

## バラの香りの生合成・発散

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	渡辺, 修治
発行元	養賢堂
巻/号	83巻3号
掲載ページ	p. 346-352
発行年月	2008年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## バラの香りの生合成・発散

渡辺 修治\*

[キーワード] : バラ, 香り, 生合成, 発散, 遺伝子

## 1. はじめに

バラの系統によって生成・発散する香気成分の種類・組成, バラ精油に含まれる香気成分は多様であり, たとえば, ささまざまな産地のローズオイルから500~600種類の香気成分が同定されている. 本稿では, 筆者らによるバラの香気成分の研究例を含め, 花の香りの生合成研究例, 植物の香りの改変の試みの現状, 今後の展望を以下に紹介する.

## 2. バラの香り

バラの香気成分としては図1に示すようなシトロ

ネロール, グラニオールをはじめとするモノテルペンアルコール, ネロールオキシド, ローズオキシドなどのオキシド類, メチルオイゲノール, 2-フェニルエタノールなどの芳香族化合物, ダマセノンなどのC<sub>13</sub>-ノルイソプレノイド類, さらにはローズフランなどのフラン類, ミントスルフィドをはじめとする含硫化合物などが知られている. これらのうち, ダマセノンのようにバラからは発散されないが, 精油製造過程で生成する成分も知られている.

