

海洋深層水由来酵母 *Saccharomyces cerevisiae* SCAK-1 の ストレス応答性における特徴

Characteristics of the yeast “*Saccharomyces cerevisiae* SCAK-1” collected
from deep seawater on the responsiveness to stress

山田勝久・柴田雄次

Katsuhisa Yamada and Yuji Shibata

Abstract

In order to utilize *Saccharomyces cerevisiae* strain SCAK-1 collected from deep ocean water (the isolate) in various industrial fields, responses of a function of metabolism to various kinds of stress were investigated. In this study, the decreased weight of culture medium by the activation of glycolytic system in yeast was considered to be a metabolic ability. Four kinds of stress treatment such as temperature, osmosis, alcohol and oxidation were selected. The metabolic ability of the isolate was never decreased by treatments of a high-temperature stress, oxidative stress and high concentration of alcohol stress, although that of the type strain was significantly decreased by these treatments. Furthermore, the metabolic ability of each strain was never influenced by osmotic stress. Finally, maltose utilization ability of the isolate which was considered to be lost in the DOW environment was recovered by the release of glucose repression. The isolate is expected to be used in various industrial fields in the future because it was confirmed that the isolate has resistance to various kinds of stress and was also recovered an important ability of yeast such as the maltose utilization in this study.

Key Words: glycolytic system, glucose repression, industrial utilization, *Saccharomyces cerevisiae*, stress

要 旨

海洋深層水 (DOW) から分離した出芽酵母 *Saccharomyces cerevisiae* SCAK-1 株 (分離株) の産業利用に向けて、出芽酵母の利用時に曝される各種ストレスに対する代謝機能の応答性を検討した。本研究では、解糖系による培養液重量の減少量を出芽酵母の代謝機能と考えた。環境ストレスとして温度、浸透圧、アルコールおよび酸化の4種類のストレスを選んだ。基準株の代謝は、高温ストレス、酸化ストレス、高濃度のアルコールストレスの負荷で著しく低下したが、分離株の代謝はこれらのストレス負荷では低下しなかった。なお、浸透圧ストレスはどちらの株の代謝にも影響を与えなかった。またDOW環境において分離株が喪失していたマルトース資化性は、グルコース制御の解除により復元された。本研究により分離株は、高いストレス耐性を有し、マルトース資化性という出芽酵母にとっての重要な能力も復元されたことから、今後幅広い産業分野での利用発展が期待される。

キーワード: 解糖系, グルコース制御, 産業利用, サッカロミセス・セレビシエ, ストレス

1. 緒 言

出芽酵母 (*S. cerevisiae*) は、実験室での操作が比較的容易で、速い増殖性を有し、病原性がないなど、研究に供する上で様々な利点がある。出芽酵母は既に全ゲノムが解読され、そのゲノムが線虫、昆虫および脊椎動物に進化的に保存されていることがわかったので、真核生物のモデル細胞として広い研究分野に用いられている (大嶋, 2011)。また産業分野では、ワインやビールおよびパンの製造に古代エジプト王朝時代には既に用いられていたという歴史を有する (高宮, 2016, 藤本, 2017)。また未利用資源からのバイオエタノールの生産研究 (Chujiyo *et al.*, 2015) など新しい利用分野も提案されている。なお出芽酵母は、利用時に様々なストレスに曝されることが知られおり (島, 2004)、産業利用にあたってはこれらのストレスに対する耐性が望まれる。著者らは、伊豆赤沢海洋深層水 (静岡県伊東市, 取水深度 800 m) から出芽酵母を分離し、その微生物学的な特徴を先に本誌で報告した (野村ら, 2022)。これまで産業利用を展望した海洋深層水由来出芽酵母の特徴に関する報告は殆どみられないので、本研究では、産業利用時に負荷される種々のストレスに対する分離株の応答性の特徴を把握することを目的とした。また分離株はビールや無加糖パンの製造に重要なマルトース資化性を喪失していたので、その復元についても併せて検討した。その結果、産業利用の検討に有益と思われる知見が得られたので本報にて報告する。

2. 材料と方法

2.1 供試酵母

著者らが DOW から分離した *Saccharomyces cerevisiae* strain SCAK-1 (分離株) (野村ら, 2022) は、比較対照として設定した基準株 (*S. cerevisiae* strain NBRC104081T, 独立行政法人製品評価技術基盤機構) と共に、当研究所内の -80°C の超低温冷蔵庫でグリセロールストックされていたものを供した。なお上述の基準株は、野村ら (2022) の報告に供され

た基準株である NIRC1560 (東京農業大学微生物リソースセンター) と同一菌株であり、*S. cerevisiae* の分離株との生理・生化学的諸性状や分子生物学的特徴の検討にあたり、比較対照として汎用される株である。上述の分離株および基準株は、YPD 液体培地 (1% 酵母エキス, 2% ポリペプトン, 2% D-グルコース: 全て (w/v) %) に接種して培養し復元させた。復元した菌体を新しい YPD 液体培地に接種して培養し増殖させた。この操作を 3 回以上繰り返して以降の試験の供試酵母の種菌とした。なお、本研究における出芽酵母の培養は、特に規定する外、全て 27°C の恒温槽内で静置して行った。

