

クラフトビールの香りをgeraniol代謝で読み解く

ホップ香気成分の相互作用の解析(3)

誌名	日本醸造協会誌 = Journal of the Brewing Society of Japan
ISSN	09147314
著者名	蛸井, 潔
発行元	日本醸造協会
巻/号	109巻12号
巻号補足	
掲載ページ	p. 874-881
発行年月	2014年12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



クラフトビールの香りを geraniol 代謝で読み解く

－ホップ香気成分の相互作用の解析 (3)－

近年、クラフトビールが国内外でも注目されるようになってきている。アメリカやドイツでは古典的なアロマホップ、ビターホップという区別の品種だけではなく、フムロン（苦味物質）を高濃度で含みながら、極めて特徴的な強い香りをビールに付与できる「フレーバーホップ」と呼ばれる品種が開発され、クラフトビールで用いられるようになった。

フレーバーホップやコリアンダーによって付与されるクラフトビールの特徴的な香りを、モノテルペンアルコール（ゲラニオール、シトロネロール、リナロール）の代謝、相互作用という観点から考察したものである。

蛸井 潔

1. はじめに

日本の市場におけるビールはいわゆるピルスナータイプのビールが大部分を占め、それ以外に大手メーカーが通年商品としてラインナップしているのは黒ビール程度にとどまる、という時代が長く続いてきた。その状況はビール市場が発泡酒や新ジャンルの展開により酒税法上の品目としては多様化してきた現在でも大きくは変わっていなかった。しかし、日本国内でも近年のベルギービールブーム、クラフトビールブームによって、多種多様なタイプのビールが楽しめる素地が整ってきたように思われる。そんな中でも、ホップの香り、苦味を強調したインディアペールエールタイプ、小麦やコリアンダー、オレンジビールによって独特のフルーティな香味を付与したベルジャンホワイต์タイプのビール（後者は原料の酒税法上の制約により国内では発泡酒に分類される）は国内外のクラフトビールでも定番となりつつある。

既報^{1,2)}では、ビールに独特のフルーティ感を付与

することができるホップ（Nelson Sauvin, Citra[®]）の品種特有香に関する最新の研究成果を報告したが、それらのホップは従来のアロマホップ、ビターホップの枠に収まらない「フレーバーホップ」^{3,4)}としてクラフトビールでよく用いられるようになってきている。

ホップは通常、ビールの仕込工程において、麦汁を煮沸する際に添加されるが、クラフトビールのインディアペールエールの製造では、ホップを発酵以降の工程に添加するドライホッピングも行なわれている。最近、世界的にもドライホッピングに関するビール学会での発表や雑誌での報告等⁵⁻⁸⁾が増えつつあるが、これはクラフトビールのブームに対応した流れと思われる。しかし、ドライホッピングにおける香気の変化に関して、体系的に解析した研究はまだ少なかった。

また、ベルギービールには前述のベルジャンホワイต์を含め様々な原料、発酵方法を用いたタイプがあるが、そのようなビールの香味についての研究例も少なかった。

本報では、前報²⁾で解説した酵母による geraniol 代

A Relationship between Flavors of Craft Beers and Geraniol Metabolism by Brewing Yeast: Analysis of Synergy among Hop-derived Flavor Compounds. Part 3.

Kiyoshi TAKOI (SAPPORO BREWERIES LTD. Product & Technology Innovation Department)

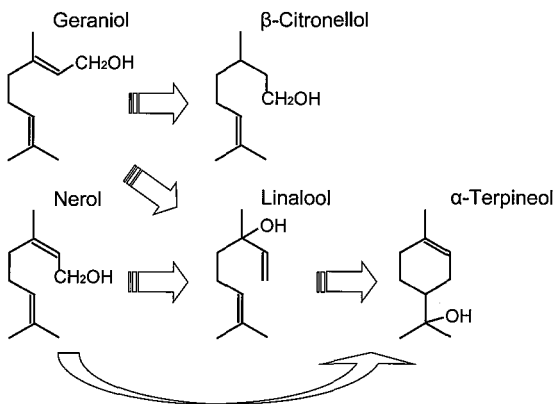
謝を切り口として得られた研究成果の中から、発酵工程にホップを添加した場合の香気成分の挙動に関する知見と、コリアンダーを用いた醸造における香気成分の発酵挙動とその相互作用に関する知見を紹介する。

