が正常であると L 型クラスター (を有する L 型アミロペクチン、以下同じ) が生じ、欠損すると鎖長が短い S 型クラスターになる。② *BEIIb* 活性が低下すると、クラスターを構成する鎖の数が少ない *ae* 型クラスターが生ずる。ただし *ae* 型クラスターは、構成鎖の鎖長がきわめて長いことに注意。逆に *BEIIb* 活性が過剰になると、過剰に分岐した異常な構造のクラスターになる。③ *ISA1* 遺伝子が欠損すると、分岐が規則性を失ってクラスター構造がなくなり、鎖長が短いフィトグリコーゲンとなる。

業品や化粧品などの素材として有望であり、BEIIb 制御系は高い可能性をもっている。

BEI は胚乳で約3分の2の活性を占めるが、本酵素が欠損するとクラスターを連結する鎖 (B2-B3 鎖) やクラスター内部鎖のうち長鎖が減少することがわかった (図3-B)⁽¹¹⁾。この結果から、BEI はクラスターを連結する鎖の分岐反応やアモルファス・ラメラの分岐反応を触媒すると推定された^(6,11)。ただし、BEI 欠損の効果は *ae* 変異体における BEIIb ほど顕著ではない。このことは、BEIIb の働きがきわめて特異的であるのに対し、BEI の作用は BEIIa や BEIIb によってもかなり相補できることを示すと考えられる。

BEIIa 変異では、見かけ上アミロペクチンの鎖長分布には変化が起こらない (図3-B)⁽¹²⁾。BEIIa は胚乳発達の初期から強く発現しており、その機能は BEIIb や BEI の特異的な機能をサポートすることではないかと筆者は考えている。BEIIa はイネのあらゆる組織に発現し、BEIIb が発現していない葉などの胚乳以外の組織において BEIIb と相同のクラスター内部の分岐形成に寄与している可能性が高い。事実、BEIIa 変異体の葉においては短鎖が少ない *ae* 型に近いアミロペクチンが合成されることが見いだされている⁽¹²⁾。

3) イソアミラーゼ (ISA) エンジニアリング：*ISA* 遺伝子制御

α -1,4 グルコシド結合を加水分解する DBE のもともと

図5 ■ デンプンの熱糊化特性の変化

(A) S型アミロペクチンを合成する金南風に、L型を合成するIR36の*SSIa*遺伝子を導入した形質転換体のアミロペクチン構造〔クラスターを構成するすべての α -1,4鎖 (DP値が24以下) に対する短鎖 (DP値が10以下の鎖) の存在率〕とデンプン熱糊化特性 (糊化開始温度) との関係⁽³⁾。(B) イネ*ae*変異体にイネ*BEIIb*遺伝子を導入した形質転換体の*BEIIb*タンパク質量, アミロペクチン構造 (DP値が13以下の α -1,4鎖の存在率) とデンプン熱糊化開始温度との関係⁽¹⁰⁾。(C) イネシュガリー-1変異体にコムギ*ISA1*遺伝子を導入した形質転換体の*ISA1*タンパク質量, アミロペクチン構造 (DP値が12以下の α -1,4鎖の存在率) とデンプン熱糊化開始温度との関係⁽¹⁴⁾

の生理機能は、 α -1,4結合の加水分解酵素と協調して、デンプンを完全に分解することにある。近年のデンプン合成研究のハイライトの一つに、DBEがクラスター構造の形成に必須であることを証明した成果が挙げられよう^(6,13)。DBEにはイソアミラーゼ (isoamylase, ISA) とプルラーナーゼ (pullulanase, PUL) の2タイプがあるが、ISAが欠損した変異体がトウモロコシ、イネ、オオムギ、シロイヌナズナ、緑藻クラミドモナスなどから単離され、共通してアミロペクチンがフィトグリコーゲン

に変化している⁽⁶⁾。つまり、ISAはクラスター形成に必須で、欠損するとクラスターをもたないグリコーゲンタイプの多糖しか合成できず、デンプン粒構造も完全に消失し (図3-C, 4, 6-C), 糊化などデンプン特有の性質も失う。

*ISA1*遺伝子が欠損したイネはシュガリー-1変異体と呼ばれ、胚乳のデンプンがすべてフィトグリコーゲンに変わった系統がある。このような系統にコムギの正常な*ISA1*遺伝子を導入したところ、フィトグリコーゲンが

図6 ■ デンプン粒の構造変化 (走査型電子顕微鏡像)

左から、(A) イネ野生型、(B) 形質転換体で BEIIb が最も過剰に発現した系統⁽¹⁰⁾、(C) イネシュガリー-1 変異体、(D) イネシュガリー-1 変異体にコムギ ISA1 遺伝子を導入した形質転換体⁽¹⁴⁾。白いバーのサイズは 10 μm 。