2.2 分離株の特徴

2.2.1 分離株の形状とサイズ

2.1 節で調製した供試酵母の種菌の培養液 (OD_{660} : 約 0.7) 1 mL を遠心 ($1,500 \times g$, 15 分間, 室温) して菌体を回収し、これに滅菌生理食塩水 1.5 mL を加えて攪拌したのち、再び上述の条件で遠心して菌体を洗浄する操作を 3 回繰り返した。こうして得られた菌体に、新しい滅菌生理食塩水 1.5 mL を加えてよく攪拌して試料とした。試料 20 μL をスライドガラス上に滴下し、これにカバーガラスを乗せて位相差光学顕微鏡 (CKX41, オリンパス) で観察画像を撮影した。得られた撮影画像から、凝集および出芽のない単体遊離の供試酵母の菌体 (分離株, 基準株それぞれ 20 個) について、画像解析ソフト (Image J) を用いて供試酵母の長径, 短径を測定し、下式より扁平率を求めた。

$$\text{扁平率} = (\text{長径} - \text{短径}) / \text{長径}$$

(値が, "0" に近いほど球形の形状を示す)

2.2.2 生産酵素

供試酵母が生産する酵素の特徴を検討するにあたり、2.1 節の供試酵母の種菌液を滅菌生理食塩水でマクファーランド濁度が 5 から 6 になるように希釈液を調製し、市販のキット (api ZYM, ビオメリュー・ジャパン) を用いて操作要領に従って検討した。

2.3 ストレスの負荷

産業利用を考慮して、実際に出芽酵母が曝される可能性がある以下の4種のストレスを選定して供試酵母に負荷した。

2.3.1 温度ストレス

2.1節で準備した 供試酵母の種菌液0.5 mLをマイクロチューブに移し、4°Cおよび40°Cの恒温槽内で24時間静置した。

2.3.2 浸透圧ストレス

2.1節で準備した 供試酵母の種菌液0.5 mLをマイクロチューブに移し、遠心処理 (1,500×*g*, 10分間, 室温) して沈渣の菌体を回収した。これを滅菌生理食塩水0.5 mLで2回洗浄後、遠心処理 (1,500×*g*, 10分間, 室温) して菌体を回収した。回収した菌体に、20および40% (v/v)のショ糖 (富士フィルム和光純薬) 含有の滅菌生理食塩水を各々1.5 mL/tubeずつ分注してボルテックスミキサーで攪拌後、27°Cの恒温槽内で24時間静置した。

2.3.3 アルコールストレス

2.3.2項と同様の操作で回収した菌体に、エタノール (特級, 富士フィルム和光純薬) を10および20% (v/v) 含むYPD培地を1.5 mL/tubeずつ分注してボルテックスミキサーで攪拌後、27°Cの恒温槽内で24時間静置した。

2.3.4 酸化ストレス

2.3.2項と同様の操作で回収した菌体に、過酸化水素 (30% H_2O_2 , 富士フィルム和光純薬) を0.8および1.6 mM含む滅菌生理食塩水を1.5 mL/tubeずつ分注してボルテックスミキサー攪拌後、27°Cの恒温槽内で90分間静置した。

2.4 代謝能の測定

上述の2.3.1項から2.3.4項の操作で各種ストレス負荷後の菌液 (OD_{660} : 約0.7) をボルテックスミキサーで攪拌後、それぞれ10 μ Lを 20% (w/v) グルコース含有YPD改変液体培地 (代謝能評価培地, 1% 酵母エキス, 2% ポリペプトン, 20% D-グルコース: 全て (w/v) %) 10 mL/tubeに接種して培養した。解糖系代謝経路内で糖から生成される炭酸ガスの消失 (田中ら, 1941) に伴う培養液重量の減少

量を山田ら (2008) の報告に準じて計測した。なお、各試験は $n=3$ で行った。

2.5 マルトース資化性の復元

分離株について、間瀬ら (2014) の報告に基づいてグルコース制御解除用寒天培地 (0.67% Yeast Nitrogen base without amino acid, 0.02% 2-デオキシグルコース, 2% マルトース・一水和物, 3% 寒天: 全て (w/v) %) を調製した。上述の2.3.2項と同様に操作して回収した菌体を新しい0.2 mLの滅菌生理食塩水に懸濁した。この懸濁液0.1 mLをグルコース制御解除用寒天培地上に塗抹後、コロニーが出現するまで培養した。コロニーが出現したらこれを白金耳でかき取り、野村ら (2022) の方法に従ってマルトース資化性判定用YNB培地 (0.19% Yeast Nitrogen base without amino acid, 0.5% 硫酸アンモニウム, 0.5% マルトース・一水和物: 全て (w/v) %) に接種して培養し、培養液の OD_{660} 値の増加が0.01以上に達した時点で、マルトース資化性の復元と判断した。さらにこの培養液を新しいグルコース制御解除用寒天培地上に白金耳で画線して培養し、出現したコロニーを顕微鏡で観察した。