2. 酵母の geraniol 代謝とホップの柑橘香

ここで、前報²⁾で報告した geraniol 代謝に関する知見を振り返っておきたい。

第1図には醸造用酵母によるモノテルペンアルコール類 (linalool, geraniol 等) の代謝変換の経路を示した。これは King ら^{9,10)}が個々のモノテルペンアルコールを添加したモデル発酵で生成してくる成分を解析して明らかにしたものであるが、一見して、これらの成分の代謝変換がほぼ一方通行であることが見て取れる。また、geraniol は発酵初期に激減するため (細胞増殖時のエルゴステロールの合成に使われると考えられている¹¹⁾、経路に示されたように β -citronellol に変換されるのはごく一部である。モデル発酵においては系内の geraniol が消費された後は β -citronellol の生成は起こらない。

様々なホップ品種を分析し、モノテルペンアルコール



第1図 下面発酵酵母および上面発酵酵母に共通するモノテルペンアルコール類の代謝変換経路^{9,10)}

ルの組成を比較してみたところ、linalool はすべてのホップ品種に含まれるが、geraniol は品種間差が大きくほとんど含まない品種もあること、 β -citronellol はホップ中にはほとんど含まれていないことがわかった^{2,12,13)}。筆者らは geraniol 含量の異なる種々のホップを用いてビールの発酵中のモノテルペンアルコール類の挙動を検証し、モデル発酵と同様に geraniol が主発酵工程の初期に激減すること、また発酵開始前の冷麦汁中の geraniol が多いほど製品での geraniol の残存量、 β -citronellol の生成量が増加することを見出した。一方、モデル発酵とは異なる挙動として、 β -citronellol は見かけの geraniol が減少し切った後発酵 (貯酒、熟成) 工程においても生成が継続することを見出した^{2,12,13)}。

さらに、これらのモノテルペンアルコール類の香気への影響を官能検査で検証したところ、linalool と共存することで geraniol, β -citronellol の香気がエンハンスされ、閾値を下回る量 (5ppb 程度) でもホップ香に寄与している可能性があることがわかった^{2,12)}。個々の香気成分の特徴としては、linalool はラベンダー様、geraniol はバラ様、 β -citronellol はレモン、ライム様の香気を呈するが、各成分について単独、および組み合わせた場合の香気特徴の変化を標準物質を用いた官能検査で調べたところ、これら3成分がすべて共存すると相互作用によってレモン、ライム様の柑橘香が強まることが確認された^{2,13)}。この相互作用は linalool と geraniol の2成分の場合より β -citronellol を含む3成分が共存した場合に顕著であること、また前述の通り、 β -citronellol はホップにほとんど含まれず発酵で生成することから、モノテルペンアルコール類に由来するレモン、ライム様の柑橘的なホップ香は酵母による geraniol 代謝の関与で発現していると推察された。

3. 高 geraniol ホップのスクリーニング

ここで、第1表には日本国内で市販されたホップ香

第1表 ホップ香に特徴のある国内市販ビール中のモノテルペンアルコール含量(ppb)¹²⁾

		ブランド A	ブランド B	ブランド C	ブランド D	ブランド E
linalool	(ppb)	23.8	28.2	10.8	26.1	69.3
β -citoronellol	(ppb)	13.2	20.3	6.4	18.4	45.2
geraniol	(ppb)	7.6	9.0	1.9	4.4	107

を強調したビールテイスト飲料のモノテルペンアルコール類の含量を示した¹²⁾。いずれも linalool, geraniol, β -citronellol が含まれていることを確認できたが、比較した中では、ブランドEのみ geraniol 含量が突出していた。既報^{2,13)}においては麦汁煮沸終了時の香り付け（レイトホッピング）に高 geraniol ホップを用いることで製品ビール中での geraniol 含量を高められることを示したが、その方法で得られる geraniol, β -citronellol の含量は概ねブランドA～Dのレベルであり、ブランドEの geraniol 含量はそのレベルをはるかに上回っていた。第1表に示した市販ビールテイスト飲料のうち、A～Dは大手メーカーのものであるが、ブランドEは国内のクラフトビールの製品であり、ホップペレットに近い香りも感じられることからドライホッピングを行なっているものと推察された。

一方で、前節で紹介した知見から、ビール中の geraniol の残存量は、酵母が geraniol を急激に代謝する発酵初期を避ければさらに高めることができると予想された。そこで、ホップの添加時期を変えた場合のモノテルペンアルコール類の発酵挙動を比較してみるこ