## 3. 花の香りの生合成

## (1) 生合成経路

花の香気成分は植物揮発成分生合成研究の最初

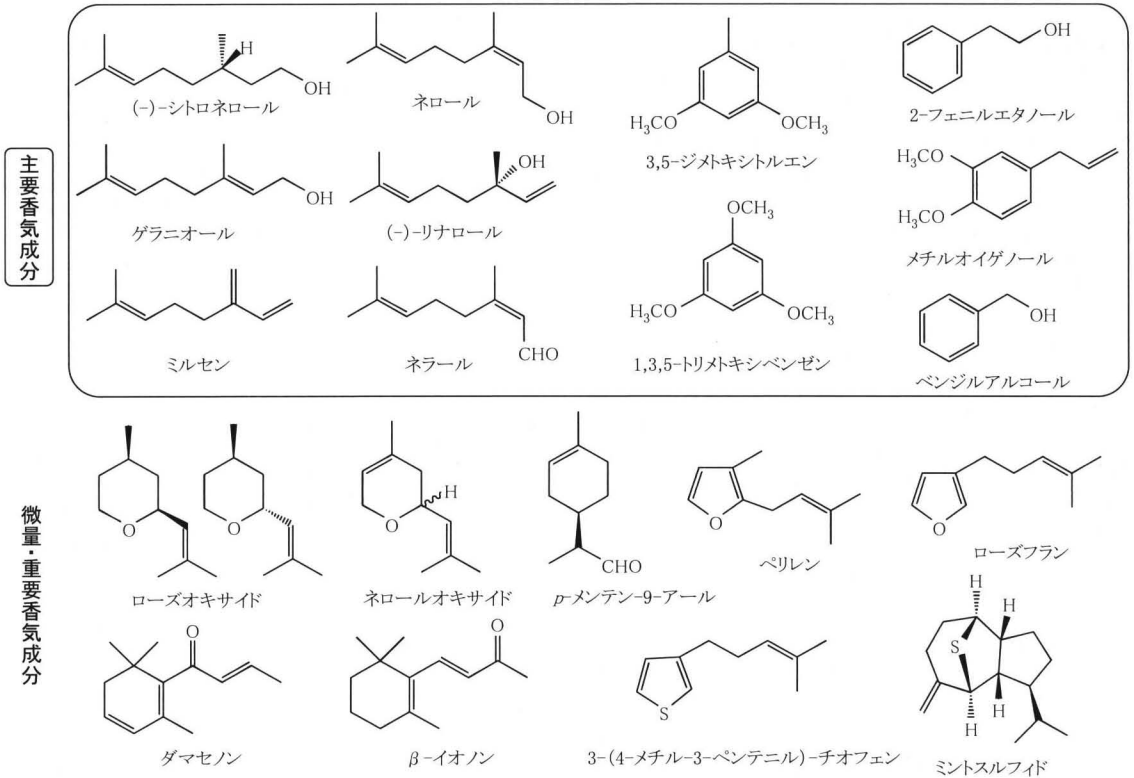


図1 バラの香気成分

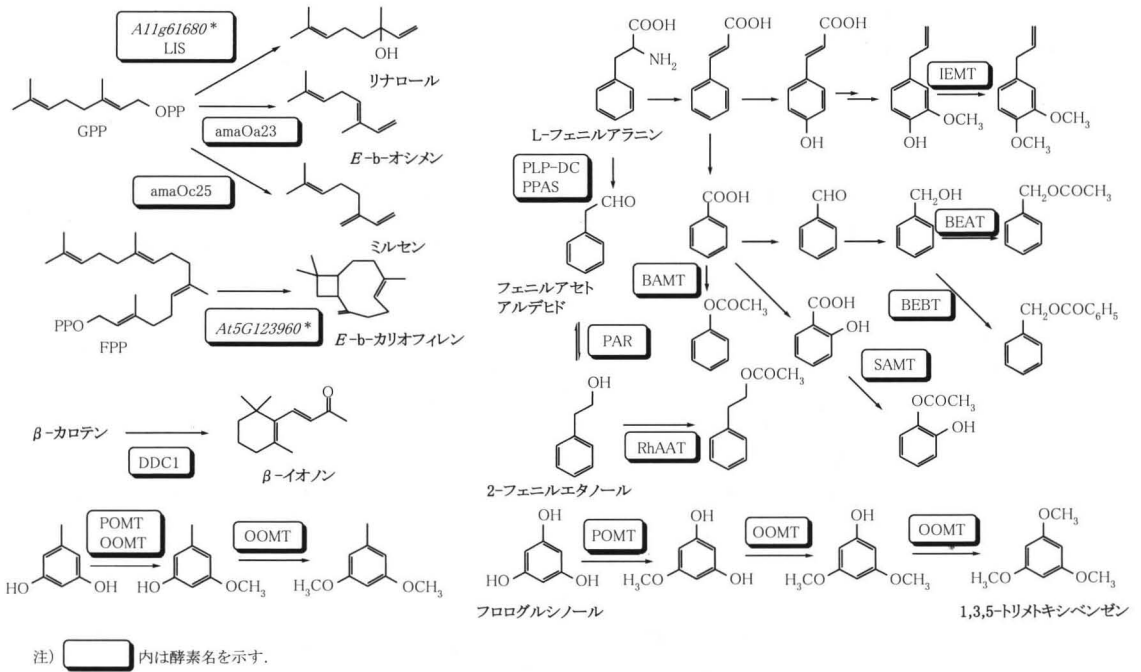


図2 花の香気成分生合成経路と遺伝子

の標的であった。膨大な香気成分の種類に比べて多くはないが、近年、遺伝子レベルでの研究の進展に伴い、表1、図2に示すように少しずつデータが蓄積されている。

これらを大まかに分類すると、骨格形成反応に関与する酵素である、リナロール(Picherskyら1995, Dudarevaら1996, Picherskyら1994, Csekeら1998)、オシメン、ミルセン(Dudarevaら2003)、および種々のテルペン生合成酵素TPS(Gutermanら2002, Chenら2003)、非メバロン酸経路(MEP経路)の鍵酵素である1-デオキシ-D-キシルロース-5-リン酸合成酵素(Dudarevaら2005)、転移酵素としてはアルコールアシルトランスフェラーゼ(Gutermanら2002, D'Auriaら2002, Dudarevaら1998, 1998, 2000)フェノールメチルトランスフェラーゼ(Wangら1997, 1998, Wuら2003, 