3. 統計処理

本研究では、実験データは平均値±標準偏差で表し、Student's *t*-testによる二群間の検定により有意差を判定した。

4. 結 果

4.1 分離株の特徴

4.1.1 分離株の形状とサイズ

Fig. 1に示すように、写真Aの基準株の形状は典型的な楕円形を呈した。一方写真Bの分離株は、円形に近いものが多かった。撮影画像を基に画像解析ソフトを用いた各々の菌体の長径および短径を計測した結果、Table 1に示すように、長径と短径のいずれも分離株は基準株に比べて著しく ($p<0.01$) 小さかった。また扁平率も分離株と基準株には顕著な

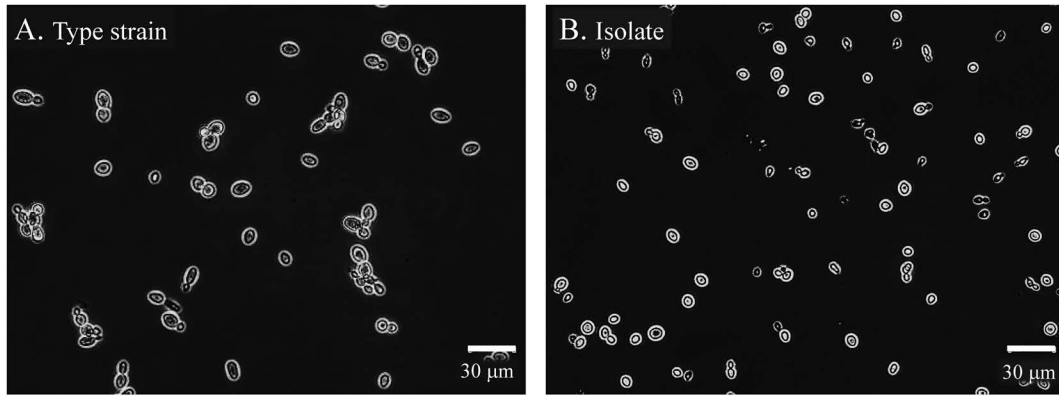


Fig. 1 Comparison of yeast strains between the type strain and the isolate on microscopic appearance Photograph A is the type strain and photograph B is the isolate.

Table 1 Comparison of morphology between the type strain and the isolate of *S. cerevisiae*

Morphological parameter \ Strain	Type strain	Isolate
Long diameter (μm)	9.32 ± 0.72	$5.69 \pm 0.54^{**}$
Short diameter (μm)	6.22 ± 0.47	$5.09 \pm 0.45^{**}$
Oblateness	0.33 ± 0.06	$0.10 \pm 0.07^{**}$

Asterisks indicate significant difference in morphology between the type strain and the isolate, SCAK-1, of *S. cerevisiae* ($n=20$, mean \pm SD, $^{**}p<0.01$, Student's *t*-test).

($p<0.01$) 差異がみられ、この結果、分離株の形状は基準株より球形に近いことが示された。

4.1.2 分離株が生産する酵素

分離株が生産する酵素を api ZYM で調べたところ、Table 2 に示すように、基準株には確認されたアルカリフォスファターゼ、シスチンアシルアミダーゼおよび α -グルコシダーゼの生産は、分離株にはみられなかった。

4.2 各種ストレスの負荷が出芽酵母を接種した培養液の重量変動に与える影響

4.2.1 温度ストレス

ストレス未負荷の供試酵母を培養した培養液の減少量を検討したところ、分離株は基準株に比べて明瞭かつ速やかに増大したが、培養3日目以後は減少量が鈍化して、培養5日目には両者間にみられた有意差は消失した (Fig. 2)。供試酵母に対する 4°C 、24時間の冷温ストレス負荷後の培養において、基準株には、培養液の重量減少量における冷温ストレスによる影響はみられなかったが (Fig. 3A)、分離

Table 2 Characteristics of enzyme production by the isolate collected from DOW

Enzyme	Isolate	Type strain
Negative control	N	N
Alkaline phosphatase	N	P
Esterase (C4)	P	P
Esterase lipase (C8)	P	P
Lipase (C14)	N	N
Leucine allyl amidase	P	P
Valine allyl amidase	P	P
Cystine allyl amidase	N	P
Trypsin	N	N
α -Chimotrypsin	N	N
Acid phosphatase	N	N
Naphthol-AS-BI-phosphohydrolase	N	N
α -Galactosidase	N	N
β -Galactosidase	N	N
β -Glucuronidase	N	N
α -Glucosidase	N	P
β -Glucosidase	N	N
N-Acetyl- β -glucosamidase	N	N
α -Mannosidase	N	N

Evaluation was conducted according to the procedure manual of api ZYM. N, Negative; P, Positive

株では培養2日目に培養液の重量減少量の有意な低下 ($p<0.05$) がみられた。しかし、その後の培養継続に伴ってその有意差は消失した (Fig. 3B)。次に供試酵母に対する 40°C 、24時間の高温ストレス負荷後の培養では、基準株には、培養後2-3日目に培養液重量の減少量に有意な低下現象 ($p<0.01$, $p<0.05$) が認められた (Fig. 4A)。しかし、分離株には高温ストレス負荷の影響はみられなかった (Fig. 4B)。

4.2.2 浸透圧ストレス

20% (w/v) および40% (w/v) ショ糖含有生理食塩水で浸透圧ストレス負荷後の供試酵母の培養におい

て、基準株および分離株、共に培養液の重量減少量に浸透圧ストレス負荷による影響はみられなかった (Fig. 5 A, B).