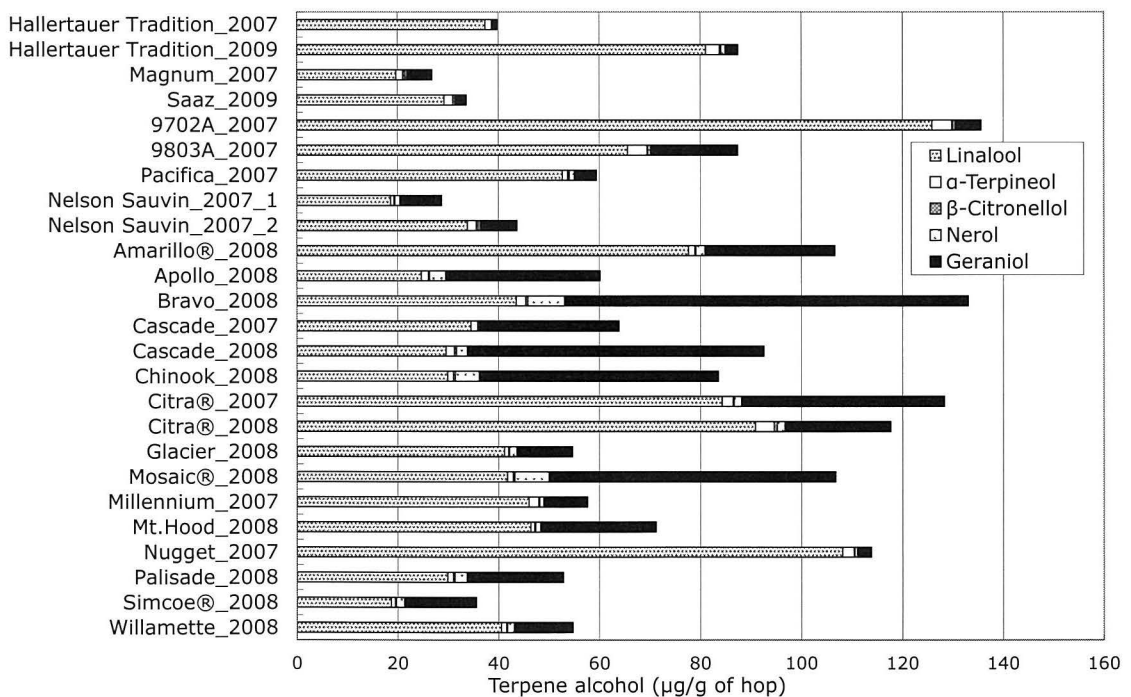
ととした。

試験に先立ち、既報^{2,13)}でも行なった高 geraniol ホップのスクリーニングを、さらに品種の範囲を広げて実施した（第2図）。その結果、新たに分析したアメリカ産のホップ品種（第2図の Amarillo～Willamette）は全般に geraniol を含むものが多く、中でも、既報^{2,13)}でもセレクトした Cascade, Citra[®]の他、Apollo, Bravo, Chinook, Mosaic[®]などの品種が高 geraniol の組成を示し、中でも Bravo の geraniol 含量は突出していた¹⁴⁾。

このスクリーニングから、クラフトビールで定評のある Cascade と、Citra[®]以上の高 Geraniol 品種として Bravo, Mosaic[®]の計3品種を選択し、ホップ添加時期変更試験に供することとした。

4. ホップ添加時期とモノテルペンアルコール類の発酵挙動

既に述べた通り、geraniol は発酵初期に酵母の代謝で激減する。そこで、従来のレイトホッピングに対して、主発酵3日目、及び主発酵終了（下し）直前にホップ添加を行なって比較した。試験には煮沸開始時に



第2図 ホップ中のモノテルペンアルコール組成(µg/g of hop；品種名_産年)¹⁴⁾

所定量のホップを添加して調製した同じ麦汁を用い、ホップの香り付けは別の容器に取り分けた麦汁に発酵タンク1本分のホップ(0.8 g/L相当)を添加し、105℃、5分のオートクレーブを行なうことで添加するホップの処理条件をそろえた。冷却したホップ添加麦汁を、対照には酵母添加前(タイミング1)に、試験には各々主発酵3日目(タイミング2)、主発酵終了直前(タイミング3)に発酵タンク(30 L)へ加えた。この発酵試験の結果は第3図に示した¹⁴⁾。