アミロペクチンに変わり、デンプン粒構造も戻った (図 6-D)⁽¹⁴⁾。また、発現 ISA レベルに応じてデンプンの糊化特性が異なるが、デンプン構造も特性も元のイネとまったく同一ではなく若干異なっていた。ISA 機能におけるイネ・コムギ間の種間差が原因と考えられる。こうした事実は、正常なアミロペクチン合成には ISA が必須であり、ISA 制御によってアミロペクチン構造とデンプン物性をさまざまに変化させることを示している。また、アンチセンス法でイネの ISA1 発現を約 94%抑えると、デンプン物性が顕著に変化 (糊化開始温度が 10°C 以上減少) した⁽¹⁵⁾。フィトグリコーゲンが大量に蓄積した変異体種子は完熟すると凹み重量が大きく減少するが、アンチセンス法ではフィトグリコーゲンの比率を低く (約 16%)、したがって種子のデンプン収量を高く保ったままデンプンの構造や物性を変えうる利点がある。このようなデンプンは自然界には存在せず新規デンプン素材として面白い。

まとめと将来展望

以上、アミロペクチン構造を改変するメタボリックエンジニアリングが有効で、構造単位であるクラスター構造を改変することによって、その構造をかなり自由に変化させることができ、それによってデンプン粒の構造やデンプン物性も変えることが可能であることを紹介した (図 4~6, 表 1)。注目すべきこととして、第一にアイソザイム間には機能的な階層があり、SSIIa, BEIIb, ISA1 の機能は特異的で、クラスター構造の最もドラスティックな変化は、この 3 酵素の制御によって可能になったこと。第二には、 α -1,6 分岐反応、 α -1,4 鎖伸張反応にはクラスターの位置によって区別される複数の段階があり、それぞれ異なる酵素によって触媒されることである。

デンプンを改変するバイオテクノロジーにはどのような有効性があるだろうか。まず、ドラスティックな変化

が実現し、天然には存在しないような構造と物性を有するデンプンをつくることが可能である。デンプンは元来、糊化性、親水・疎水性、フィルム形成能などをもつユニークな物質であるが、本方法によって、天然の植物デンプンではカバーし切れない範囲まで物性を大幅に変動させることができ、改めて素材としてのデンプンのポテンシャルの大きさ・多様性を認識させられた。遺伝子組換えデンプンが産業品素材としてきわめて有望であることを示唆している。

デンプンバイオテクノロジーが有効である背景には遺伝子操作技術特有の優位点がいいくつか挙げられる。

① 遺伝子の発現レベルを連続的に変えることが容易で (1つのコンストラクトで一連の系統が得られる)、各レベルに応じた異なるアミロペクチン構造と物性を有するデンプンを合成できる。また、過剰発現効果が期待される。

② 異種遺伝子の導入効果が期待される。

③ 人工遺伝子の導入による効果が期待される。

④ プロモーターの選択により、組織・時期特異的な発現が期待される。胚乳のデンプン合成だけを制御し、他の組織には (悪) 影響を及ぼさないためには、胚乳特異的

表 1 ■ バイオテクノロジーによって達成されたアミロペクチン構造およびデンプン物性改変の事例

【アミロペクチン構造はどこまで改変可能か】	
・ ルールは	遺伝子の種類による特有のパターン
・ クラスターの破壊は可能か	BEIIb 過剰発現, ISA1 抑制
【デンプンにはどのような変化が見られるか】	
・ 熱糊化特性 (粘度特性)	SSIIa, BEIIb, ISA1 レベルによって連続的に変化
・ デンプン粒の形態	BEIIb, ISA1
・ X 線回折パターン	BEIIb, ISA1
・ 保水性 (親水性) デンプン	BEIIb, ISA1
【収量への影響】	BEIIb, ISA1
【新規デンプン形質の可能性】	SSIIa, BEIIb, ISA1

な強発現を誘導するプロモーターの利用が有効である。

⑤RNAi法などによって複数遺伝子の制御が可能である。これは遺伝子操作技術に特有とは必ずしもいえないが、従来の育種法に比べると格段に容易である。

デンプンエンジニアリングの有効性、有望性についてはこれまでの説明で読者にも十分理解されようが、その可能性は本稿で述べたアミロペクチン分子の改変を通じた手法のみには限定されない。デンプンをバイオマスとした場合、植物によるデンプン生産能を画期的に向上させる試みも今後重要な研究課題となるであろう。また、イネの種子などをデンプン以外の有用物質の生産タンクとして利用する研究も今後加速するであろう。そうした試みが成功するためには、貯蔵器官におけるデンプン合成代謝システムの深い理解が欠かせない。