4.2.3 アルコールストレス

基準株においては10% (v/v) エタノールの負荷では培養液の重量減少量に影響がみられなかったが、20% (v/v) エタノールの負荷によってその重量減少量が顕著に低下 ($p < 0.01$) し、この低下現象はその後

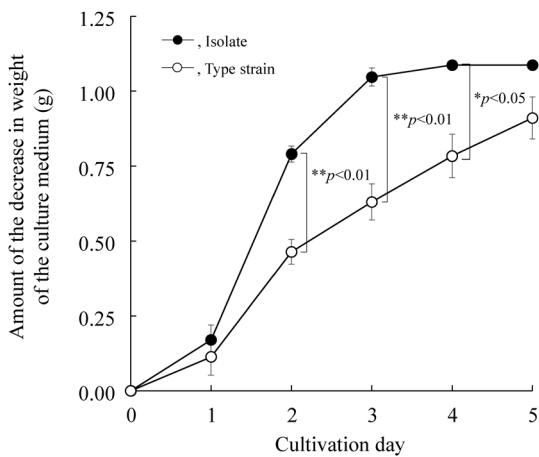


Fig. 2 Time course of the decrease in weight of the culture medium during cultivation of two strains of *S. cerevisiae* under normal culture conditions

Each strain was cultured in the culture medium at 27°C for this study. Asterisks indicate significant difference in the amount of weight decrease of the culture medium between the isolate and the type strain under normal culture conditions ($n=3$, mean \pm SD, Student's *t*-test).

の培養継続によっても殆ど回復しなかった (Fig. 6A). 一方分離株は、10%および20% (v/v) エタノールストレスによる影響は受けなかった (Fig. 6B).

4.2.4 酸化ストレス

基準株においては0.8 mM H₂O₂の酸化ストレス負荷では、培養液の重量減少量に影響がみられなかったが、1.6 mM H₂O₂の酸化ストレス負荷により培養3-4日目に培養液の重量減少量の有意な低下現象 ($p < 0.05$) がみられた (Fig. 7A). 一方、分離株にはいずれの濃度の酸化ストレス負荷でも培養液の重量減少量に影響はみられなかった (Fig. 7B).

4.3 マルトース資化性の復元

分離株は、ビールや製パンの製造では必須となるマルトース資化性を喪失していた。これはグルコース抑制 (植村, 1994) によるものと推察されたので、グルコース抑制の解除を試みたところ、培養19日後にグルコース制御解除用寒天培地上に複数コロニーの出現を確認した (Fig. 8A). 出現したコロニーを再び白金耳で採取してマルトース資化性判定用液体培地に接種し、濁度 (OD₆₆₀) にて増殖性を追跡した結果、培養日数に伴って濁度 (OD₆₆₀ 値) の増加がみられ、培養4日後にはOD₆₆₀ 値の増加値が0.01を超えたことから、グルコース制御が解除されてマルトースの資化能が復元したことが確認された。な

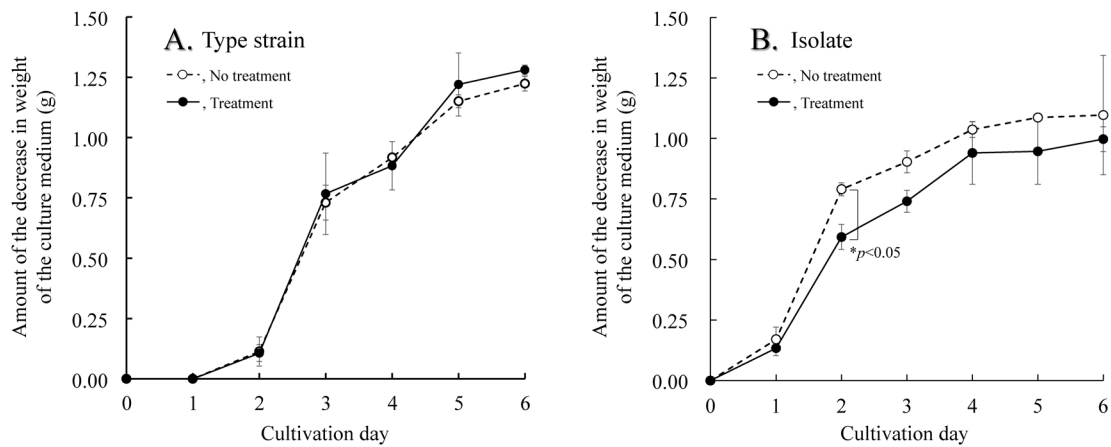


Fig. 3 Effect of a low-temperature stress at 4°C on yeasts metabolism

Figure A shows the time course of the decrease in weight of the culture medium during cultivation of the type strain. Figure B shows the time course of the decrease in weight of the culture medium during cultivation of the isolate. Asterisk indicates significant difference in the amount of weight decrease of the culture medium between treatment and no treatment of a low-temperature stress during cultivation of the isolate ($n=3$, mean \pm SD, Student's *t*-test).