Linalool はいずれの品種においても、添加タイミングによらず、ほとんど同じ挙動を示した。但し、冷麦汁から製品までの減少幅は品種により異なった。

Geraniol の挙動は概ね仮説通りで、製品での geraniol 含量はタイミング3 > タイミング2 > タイミング1の順となった。主発酵終了から製品までの後発酵工程中の推移では geraniol は横ばいもしくは若干増加傾向にあった。

β -Citronellol はホップにはほとんど含まれないため、いずれの添加時期でも添加時は trace レベルであり、その後徐々に増加する。興味深いことに、後発酵の間中には、上述の通り見かけの geraniol の減少は見

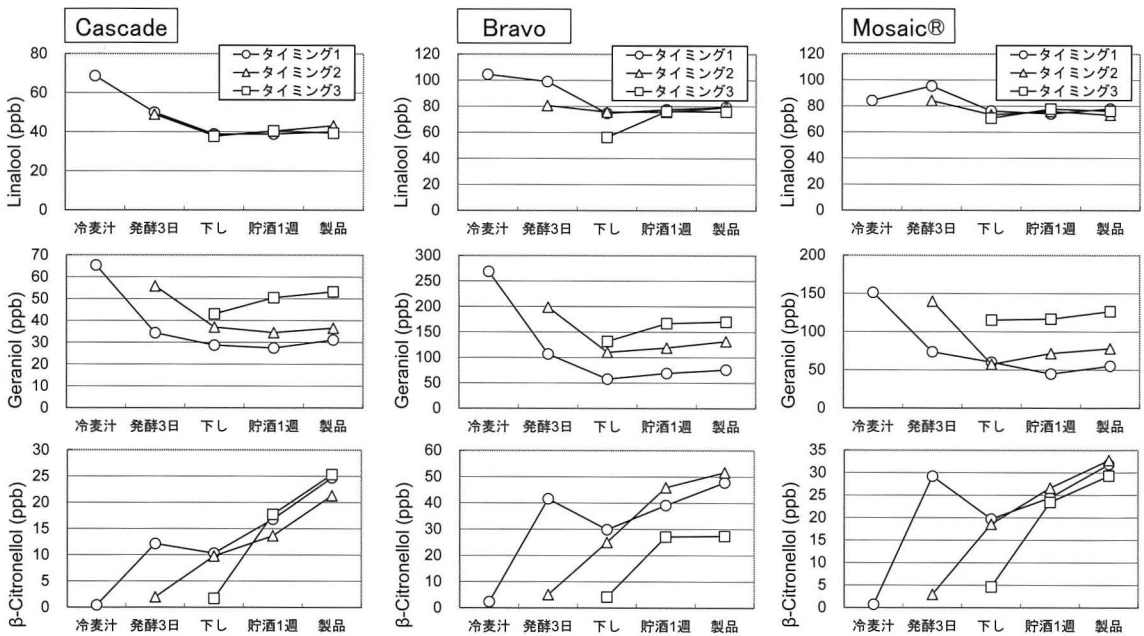
られないにも関わらず、 β -citronellol の増加は予想以上に旺盛であり、製品での β -citronellol 含量はタイミングによらずほぼ同等となった(Bravo のタイミング3のみやや低い、後発酵の期間の増加分はほぼ同等である)。

以上の結果から、ホップの添加時期を主発酵3日目～主発酵終了までの期間に行なうことで、製品中の linalool, β -citronellol のレベルを維持しつつ、発酵初期に激減する特性のある geraniol の製品中の残存量を向上させ、製品の香り成分バランスをコントロールできる可能性が示唆された。

ドライホッピングにおいては本試験の条件とは異なり、煮沸工程での高温を経っていないホップ球花もしくはホップペレットが用いられるが、本試験で得られたモノテルペンアルコール類の挙動に関する知見は、ドライホッピングの工程中の香気の変動に関しても参考になるものと考えられる。

5. 後発酵期の β -citronellolはどこから来るのか?