2004, Lavidら2002, Scallietら2002)、カルボン酸メチルトランスフェラーゼ(Rossら1999, Pottら2003, Effmertら2005, Murfitら2000, Dudarevaら2000, Nergeら2003)が、官能基形成反応に関与する酵素としてはL-フェニルアラニンデカルボキシラーゼ(Sakaiら2005, 渡辺2006, 渡辺ら

2006, Sakaiら2007)、フェニルアセトアルデヒド合成酵素(Kaminagaら2006)が、さらに、C<sub>13</sub>ノルイソプレノイド類の生成に関与するカロテノイド分解酵素(Simkinら2004)などが遺伝子レベルで明らかになっている。

## (2) バラの香りの生合成

表1、図2に示されているように、オルシノールO-メチルトランスフェラーゼ(Lavidら2002, Scallietら2002)、フロログルシノールO-メチルトランスフェラーゼ(Wuら2004)、フェニルアラニンデカルボキシラーゼ(Sakaiら2005, 渡辺2006, 渡辺ら2006, Sakaiら2007)、ゲラニオールアセチルトランスフェラーゼ(Gutermanら2002)、テルペン生合成酵素(Gutermanら2002, Chenら2003)が、バラの花から明らかにされている。後述するように、ゲラニオールアセチルトランスフェラーゼは2-フェニルエタノールのような芳香族アルコールに対してもアセチル基を転移することがわかった(Shalitら2003)。図2、表1にもあるように、カロテノイド分解酵素(Simkinら2004)がβ-イオンをカロテノイドから切り出すことは、ペチュニアをはじめとした数種の植物でも知られて