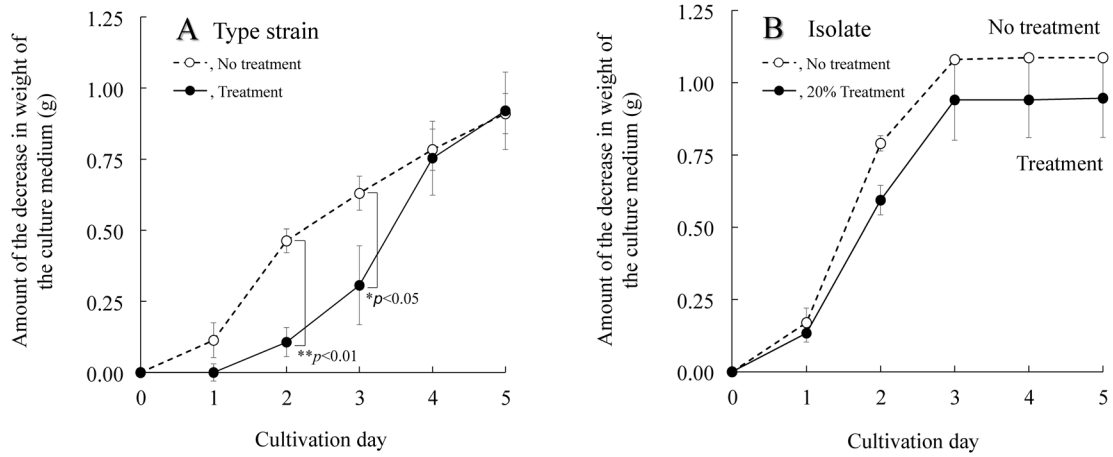


Fig. 4 Effect of a high-temperature stress at 40°C on yeasts metabolism
Same as Fig. 3 except for the stress treatment for the yeast.

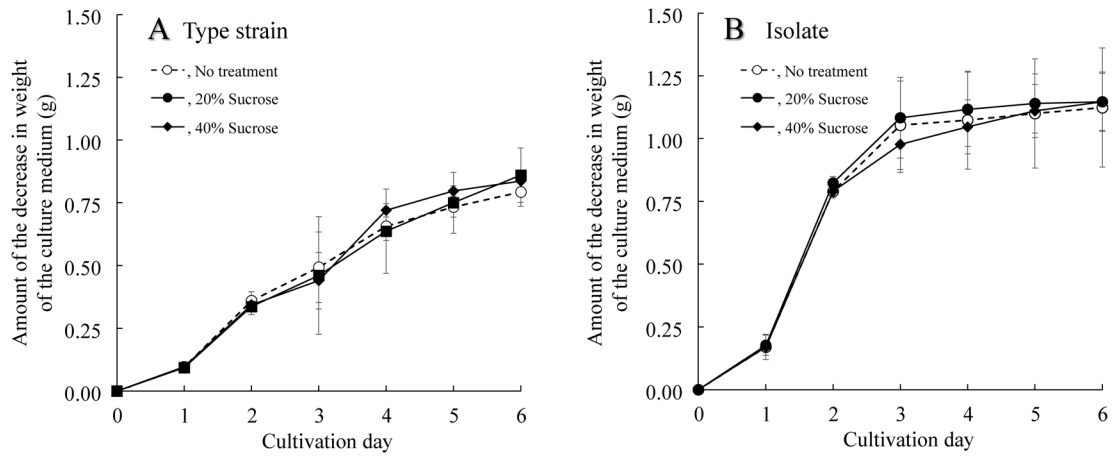


Fig. 5 Effect of osmotic stress by the saline containing 20% and 40% sucrose on yeasts metabolism
Same as Fig. 3 except for the stress treatment for the yeast.