第2節で述べたとおり、第1図の元となった King らのモデル発酵系の試験^{9,10)}では、geraniol の減少と



第3図 Cascade, Bravo, Mosaic®を用いたホップ添加時期変更試験におけるモノテルペンアルコール類の発酵挙動(タイミング1, 発酵開始時添加; タイミング2, 主発酵3日目添加; タイミング3, 主発酵終了時添加)¹⁴⁾

対応する β -citronellolの増加は発酵初期にのみ起こるといふ結果が得られていた。それに対して、既報^{2,12,13)}および本報で示したような、遊離 geraniol が減少した後の後発酵(貯酒, 熟成)期間に β -citronellolの生成が継続的に起こるといふ現象を複数の品種を用いて確認した例はこれまでなかった。

第3図における主発酵終了(下し)から製品までの後発酵期間の geraniol と β -citronellolの挙動はさらに興味深い。ホップ添加を遅らせることで、酵母に消費されない遊離の geraniol が増加することは予想されたが、それだけであれば、後発酵の期間には、酵母の代謝変換による geraniol の漸減と β -citronellolの漸増が起こるに留まるはずである。しかし実際には β -citronellolの増加は旺盛であり、遊離の geraniol もまた増加傾向にあった。このことから、後発酵の期間に geraniol が継続的に発酵液中で生成されていることが推察された。

この geraniol の供給源として有力な仮説は現在のところ二つ考えられる。一つはホップ中に含まれる geraniol のエステルであり、もうひとつは geraniol の配糖体である。

5.1 エステルからの geraniol 供給

geraniol のエステルに関しては1986年にLamら¹⁵⁾が Cascade を用いた試験の結果から、このホップに含まれる geranyl acetate や geranyl isobutyrate が発酵中に geraniol に、さらには β -citronellolに変換されるとの仮説を提唱した。最近のForsterらの報告では、ドイツのフレーバーホップ新品種を用いた試験で、発酵中に geraniol 含量が半分程度に減少する品種と、2倍程度に増加する品種があり^{5,16)}、増加する品種は geranyl acetate を豊富に含んでいたとのデータが示されており¹⁶⁾、これはエステル仮説の有力なサポートデータと考えられる(ただし、この報告には残念ながら β -citronellolのデータは示されていない)。

5.2 配糖体からの geraniol 供給

水酸基(-OH)を有する化合物が糖とO-グルコシド結合で結びついたものを一般に配糖体と呼ぶが、このアグリコン(糖と結合する相方の化合物)が香氣成分である場合、配糖体のままでは揮発性もなく香氣も呈さないが、開裂すると香氣成分が遊離されるため、香氣成分の前駆体として機能する。このような配糖体はブドウ果汁やさつまいも等でも報告されているが、

ホップでその存在が確認されたのは1990年代後半以降であり、その中には linalool や geraniol などのモノテルペンアルコール類の配糖体も含まれる¹⁷⁻¹⁹⁾。

このような配糖体を分解する酵素活性を酵母が有していれば、発酵中に香氣成分の遊離が起こると考えられる。Daenenらはビールやワインの醸造に使われる酵母の酵素活性を調査し、配糖体をもっともよく切断できる β -1,4-グルコシダーゼの活性はビール酵母には含まれないとの報告²⁰⁾をしている。ただし、*S. cerevisiae*の β -1,3-グルカナナーゼは基質特異性がブロードであり、 β -1,4-グルコシダーゼの合成基質(*p*-nitrophenyl- β -glucopyranoside (*p*NP- β -Glc))を切断しうるとの報告²¹⁾もあるため、ビール酵母(上面発酵酵母(*S. cerevisiae*), 下面発酵酵母(*S. pastorianus* (*S. cerevisiae*のゲノムを含む)))は配糖体を分解できるのではないかと推察された。

そこで、下面発酵酵母による発酵液中の*p*NP- β -Glc分解活性を確認してみたところ、0.5~0.8 U/Lの活性を検出することができた¹²⁾。さらに、本報で使用したフレーバーホップ品種(Cascade, Bravo, Mosaic[®])でレイトホッピングを行なった発酵液に対して外来の β -1,4-グルコシダーゼを作用させると、後発酵(貯酒)1週目の液中から6~20 ppbの geraniol が遊離されることを確認している²²⁾。このポテンシャルは第3図で示した後発酵工程中の geraniol および β -citronellolの増加量を説明しうるレベルであろうと考えられる。

以上、最新の知見をまとめてみたが、ホップ中の遊離 geraniol の量、geraniol エステルの量、geraniol 配糖体の量は品種間で大きく異なると予想される。そのため、ホップ由来の geraniol の発酵挙動に関しては、発酵初期の大量消費、前駆体からの遊離、 β -citronellolへの変換等を総合して全体像を説明できるモデルはまだ構築されておらず、課題を残しているといえる。