表1 遺伝子が花から単離された香気成分生合成酵素

酵素(和名)	酵素(英名)	略号	起源(花の種類)	文献
リナロール生合成酵素	Linalool synthase	LIS	Clarkia breweriの柱頭, C. concinna	Picherskyら 1994, 1995, Dudarevaら 1996, Csckeら 1998
オシメン生合成酵素	<i>E</i> - $\beta$ -Ocymene synthase	amaOa23	<i>Antirrhinum majus</i> 花卉	Dudarevaら 2003
ミルセン生合成酵素	Myrcene synthase	amaOc15	<i>Antirrhinum majus</i> 花卉	Dudarevaら 2003
テルペン生合成酵素	terpene synthase: monoterpene and sesqui terpene synthase	TPS	<i>Rosa hybrida</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> 花	Gutermanら 2002, Chenら 2003
1-デオキシ-D-キシロ ローズ-5-リン酸合成酵素	1-deoxy-D-xylulose-5- phosphate synthase	DXPS	<i>Antirrhinum majus</i> 花卉	Dudarevaら 2005
ベンジルアルコールベン ゾイルトランスフェラーゼ	Benzoyl-CoA:benzyl alcohol benzoyl transferase	BEBT	<i>Clarkia breweri</i> 柱頭	D'Auriaら 2002
ベンジルアルコールアセ チルトランスフェラーゼ	Acetyl-CoA:benzylalcohol acetyltransferase	BEAT	<i>Clarkia breweri</i>	Dudarevaら 1998,1998
ゲラニオールアセチルト ランスフェラーゼ	Geraniol acetyl transferase	FC1018	<i>Rosa hybrida</i> 花卉	Gutermanら 2002
ローズアルコールアセチ ルトランスフェラーゼ	Rose alcohol acetyl transferase	RhAAT	<i>Rosa hybrida</i>	Shalitら 2003, Verdondら 2003, Boatrightら 2004
サリチル酸メチルトランス フェラーゼ	<i>S</i> -Adenosyl-L- methionine:salicylic acid carboxyl methyltransferase	SAMT	<i>Clarkia breweri</i> 花卉, <i>Stephanotis floribunda</i> 花卉	Dudarevaら 2000, Rossら 1999, Pottら 2003, Effmertら 2005
安息香酸メチルトランス フェラーゼ	<i>S</i> -Adenosyl-L-methionine: benzoic acid carboxyl methyltransferase	BAMT	<i>Antirrhinum majus</i> 花卉, <i>Petunia</i> cv Mitcell	Dudarevaら 2000, Murfitt ら 2000, Dudarevaら 2000, nergeら 2003
オイゲノール <i>O</i> -メチルト ランスフェラーゼ	<i>S</i> -Adenosyl-L-methionine: (iso)eugenol <i>O</i> - methyltransferase	IEMT	<i>Clarkia breweri</i> , <i>Rosa</i> <i>chinensis</i> var. <i>spontanea</i>	Wangら 1997,1998,1999, Wuら 2003
オルシノール <i>O</i> -メチルト ランスフェラーゼ	Orcinol <i>O</i> - methyltransferase	OOMT	<i>Rosa hybrida</i> L.	Lavidら 2002, Scallietら 2002
フロログルシノール <i>O</i> -メ チルトランスフェラーゼ	Phloroglucinol <i>O</i> - methyltransferase	POMT	<i>Rosa chinensis</i> var. <i>spontanea</i> 花卉	Wuら 2004
フェニルアラニンデカルボ キシラーゼ	L-phenylalanin decarboxylase: plant phenylacetaldehyde synthase	PDC, PAAS	<i>Rosa</i> 'Hoh Jun', <i>Petunia</i> 花卉	坂井ら2005, 渡辺2006, 渡辺ら2006, 坂井ら2007, Kaminagaら 2006
カロテノイド分解ジオキシ ゲナーゼ	carotenoid cleavage dioxigenase 1	CCD1	<i>Petunia hybrida</i> 花卉	Simkinら 2004

いる。色素の生合成、分解過程と香気成分の生合成・蓄積との関係はカロテノイド以外にもあることが示唆されている。シキミ酸経路で生成するL-フェニルアラニンやコリスミン酸を前駆体とする芳香族香気成分の生合成・発散は、*ODORANT1* (Verdonkら 2005) によって制御されている。色素と香気成分の生合成とは花の異なる発達段階で制御を受けているため、*ODORANT1* 遺伝子の変異による花色に対する影響は観察されていないものの、*ODORANT1* がフェニルプロパノイド系の色素生合成の上流に位置する酵素のプロモーター活性化作用を示すなど、色素と香気成分の生合成制御の密接

な関連が示唆される。以下に、筆者らによる香気生合成酵素・遺伝子探索研究の一端を紹介する。

#### 1) *S*-アデノシル-L-メチオニン、フロログルシノール*O*-メチルトランスフェラーゼ, POMT

中国バラ *Rosa chinensis* var. *spontanea* は中国バラの起源といわれる赤紫色一重の花弁を持つ。蓬田らの香気成分分析データ (蓬田 1992) をもとに、1, 3, 5-トリメトキシベンゼンが *R. chinensis* から発散される特徴的な香気成分であること、この化合物や 3, 5-ジメトキシトルエンがヒトに対する鎮静効果もつ (Shojiら 2000) ことも報告されていること