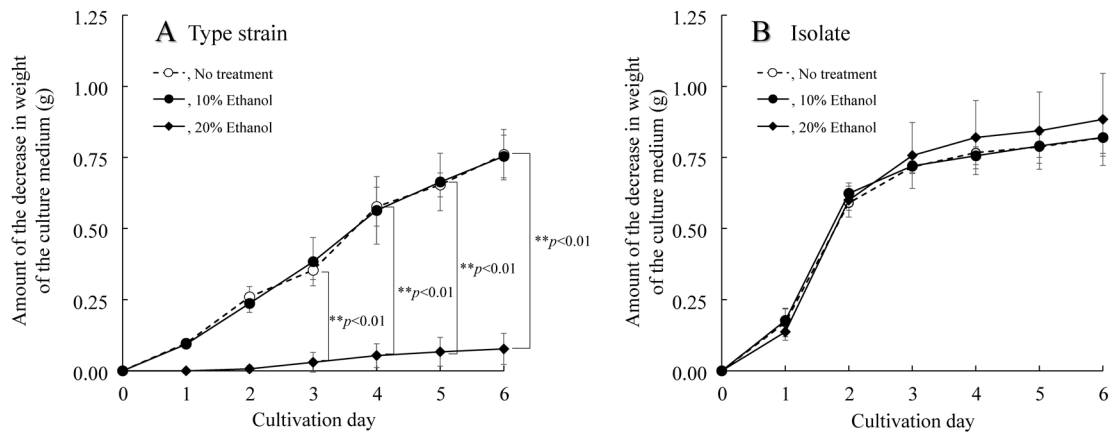


Fig. 6 Effect of alcohol stress by 10% and 20% ethanol on yeasts metabolism
Same as Fig. 3 except for the stress treatment for the yeast.

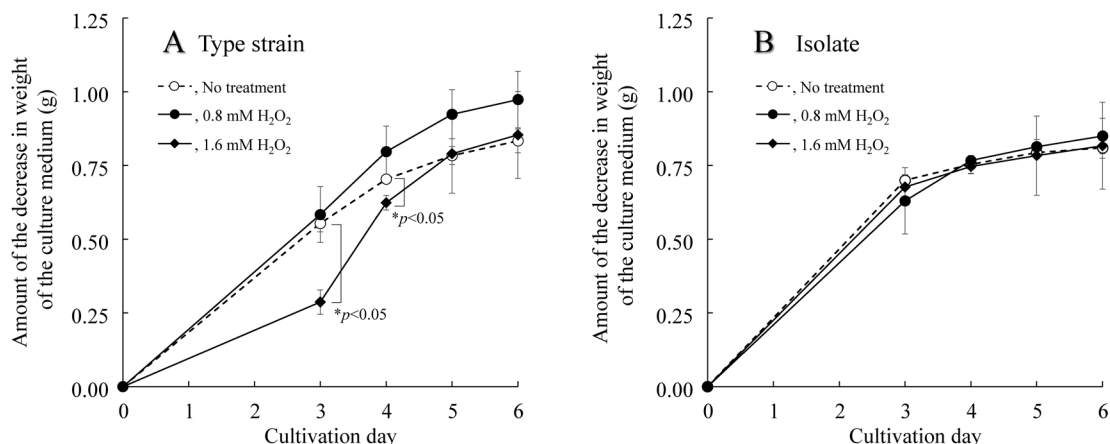


Fig. 7 Effect of oxidative stress by 0.8 mM and 1.6 mM H₂O₂ on yeasts metabolism
Same as Fig. 3 except for the stress treating conditions for the yeast.

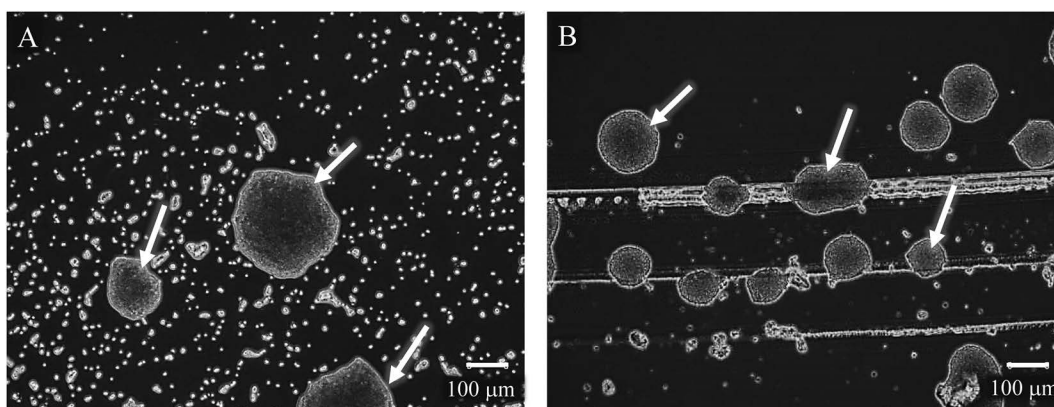


Fig. 8 Colony formation of the isolate on the agar plate for releasing glucose repression

The isolate was inoculated on the culture plate which was prepared to release glucose repression. Colonies were appeared on the cultivation plate in 19th cultivation day at 27°C after inoculation.

Arrows indicate colonies of the isolate that appeared by releasing glucose repression.

お、この培養液を新しいグルコース制御解除用寒天培地に画線して培養ところ、14日後にコロニーの出現が確認された (Fig. 8B).