6. コリアンダーの香り

第1節でも紹介した通り、小麦やコリアンダー、オレンジピールによって独特のフルーティな香味を付与したベルジャンホワイトタイプは国内外のクラフトビールでインディアパールエールと並ぶ定番の地位を確立している。

第2表にはカナダの市販クラフトビール中のモノテ

第2表 コリアンダーを用いたクラフトビール中のモノテルペンアルコール含量(ppb)¹³⁾

		ブランドF	ブランドG	ブランドH	ブランドI	ブランドJ
linalool	(ppb)	444	554	697	906	393
β -citronellol	(ppb)	14.6	20.9	36.9	49.3	34.0
geraniol	(ppb)	55.3	54.8	61.5	89.6	43.8

ルペンアルコール類の分析値を示した¹³⁾。これらは、原料配合はそれぞれに異なるが、コリアンダーを使用している点で共通している。特徴的な点として linalool が約 400 ~ 900ppb と、通常のビールと比べ顕著に高く、また、geraniol, β -citronellol に関しても、これまでにみてきたフレーバーホップのビールと近いレベルにある。

コリアンダー (*Coriandrum sativum* L.) はセリ科の1年草に属するハーブであり、その葉は香菜として、また種子はスパイスとして食用によく用いられている(以下、本報の中ではコリアンダー種子を「コリアンダー」と表記する)。コリアンダーの精油を分析した報告^{23,24)}によると、その主要成分は linalool であり、全精油の70%以上が linalool で占められているが、他

にも geraniol, geranyl acetate, α -pinene, camphor などのテルペン類を含んでいる。

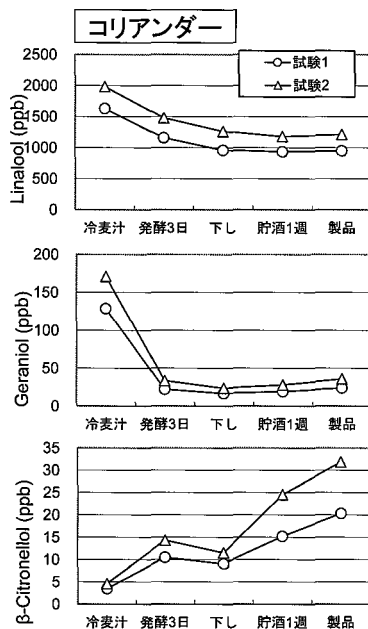
このような精油の組成および第2表に示した市販クラフトビールの分析結果から、コリアンダーを香り付けに使用したビールの発酵工程においては、高 geraniol ホップを使用した場合と同様の geraniol, β -citronellol の代謝変換が起こっているものと考えられた。そこで、コリアンダーの添加量を2水準とし、発酵工程でのモノテルペンアルコール類の発酵挙動を比較してみた結果を第4図に示した¹³⁾。

その結果、geraniol の供給源となるコリアンダーの使用量の増加に応じて、製品での geraniol 残存量、 β -citronellol 生成量が増加し、高 geraniol ホップを用いた場合と同様の代謝変換が起こっていることを確認することができた。