から、これらの生合成酵素遺伝子をクローニングすることにした。花卉抽出物中に、フロログシノールの一つの水酸基にメチル基を転移する酵素 *POMT* を見出し、SDS-PAGE 上 3 バンド L, M, S を得た。L, M, S それぞれのバンドを MALDI-TOF-MS-MS 分析し、L, M, S に共通のアミノ酸配列を得た。次に、この配列を基に *POMT* cDNA の全長を決定し、大腸菌組換え体、および植物のいずれの *POMT* もフロログシノールに高い基質特異性を示し、他の *O*-メチルトランスフェラーゼに比べその基質特異性が狭いという特徴を有している (Wu ら 2004)。また、*POMT* 遺伝子は花器官でのみ、かつ香りが発散する時期に高発現することも見出した (図 3)。

## 2) L-フェニルアラニンデカルボキシラーゼおよびフェニルアセトアルデヒド還元酵素

ダマスク系バラの香りに甘さをもたらす香気成分の 1 つである 2-フェニルエタノールの生合成に関わる酵素を最近明らかにした。2-フェニルエタノールは L-フェニルアラニンから、ピリドキサルリン酸 PLP-依存性デカルボキシラーゼ、その生成物であるフェニルアセトアルデヒドの還元酵素によって生成する (Sakai ら 2005, 渡辺 2006, 渡辺 ら 2006, Sakai ら 2007) (図 4)。

ピリドキサルリン酸 (PLP) 依存性芳香族アミノ酸デカルボキシラーゼの L-リジンのアミノ基によってシッフ塩基として保持されていた PLP の

フォルミル基 (HC=O) と、酵素に認識された L-フェニルアラニンのアミノ基とが改めてシッフ塩基を形成し、脱炭酸された後、同じ酵素で酸素酸化を受ける。次にアンモニアを遊離しながら加水分解を受けてフェニルアセトアルデヒドを与え、最後に NAD(P)H を補酵素とするフェニルアセトアルデヒド還元酵素により 2-フェニルエタノールへと至る経路である。

後者の酵素は逆反応であるアルコールデヒドロゲナーゼとは異なることは明らかになったが、その遺伝子はまだ解明されていない。一方、シッフ塩基からは酸素酸化を受けた後、最終的に過酸化水素を生成しながら PLP が再生する。この経路は動物において、チロシン脱炭酸酵素のマイナーなバイパスとして報告があるものの、植物においてはアミノ酸の新しい代謝経路である。同様な酵素は最近トマトからクローニングされ、その諸性質が詳しく報告されている (Kaminaga ら 2006)。

## 4. 花の香りの改変

モノテルペン系精油の生合成遺伝子の発現を制御しようとする研究は、これらの成分を多量に含む葉、果実で試されることが多い。モノテルペン合成酵素 (El Tamer ら 2003)、モノテルペン還元酵素 (Mahmoud ら 2003)、デオキシキシルロースリン酸レダクトイソメラーゼ、メントフラン合成酵素 (Mahmoud ら 2001) などの遺伝子を高発現、あるいは、その発現を抑制したとき、モノテルペン類の

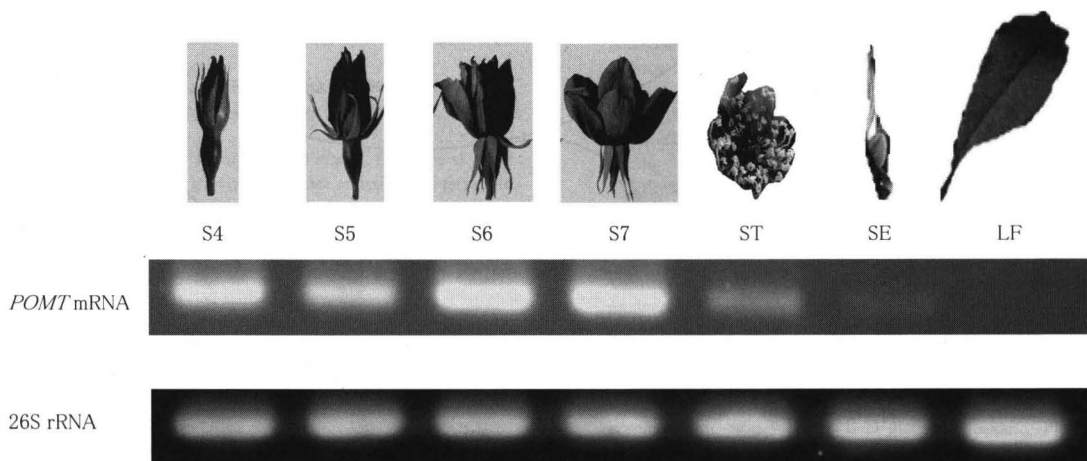


図 3 *POMT* mRNA の *Rosa chinensis* var. *spontanea* の各開花段階、組織ごとの発現 (Wu ら 2004)