5. 考 察

本研究の供試酵母の分離株は、伊豆赤沢DOWから分離した3株の出芽酵母の分離株の中の1株 (SCAK-1株, *S. cerevisiae*) であり、高いH₂O₂耐性と長寿形質という特徴を持つことがわかっていた (野村ら, 2022). DOW中からの出芽酵母の分離については、上述の報告を除けば瀬ら (2013) の報告があるだけで、他にはみられない。海洋環境からの出芽

酵母の分離報告自体がほとんどみられないことから、海洋環境中に棲息する出芽酵母の数は極端に少ないと推察している小玉 (1999) の報告もある。このように海洋環境では数少ない出芽酵母であるが、出芽酵母は乳酸菌と並んで代表的な人間の生活を豊かにしてくれる有用微生物である。本研究の分離株は、DOWという低温、高圧条件下の特殊な環境由来であることに加えて、陸上由来の出芽酵母の基準株に比べて特異な形質を有しており、その特徴を生かして様々な産業分野に利活用できる可能性があるが、その利活用にあたっては様々なストレスに対する応答性を把握することは重要であった。

本研究の結果明らかになった分離株の形態的特徴

は、出芽酵母の典型的な楕円体形状ではなく (Fig. 1A), 分離株はより球形に近い形状であった。顕微鏡の撮影画像から計測した分離株の長径および短径は、Table 1 に示したように基準株のそれらに比べて著しく小さく ($p < 0.01$), また扁平率は“0”に近い値を示したことから、菌体としては真球形に近い形状であると思われた。一般に高圧条件下、重量当たりの耐圧能力を増大させる形状は、真球に近いことが理想的である (金井ら, 1972)。分離株の棲息深度であった深度800 m の海洋環境は、およそ82,000 hPa という高圧条件下にあることから、環境に馴化するために長径が短縮されて耐圧性に優れる真球に近づいた結果、菌体サイズ全体が微小化したものと推察される。

次に分離株が生産する酵素の特徴を検討したところ、基準株に認められたアルカリフォスファターゼ、シスチンアリルアミダーゼおよび α -グルコシダーゼの3種の酵素の生産が、分離株には確認されなかった (Table 2)。これも分離株が棲息環境に馴化した結果と思われる。深海から分離された微生物には高圧、低温条件下でも活性を有する酵素の生産等 (加藤, 2009) が知られているが、基準株が生産する上述の3種の酵素を分離株が生産しない理由については、厳しい棲息環境の中で可能な限り代謝レベルを制御した結果ではないかと思われるが、その原因解明には分子生物学的な検討を含めた詳細な検討が必要であり、今後の課題として残された。

本研究の主目的である産業利用を展望した様々なストレスに対する分離株の応答性の特徴について、出芽酵母にとって重要な代謝経路であるグルコースの解糖系に着目して検討した。ストレス未負荷の供試酵母は、培養日数の増加に伴って培養液が濁り、培養終了時点では酵母の沈殿がみられ、Fig. 2 に示す代謝能の変動も増殖タイムコース様の軌跡を描いた。分離株の特徴としては、その代謝能が基準株に比べて高い ($p < 0.05$, $p < 0.01$) ことであった。これは上述の分離株における3種の生産酵素の欠損の知見と矛盾するように思われるが、出芽酵母の重要な代謝経路であるグルコースの解糖系は、DOW という厳しい棲息環境下でも可能な限り維持されているの

ではないかと推察される。

温度ストレス負荷に対する分離株の応答性の特徴として、基準株の代謝能には影響しなかった低温ストレスの負荷により、分離株の代謝能は一時的に低下すること (Fig. 3A, B), また基準株では一時的に低下した ($p < 0.01$, $p < 0.05$) 高温ストレスの負荷には、分離株の代謝能は殆ど影響されないことであった (Fig. 4A, B)。分離株が棲息していたDOW (取水深度800 m) の環境温度は、著者らの調査では本研究の冷温ストレスの負荷温度の4°Cよりもやや高い5-6°Cであった。この棲息環境下では、上述のグルコースの解糖系も抑えられているのかもしれない。

供試酵母に対する浸透圧ストレスの負荷は、基準株および分離株のいずれの代謝能にも影響を与えなかった (Fig. 5A, B) ことから分離株としての特徴は見出せなかった。しかしこのことは、製パンや醸造等、現在用いられている出芽酵母同様、幅広い利活用の可能性を示唆している。

出芽酵母の代表的な利用分野であるアルコール発酵の分野では、自らが生産したアルコールのストレスに曝される。本研究では醸造酒のアルコール濃度を考慮して10% (v/v) と、バイオエタノール等のより高濃度のアルコール生産能が期待される工業的なアルコール生産を考慮して20% (v/v) のアルコール濃度でストレスを負荷したところ、分離株の特徴として、基準株の代謝能が顕著に低下した ($p < 0.01$) 20% (v/v) エタノールのアルコールの負荷でも分離株の代謝能は影響されないことがわかった (Fig. 6A, B)。この分離株の特徴から、より高濃度のアルコール生産への利活用の可能性が推察される。今後はこの分離株の特徴を生かした高濃度アルコール生産技術の開発が期待される。