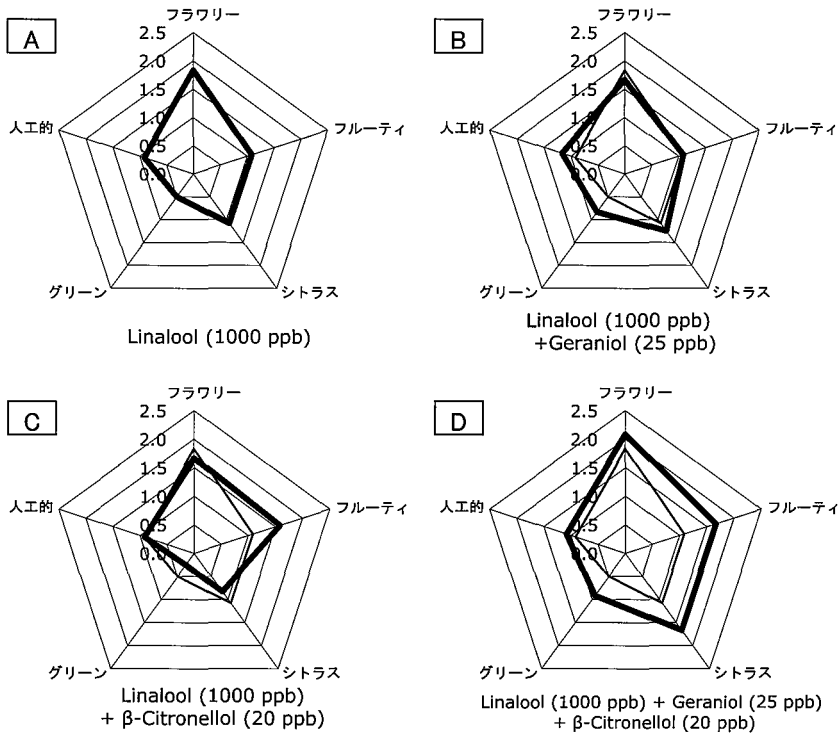
7. 香気相互作用は大過剰の linalool 存在下でも有効か？

前報²⁾ではフレーバーホップ Citra[®]を用いて醸造したビール中の含量に相当する 70 ppb の linalool, 15 ppb の geraniol, 20 ppb の β -citronellol をビールを模した5%エタノールを含む炭酸水に添加したモデル系で官能評価し、これらの成分がこれらの濃度で3成分混在した場合に、ライム的な柑橘香が強く感じられることを示した。それに対して、第4図の試験1の製品は 1000 ppb の linalool, 25 ppb の geraniol, 20 ppb の β -citronellol を含んでいた。geraniol, β -citronellol のレベルはフレーバーホップを用いたビールに近いが、コリアンダーに由来する linalool のレベルは突出していた。

既報^{1,2)}でも紹介している通り、Linalool は非常に閾値が低い香気成分であり、1000 ppb という含量は閾値 (3 - 5 ppb²⁾) の 200 ~ 300 倍以上にもなる。このような場合でも geraniol, β -citronellol との香気相互作用は有効なのか、あるいは、大過剰の linalool の存在がマスクングの方向に働くのか、二つの可能性



第4図 コリアンダーを用いた試験におけるモノテルペンアルコール類の発酵挙動(コリアンダー添加量；試験1：0.5 g/L, 試験2：0.75 g/L)¹³⁾



第5図 モデル液によるモノテルペンアルコール類の相互作用の検討¹³⁾

が考えられた。そこで、コリアンダーを用いた製品中の各成分の含量をシミュレートしたモデル液で、香り相互作用の確認を行なってみた(第5図)。

その結果、1000 ppbの linalool に対して、geraniol もしくは β -citronellol のいずれか片方を加えた場合の香味プロファイルの変化はさほど大きくないのに対し、3成分すべてが混在した場合、既報²⁾と同様に香味プロファイルが大きく変化し、特に「フルーティ」「シトラス」「グリーン」の項目の変化は顕著であった。この結果から、3つのモノテルペンアルコールの共存による相互作用は、linalool が大過剰の条件下でも有効であることが確認できた。

この結果はまた、コリアンダー由来のモノテルペンアルコール類が発酵による代謝変換でライム様の柑橘香を形成していることを意味している。ベルジャンホワイトの伝統的な製造方法として、コリアンダーとオレンジピールの組み合わせが用いられてきたが、コリアンダーが発酵により柑橘的な香気を放つということが、これらの香味上の相性がよい理由の一つであると考えてもよいのかもしれない。

8. おわりに

世界各国でクラフトビールのブームが続いている。日本国内でも首都圏を中心に国内外のクラフトビールをそろえるビアパブの数も増え、各地のビアフェスティバルにおいても、ドイツの樽生ビールの他にクラフトビールが定番化してきている。コンビニやスーパーの中にも、国内外のクラフトビールを扱う店舗が増えてきているようである。

そのような流れの中で、もともとフルーティなホップ品種を育成してきたアメリカ、オセアニアはいうに及ばず、ドイツ^{35,16)}、フランス²⁵⁾等の欧州においても特徴的な香りのホップ品種がリリースされている。それらの中には、既報¹²⁾で紹介した知見では説明できないような香気を呈する品種もある。

また、世界のクラフトビールのヒントとなっているベルギービールは原材料、醸造方法が多様であり、それらの香りに着目した研究例もまだ少ない。

クラフトビールのブームがきっかけとなり、そのようなビールの香りにも科学のメスが入っていくことを

期待している。

9. 謝 辞

ホップのサンプルをご提供いただいた Yakima Chief, Inc., John I. Haas, Inc., Hop Breeding Company, LLC および S. S. Steiner, Inc. の方々, ならびにサッポロビール (株) において本研究に関わる分析, 官能検査でご協力いただいた多くの共同研究者の方々に感謝いたします。