蓄積量やその組成に大きな変化が認められた。また、トマト由来のアルコール脱水粗酵素の発現制御にも成功している (Speirs ら 1998, Prestage ら 1999)。

花での例としては、最近、バラアルコールアセチルトランスフェラーゼ (RhATTs) 遺伝子 *RhATTs* をペチュニアで発現させたところ、ベンジルアセテートの発散量が増加しただけでなく、2-フェニルエチルアセテートが新たに発散することができた (Guterman ら 2006)。ペチュニアでは W115 系統のアカバナサンジソウ LIS 遺伝子の組換え体を作出した (Lücker ら 2001)。LIS 遺伝子は植物体全体で発現していたのにも関わらず、リナロールはどこにも検出されなかった。その原因として、生成したリナロールがグルコシルトランスフェラーゼによってすべてその配糖体へと変換されたこと、香り

成分生合成遺伝子が通常発現している花卉表層で LIS 遺伝子が発現されなかったことが考えられた。カーネーションでも LIS 遺伝子の組換え体が生産された (Lavy ら 2002)。リナロール、リナロールオキサイド類が生成・発散したが、その量はヒトには検知できないほど微量であった。イチゴのリナロール/ネロリドール生合成遺伝子 (*FeNAS1*) 遺伝子をシロイヌナズナで発現させた例 (Aharoni ら 2003) もみられる。組換え体での *FeNAS1* 遺伝子の発現が確認され、野生型ではごく少量しか発散していないリナロールとネロリドールの発散が確認された。組換え体について、ロゼット状の植物体からは香気の発散はみられなかったが、花を持った植物体からは香気が発散していた。ただし、リナロールを含むいくつかのモノテルペンは植物細胞には有害なため、

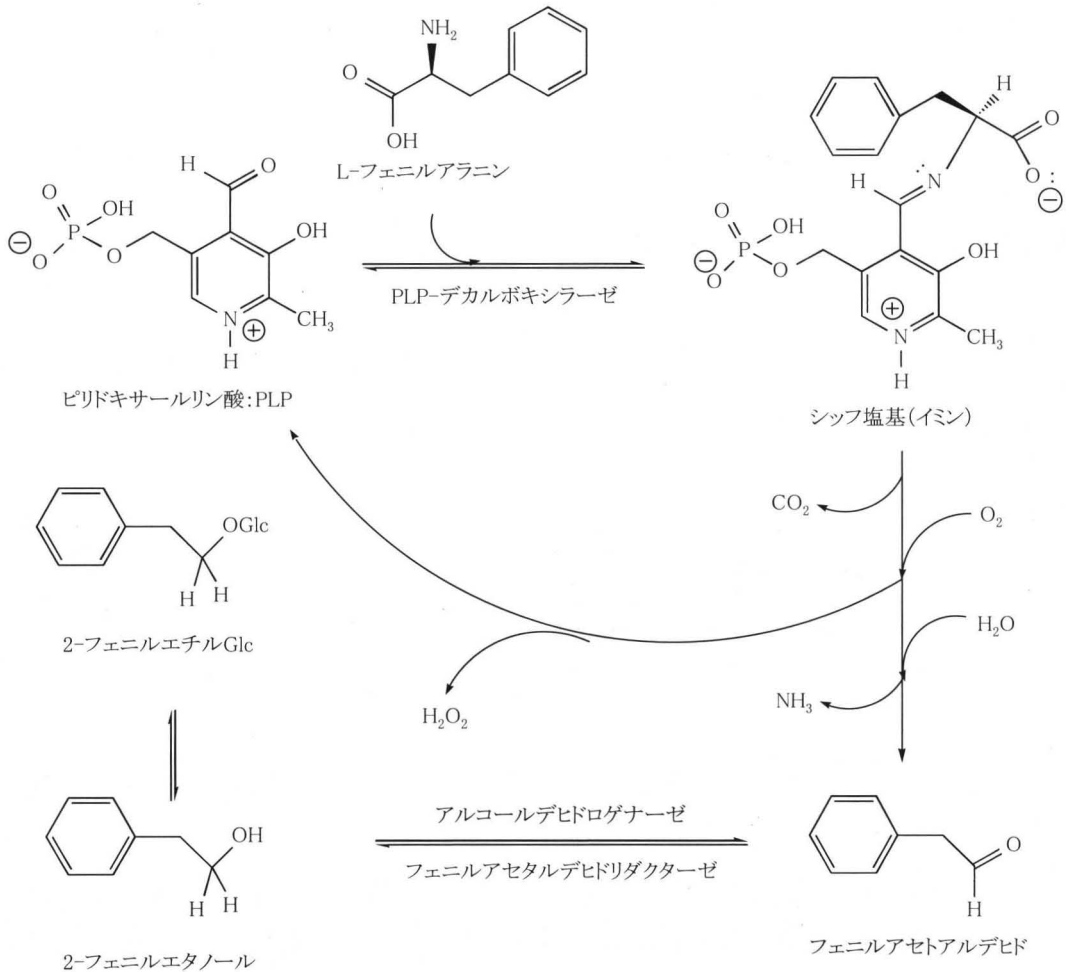


図4 バラ花卉における2-フェニルエタノールの生合成経路

組換え体の成長は野生型に比べて遅かった。また、全植物体にこれらの香気成分が配糖体として多量に蓄積された。レモンのモノテルペン環化酵素をタバコの花で発現させ、 $\alpha$ -、 $\beta$ -ピネン、リモネンなどの環状モノテルペンの生成・発散を確認した例も知られている (Lückerら 2004)。