酸化ストレスに対する分離株の応答性の特徴として、1.6 mM H_2O_2 の負荷によって基準株では一時的に代謝能が低下したが ($p < 0.05$), 分離株の代謝能は影響されなかった (Fig. 7A, B)。なお、本研究においてみられた出芽酵母に対する温度や酸化ストレスの負荷に伴う代謝能の一時的な不具合と回復については、小胞体 (ER) ストレスとERストレス応答機構が関係している可能性があり、分離株のストレ

ス負荷に対する応答性の特徴も併せて、その詳細説明については今後の検討課題として捉えている。

最後に、分離株にはマルトース資化性の喪失という利活用上の問題点があった。ビール醸造やショ糖を添加しないフランスパン等の製造に出芽酵母を用いる際には、マルトース資化性は必須である。基準株はTable 2に示すように、マルトースをグルコースに分解する α -グルコシダーゼ(マルターゼ)の生産が確認されており、マルトース資化性があるとみなされる。草花から分離したいわゆる天然酵母には、本研究の分離株のようにマルトース資化性を喪失した株の分離報告がある(間瀬ら, 2014)。マルトース資化性の喪失の原因として、出芽酵母にとって効率的に代謝が可能なグルコースが豊富に存在する環境では、他の炭素源を資化する必要がないためにグルコース以外の糖の資化に関与する酵素の遺伝子が転写レベルで制御するグルコース制御が知られている。(植村, 1994)。しかし分離株にみられたグルコース制御の原因が、DOW中にグルコースが豊富に存在したためとは考え難いので、深海という特殊な環境下で棲息するにあたって可能な限り必要最小限の生命維持活動に制約した結果ではないかと考えているが、出芽酵母の棲息環境と表現型に関する詳細な検討は、今後の課題として残された。なお分離株のマルトース資化性は、上述のグルコース制御の解除によって復元されたので(Fig. 8A, B)、今後グルコース制御解除株を用いたビール醸造の検討を予定している。

本研究の結果、DOW由来分離株は、その代謝能において産業利用時に曝される様々なストレスに対して影響を受け難いという特徴を備えていた。さらに分離株が喪失していたマルトース資化性もグルコース制御の解除処理によって復元された。今後はこの分離株が、出芽酵母を利活用するあらゆる産業分野において幅広く役立つことが期待される。

参考文献

- Chujo M., S. Yoshida, A. Ota, K. Murata and S. Kawasaki (2015) Acquisition of the ability to assimilate mannitol by *Saccharomyces cerevisiae* through dysfunction of the general corepressor Tup1-Cyc8. *Applied and Environmental Microbiology*, 81, 9-16.
- 藤本章人 (2017) パンと微生物. *モダンメディア*, 63, 186-192.
- 金井一彦, 森鼻英征, 山崎敏樹, 寺田邦夫 (1972) 球殻の耐圧強度に関する実験研究. *日本造船学会論文集*, 132, 269-279.
- 加藤千明 (2009) 深海微生物の作る酵素の特徴. *生化学*, 81, 1094-1100.
- 小玉健太郎 (1999) 海洋酵母 *Saccharomyces cerevisiae* の分離と利用. *日本醸造協会誌*, 94, 879-883.
- 間瀬雅子, 瀬見井純, 齋藤 恵, 幅 靖志, 安田 (吉野) 庄子, 小野奈津子 (2015) パン用花酵母の育種. *あいち産業科学技術総合センター研究報告*, 3, 82-83.
- 野村道康, 柴田雄次, 山本 樹, 山田勝久, 今田千秋 (2022) 伊豆赤沢海洋深層水からの *Saccharomyces cerevisiae* の分離と諸性状. *海洋深層水研究*, 22, 71-77.
- 大嶋泰治 (2011) 酵母, この上なく優れたモデル生物. *生物工学会誌*, 89, 491-497.
- 瀬 智之, 加藤肇一, 中川秀幸 (2013) 富山湾海洋深層水から単離した酵母の発酵特性. *海洋深層水研究*, 14, 1-9.
- 島 純 (2004) 環境ストレス耐性: 酵母の発酵生産における重要特性. *日本食品微生物学会雑誌*, 22, 81-88.
- 高宮いづみ (2016) 古代エジプトのワインとビール(総論). *西アジア考古学*, 17, 13-23.
- 田中正三, 埴雅壽, 茂野悠一 (1941) 酵母の生化学的研究(第二報). *日本化学会誌*, 62, 1081-1088.
- 植村 浩 (1994) 酵母 (*S. cerevisiae*) の解糖系の制御機構に関する最近の話題—解糖系遺伝子全体を統一的に発現制御する Gcr1p, Gcr2p 因子を中心にして. *日本醸造協会誌*, 89, 855-861.
- 山田勝久, 今田千秋, 佐藤充克, 小林武志, 濱田 (佐藤) 奈保子 (2008) 海洋由来糸状菌の培養上清液添加によるワイン色調変化の防止効果. *日本ブドウ・ワイン学会誌*, 19, 2-9.
- (2023年5月24日受付; 2023年6月27日受理)