〈サッポロビール(株)商品・技術イノベーション部〉

参考文献

- 1) 蛸井潔: 日醸協誌, **107**, 306-316 (2012)
- 2) 蛸井潔: 日醸協誌, **108**, 88-97 (2013)
- 3) A. Lutz, K. Kammhuber, E. Seigner: *BrewingSci. -Monatsschr. Brauwiss.*, **65**, 24-32 (2012)
- 4) C. Schönberger: *Brauindustrie*, **97**, 28-30 (2012)
- 5) A. Forster, A. Gahr: *BrewingSci. -Monatsschr. Brauwiss.*, **66**, 93-103 (2013)
- 6) D. Kaltner, C. Forster, M. Flieher, T. P. Nielsen: *Brauwelt*, **153**, 1268-1272 (2013)
- 7) W. Mitter, S. Cocuzza: *Brewing and Beverage Industry International*, 3/2013, 28-30.
- 8) W. Mitter, S. Cocuzza: *Brewing and Beverage Industry International*, 4/2013, 70-74.
- 9) A. King, J. R. Dickinson: *Yeast*, **16**, 499-506 (2000)
- 10) A. King, J. R. Dickinson: *FEMS Yeast Research*, **3**, 53-62 (2003)
- 11) E. Vaudano, E. G. Moruno, R. D. Stefano: *J. Inst. Brew.*, **110**, 213-219 (2004)
- 12) K. Takoi, K. Koie, Y. Itoga, Y. Katayama, M. Shimase, Y. Nakayama, J. Watari: *J. Agric. Food Chem.*, **58**, 5050-5058 (2010)
- 13) K. Takoi, Y. Itoga, K. Koie, T. Kosugi, M. Shimase, K. Katayama, Y. Nakayama, J. Watari: *J. Inst. Brew.*, **116**, 251-260 (2010)
- 14) K. Takoi, Y. Itoga, J. Takayanagi, T. Kosugi, T. Shioi, T. Nakamura, J. Watari: *J. Am. Soc. Brew. Chem.*, **72**, 22-29 (2014)
- 15) K. C. Lam, R. T. Foster II, M. L. Deinzer: *J. Agric. Food Chem.*, **34**, 763-770 (1986)
- 16) A. Forster, A. Gahr, F. Van Opstaele: *Brewing-Sci. -Monatsschr. Brauwiss.*, **67**, 60-62 (2014)
- 17) H. Goldstein, P. Ting, A. Navarro, D. Ryder: *Proceedings of the 27th European Breweries Convention Congress*, 53-62 (1999)
- 18) M. Biendl, H. Kollmannsberger, S. Nitz: *Proceedings of the 29th European Brewery Convention Congress*, 252-258 (2003) (CD-ROM)
- 19) H. Kollmannsberger, M. Biendl, S. Nitz: *Monatsschr. Brauwiss.*, **59**, 83-89 (2006)
- 20) L. Daenen, D. Saison, F. Sterckx, F. R. Delvaux, H. Verachtert, G. Derdelinckx: *J. Applied Microbiology*, **104**, 478-488 (2008)
- 21) K. Suzuki, T. Yabe, Y. Maruyama, K. Abe, T. Nakajima: *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **65**, 1310-1314 (2001)
- 22) 蛸井潔, 糸賀裕, 高柳純司, 小杉隆之, 潮井徹, 村剛, 渡淳二: 平成 25 年度日本醸造学会大会講演要旨集, 講演 No.6 (2013)
- 23) B. M. Smallfield, J. W. van Klink, N. B. Perry, K. G. Dodds: *J. Agric. Food Chem.*, **49**, 118-123 (2001)
- 24) A. Gil, E. B. de la Fuente, A. E. Lenardis, M. L. Pereira, S. A. Suárez, A. Bandoni, C. van Baren, P. D. L. Lira, C. M. Ghersa: *J. Agric. Food Chem.*, **50**, 2870-2877 (2002)
- 25) D. Steyer, C. Clayeux and B. Laugel: *Brewing-Sci. -Monatsschr. Brauwiss.*, **66**, 192-197 (2013)