## 5. おわりに

バラは数百種類もの香気成分を発散し、また、その香りは複雑であり、バラの姿、形と香りのバランスも大切である。花をはじめとした香気成分生合成研究によって得られる知見は基本的な二次代謝制御機構の理解につながる (Picherskyら 2006) ばかりでなく、効率的な精油、生理活性物質の生産や立体選択的な生合成にも資する知見を与えるであろう。また、花の香りを改変することによる、精油産業、花き園芸にもたらすインパクトはきわめて大きいと期待される (Dudarevaら 2005)。

## 謝 辞

本稿は「平成 18 年度花き研究シンポジウム『花きの形質はどこまで変えられるか』」資料中、筆者による講演概要「バラの香りの生合成」(8~14 ページ, 2006 年 10 月, 独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構花き研究所刊)を一部改訂したものです。また、引用文献の一部は、花き研究所大久保直美博士よりご紹介いただいたものです。

## 引用文献

- Aharoni, A., A. P. Giri, S. Deuerlein, F. Giepink, W. J. de Kogel, F. W. A. Verstappen, H. A. Verhoeven, M. A. Jongsma, W. Schwab and H. J. Bouwmeester 2003. Terpenoid metabolism in wild-type and transgenic Arabidopsis plants. *Plant Cell* 15:2866-2884.
- Cseke, L., N. Dudareva and E. Pichersky 1998. Structure and evolution of the linalool synthase. *Mol. Biol. Evol.* 15:1491-1498.
- Chen, F., D. Tholl, J. C. D'Auria, A. Farood, E. Pichersky and J. Gershenzon 2003. Biosynthesis and emission of terpenoid volatiles from Arabidopsis flowers. *Plant Cell* 15:481-494.
- D'Auria, J. C., F. Chen and E. Pichersky 2002. Characterization of an acyltransferase capable of synthesizing benzylbenzoate and other volatile esters in flowers and damaged leaves of *Clarkia breweri*. *Plant Physiol.* 130:466-476.
- Dudareva, N., S. Anderson, I. Orlova, N. Gatto, M. Reichelt, D. Rhodes, W. Boland and J. Gershenzon 2005. The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102:933-938.
- Dudareva, N., L. Cseke, V. M. Blanc and E. Pichersky 1996. Evolution of floral scent in *Clarkia*: Novel patterns of S-linalool synthase gene expression in the *C. breweri* flower. *Plant Cell* 8:1137-1148.
- Dudareva, N., J. C. D'Auria, K. H. Nam, R. A. Raguso and E. Pichersky 1998. Acetyl CoA: benzylalcohol acetyltransferase: an enzyme involved in floral scent production in *Clarkia breweri*. *Plant J.* 14:297-304.
- Dudareva, N., D. Martin, C. M. Kish, N. Kolosova, N. Gorenstein, J. Faldt, B. Miller and J. Bohlmann 2003. (*E*)- $\beta$ -Ocimene and myrcene genes of floral scent biosynthesis in snapdragon: Function and expression of three terpene synthase genes of a new terpene synthase subfamily. *Plant Cell* 15:1227-1241.
- Dudareva, N., L. M. Murfitt, C. J. Mann, N. Gorenstein, N. Kolosova, C. M. Kish, C. Bonham and K. Wood 2000. Developmental regulation of methyl benzoate biosynthesis and emission in snapdragon flowers. *Plant Cell* 12:949-961.
- Dudareva, N. and F. Negre 2005. Practical applications of research into the regulation of plant volatile emission. *Current Opinion Plant Biol.* 8:113-118.
- Dudareva, N., and E. Pichersky 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiol.* 122:627-633.
- Dudareva, N., R. A. Raguso, J. Wang, J. R. Ross and E. Pichersky 1998. Floral scent production in *Clarkia breweri*: III. Enzymatic synthesis and emission of benzenoid esters. *Plant Physiol.* 116:599-604.
- Effmert, U., S. Saschenbrecker, J. Ross, F. Negre, C. M. Fraser, J. P. Noel, N. Dudareva and B. Piechulla 2005. Floral benzenoid carboxyl methyltransferases: from in vitro to in planta function. *Phytochemistry* 66:1211-1230.
- El Tamer, M. K. 2003. The influence of monoterpene synthase transformation on the odour of tobacco. *J. Biotechnol.* 106:15-21.
- Guterman, I., T. Masci, X. Chen, F. Nerge, E. Pichersky, N. Dudareva, D. Weiss and A. Vainstein 2006. Generation of phenylpropanoid pathway-derived volatiles in transgenic plants: rose alcohol acetyltransferase produces phenylethyl acetate and benzyl acetate in petunia flowers. *Plant Molecular Biology* 60:555-563.
- Guterman, I., M. Shalit, N. Menda, D. Piestun, M. Dafny-Yelin, G. Shalev, E. Bar, O. Davydov, M. Ovadis, M. Emanuel, J. Wang, Z. Adam, E. Pichersky, E. Lewinsohn, D. Zamir, A. Vainstein and D. Weiss 2002. Rose scent: Genomics approach to discovering novel floral fragrance-related genes. *Plant Cell* 14:1-14.
- Kaminaga, Y., J. Schnepf, G. Peel, M. Christine, M. Kish, G. Ben-Nissan, D. Weiss, I. Orlova, O. Lavie, D. Rhodes, K. Wood, D. M. Porterfield, A. J. L. Cooper, J. V. Schloss, E. Pichersky, A. Vainstein and N. Dudareva 2006. Plant phenylacetaldehyde synthase is a bifunctional homotetrameric enzyme that catalyzes phenylalanine decarboxylation and oxidation. *J. Biol. Chem.* 281:23357-23366.
- Lavid, N., J. Wang, M. Shalit, I. Guterman, E. Bar, T. Beuerle, N. Menda, S. Shafir, D. Zamir, Z. Adam, A. Vainstein, D. Weiss, E. Pichersky and E. Lewinsohn 2002. O-Methyltransferases involved in the biosynthesis of volatile phenolic derivatives in rose petals. *Plant Physiol.* 129:1899-1907.
- Lavy, M., A. Zuker, E. Lewinsohn, O. Larkov, U. Ravid, A. Vainstein and D. Weiss 2002. Linalool and linalool oxide production in transgenic carnation flowers expressing the *Clarkia breweri* linalool synthase gene. *Mol. Breeding* 9:103-111.
- Lücker, J., H. J. Bouwmeester, W. Schwab, J. Blaas, L. H. van der Plas and H. A. Verhoeven 2001. Expression of *Clarkia* S-linalool synthase in transgenic petunia plants results in the accumulation of S-linalyl- $\beta$ -D-glucopyranoside. *Plant J.* 27:315-324.
- Lücker, J., W. Schwab, B. van Hautum, J. Blaas, L. H. W. van der Plas, H. J. Bouwmeester, and H. A. Verhoeven 2004. Increased and altered fragrance of tobacco plants after metabolic