緑葉における同化デンプンと貯蔵器官における貯蔵デンプンとは基本的な構成が異なっている(図2)。第一に、デンプン合成に通じるスタート物質とデンプン基質ADP グルコースに至る経路が根本的に異なる。葉緑体で合成される同化デンプンは、光合成カルビン・ベンソンサイクルのメンバーであるフルクトース 6-リン酸が出発物質であるが、アミロプラストで合成される貯蔵デンプンは、転流物質であるスクロースが出発物質である。したがって、貯蔵デンプンの合成過程には、原形質膜を介したスクロースの細胞質への輸送、そしてスクロースからヘキソースリン酸に至る代謝過程が細胞質に備わっていなければならない。第二に、ADP グルコースの供給を可能にする、ADP グルコースまたはヘキソースリン酸のアミロプラストへのプラスチド膜を介した細胞質からの輸送が必要である。第三に、デンプン合成を支えるATP供給源の違いである。同化デンプンの場合には、葉緑体チラコイドの光合成光リン酸化系から直接ATPが補給されるが、貯蔵デンプンの場合には、ATPはミトコンドリアの酸化的リン酸化系から供給されるに違いない。スクロースからTCA回路に至るまでの炭素代謝系の働きがなくては、貯蔵デンプンの合成はスムーズに進行しない。

このように、植物の貯蔵器官には特有の炭素代謝系や代謝物質の輸送に関わるタンパク質(トランスポーター)が備わっている。貯蔵器官の機能を向上させ、これを利用するバイオテクノロジーが成功するためには、貯蔵器官の複雑かつ巧妙な代謝制御機構に関する分子レベルでの理解が欠かせない。

本稿では、イネのアミロースのエンジニアリングや他の植物のデンプンエンジニアリングに関しては触れられなかった。それぞれ文献^(16,17)を参照されたい。

謝辞：本稿に関係の深い研究成果は、多くの研究者の方々(九州大学・佐藤光教授、秋田県立大学・藤田直子博士ら)との共同研究の成果である。

文献

- 1) P. J. Jenkins, R. E. Cameron & A. M. Donald : *Starch*, **45**, 417 (1993).
- 2) T. Umemoto, M. Yano, H. Satoh, A. Shomura & Y. Nakamura : *Theor. Appl. Genet.*, **104**, 1 (2002).
- 3) Y. Nakamura, P. B. Francisco Jr, Y. Hosaka, A. Sato, T. Sawada, A. Kubo & N. Fujita : *Plant Mol. Biol.*, **58**, 213 (2005).
- 4) Y. Nakamura, A. Sakurai, Y. Inaba, K. Kimura, N. Iwasaka & T. Nagamine : *Starch*, **54**, 117 (2002).
- 5) N. Fujita, M. Yoshida, N. Asakura, T. Ohdan, A. Miyao, H. Hirochika & Y. Nakamura : *Plant Physiol.*, in press (2006).
- 6) Y. Nakamura : *Plant Cell Physiol.*, **43**, 718 (2002).
- 7) M. Gao, J. Wanat, P. S. Stinard, M. G. James & A. M. Myers : *Plant Cell*, **10**, 399 (1998).
- 8) Fujita *et al.* (2006) 投稿準備中
- 9) A. Nishi, Y. Nakamura, N. Tanaka & H. Satoh : *Plant Physiol.*, **127**, 459 (2001).
- 10) N. Tanaka, N. Fujita, A. Nishi, H. Satoh, Y. Hosaka, M. Ugaki, S. Kawasaki & Y. Nakamura : *Plant Biotech. J.*, **2**, 507 (2004).
- 11) H. Satoh, A. Nishi, K. Yamashita, Y. Takemoto, Y. Tanaka, Y. Hosaka, A. Sakurai, N. Fujita & Y. Nakamura : *Plant Physiol.*, **133**, 1111 (2003).
- 12) Satoh *et al.* 投稿準備中
- 13) M. G. James, D. S. Robertson & A. M. Myers : *Plant Cell*, **7**, 417 (1995).
- 14) A. Kubo, S. Rahman, Y. Utsumi, Z. Li, Y. Mukai, M. Yamamoto, M. Ugaki, K. Harada, H. Satoh, C. Konik-Rose, M. Morell & Y. Nakamura : *Plant Physiol.*, **137**, 43 (2005).
- 15) N. Fujita, A. Kubo, D. Suh, K. Wong, J. Jane, K. Ozawa, F. Takaiwa, Y. Inaba & Y. Nakamura : *Plant Cell Physiol.*, **44**, 607 (2003).
- 16) K. Itoh, H. Ozaki, K. Okada, H. Hori, Y. Takeda & T. Mitsui : *Plant Cell Physiol.*, **44**, 473 (2003).
- 17) S. Jobling : *Curr. Opin. Plant Biol.*, **7**, 210 (2004).

訂正

先月号(2月号)p.83に掲載の「酵母に発見した“アセチル化酵素 Mpr1”による新しい抗酸化メカニズム」(高木博史先生著、「今日の話題」)のサブタイトルに誤植がございました(本文・目次)ので下記のように訂正させていただきます。
ご迷惑をおかけいたしましたこと、まことに恐縮に存じます。著者の高木先生ならびに読者の皆様に深くお詫び申し上げます。

「化学と生物」編集部

記

(誤) 活性酸素種の生成に関わる物質を基質とした酸化ストレス防御システム?!

(正) 活性酸素種の生成に関わる物質を基質とした酸化ストレス防御システム?!