- engineering using three monoterpene synthases from lemon. *Plant Physiol.* 134:510-519.
- Mahmoud, S. S. and R. B. Croteau 2001. Metabolic engineering of essential oil yield and composition in mint by altering expression of deoxyxylulose phosphate reductoisomerase and menthofuran synthase. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98:8915-8920.
- Mahmoud, S. S. and Croteau, R. B. (2003) Menthofuran regulates essential oil biosynthesis in peppermint by controlling a downstream monoterpene reductase. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100:14481-14486.
- Murfitt, L. M., N. Kolosova, C. J. Mann and N. Dudareva 2000. Purification and characterization of S-adenosyl-L-methionine: benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methyl benzoate in flowers of *Antirrhinum majus*. *Arch. Biochem. Biophys.* 382:145-151.
- Negre, F., C. M. Kish, J. Boatright, B. Underwood, K. Shibuya, C. Wagner, D. G. Clark and N. Dudareva 2003. Regulation of methylbenzoate emission after pollination in snapdragon and petunia flowers. *Plant Cell* 15:2992-3006.
- Pichersky E., E. Lewinsohn and R. B. Croteau 1995. Purification and characterization of S-linalool synthase, an enzyme involved in the production of floral scent in *Clarkia breweri*. *Arch. Biochem. Biophys.* 316:803-807.
- Pichersky, E., J. P. Noel and N. Dudareva 2006. Biosynthesis of plant volatiles: Nature's diversity and Ingenuity. *Science* 311:808-811.
- Pichesky, E., R. A. Raguso, E. Lewinsohn and R. B. Croteau 1994. Floral scent production in *Clarkia* (Onagraceae). I. Localization and developmental modulation of monoterpene emission and linalool synthase activity. *Plant Physiol.* 106:1533-1540.
- Pott, M. B., U. Effmert and B. Piechulla 2003. Transcriptional and post-translational regulation of S-adenosyl-L-methionine: salicylic acid carboxyl methyltransferase (SMAT) during *Stephanotis floribunda* flower development. *J. Plant Physiol.* 160:635-643.
- Prestage, S., R. S. Linforth, A. J. Taylor, E. Lee, J. Speirs and W. Schuch 1999. Volatile production in tomato fruit with modified alcohol dehydrogenase activity. *J. Sci. Food Agric.* 79:131-136.
- Ross, J. R., K. H. Nam, J. C. D'Auria and E. Pichersky 1999. S-Adenosyl-L-methionine:salicylic acid carboxymethyltransferase, an enzyme involved in floral scent production and plant defense, represents a new class of plant methyltransferases. *Arch. Biochem. Biophys.* 367:9-16.
- Sakai, M., H. Hirata, H. Sayama, K. Sekiguchi, H. Itano, T. Asai, H. Dohra, M. Hara and N. Watanabe 2007. Roses produce 2-phenylethanol as a dominant scent compound from L-phenylalanine using two key enzymes, a PLP-dependent decarboxylase and a phenylacetaldehyde reductase. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 71:2408-2419.
- Sakai, M., H. Itano, H. Hirata, H. Dohra, M. Hara and N. Watanabe 2005. Biosynthesis of 2-phenylethanol in the rose flowers, abstract, *Pacificchem* 2005, December 15-24 (Hawaii, U. S. A.).
- Scalliet, G., N. Journot, F. Jullien, S. Baudino, J.-L. Magnard, S. Channeliere, P. Vergne, C. Dumas, M. Bendahmane, J. M. Cock and P. Huguency 2002. Biosynthesis of the major scent components 3,5-dimethoxytoluene and 1,3,5-trimethoxybenzene by novel rose-O-methyltransferases. *FEBS Lett.* 523:113-118.
- Shalit, M., I. Gutterman, H. Volpin, E. Bar, T. Tamari, N. Menda, Z. Adam, D. Zamir, A. Vainstein, D. Weiss, E. Pichersky and E. Lewinsohn 2003. Volatile ester formation in roses: identification of an acetyl-CoA:geraniol acetyltransferase in developing rose petals. *Plant Physiol.* 131:1868-1876.
- Shoji, K., Tanida, M. A. Joichi and K. Yomogida 2000. Sedative for vaporizing inhalation and sedative perfume composition containing the same as active ingredient. Japan patent Gazette, JP2000-086478, A. Japan Patent Office, Tokyo.
- Simkin, A. J., B. A. Underwood M. Aldridge, H. M. Lucas, K. Shibuya, E. C. Schmelz, D. G. Clark, and H. J. Klee 2004. Circadian regulation of the PhCCD1 carotenoid cleavage dioxygenase controls emission of  $\beta$ -ionone, a fragrance volatile of petunia flowers. *Plant Physiol.* 136:3504-3514.
- Speirs, J., E. Lee, K. Holt, K. Yong-Duk, N. S. Scott, B. Loveys and W. Schuch 1998. Genetic manipulation of alcohol dehydrogenase levels in ripening tomato fruit affects the balance of some flavor aldehydes and alcohols. *Plant. Physiol.* 117:1047-1058.
- Verdonk, J. C., C. H. R. de Vos, H. A. Verhoeven, M. A. Haring, A. J. van Tunen and R. C. Schuurink 2003. Regulation of floral scent production in petunia revealed by targeted metabolomics. *Phytochemistry* 62:997-1008.
- Verdonk, J. C., M. A. Haring, A. J. van Tunen and R. C. Schuurink 2005. ODORANT1 regulates fragrance biosynthesis in petunia flowers. *Plant Cell* 17:1612-1624.
- Wang, J., N. Dudareva, S. Bhakta, R. Raguso and E. Pichersky 1997. Floral scent production in *Clarkia breweri* (Onagraceae). II. *Plant Physiol.* 114:213-221.
- Wang, J. and E. Pichersky 1998. Characterization of S-adenosyl-L-methionine: (iso) eugenol O-methyltransferase involved in floral scent production in *Clarkia breweri*. *Arch. Biochem. Biophys.* 349:153-160.
- Wang, J. and E. Pichersky 1999. Identification of specific residues involved in substrate discrimination in two plant O-methyltransferases. *Arch. Biochem. Biophys.* 368:172-180.
- 渡辺修治 2006. バラの不思議に迫る(下): 香氣成分の生合成を中心に. *現代化学* 3:47-54.
- 渡辺修治・原正和・道羅英夫・坂井美和・平田拓 2006. 芳香族アルデヒドの製造及びこれに用いられる酵素. *日本国特許, 特願* 2006-10998, *特開報* 2007-189943.
- Wu, S., N. Watanabe, S. Mita, H. Dohra, Y. Ueda, M. Shibuya and Y. Ebizuka 2004. The key role of phloroglucinol O-methyltransferase in the biosynthesis of *Rosa chinensis* volatile 1,3,5-trimethoxybenzene. *Plant Physiol.* 135:95-102.
- Wu, S., N. Watanabe, S. Mita, Y. Ueda, M. Shibuya and Y. Ebizuka 2003. Two O-methyltransferases isolated from flower petals of *Rosa chinensis* var. *spontanea* involved in scent biosynthesis. *J. Biosci. Bioeng.* 96:119-128.
- 蓬田勝之 1992. 現代バラの香り. *香料* 175:65-89.