

連載第 43 回 「醸造用酵母の菌株あれこれ (1) 清酒酵母」

text : 赤尾 健

清酒酵母、焼酎酵母、ワイン酵母、ビール酵母、ウイスキー酵母など、お酒造りの要（かなめ）である酵母には、様々な種類があります。一方、ワイン酵母で作った清酒、ワイン酵母で造ったビール、ビール酵母で造ったパンなど、あえて異分野で使用した商品もあります。酒類ごとの酵母の特徴や違い、どうやって今主流の酵母になったのか、遺伝子面、アルコール耐性など、総合的な解説を、酒類総合研究所の赤尾健さんに執筆いただきました。

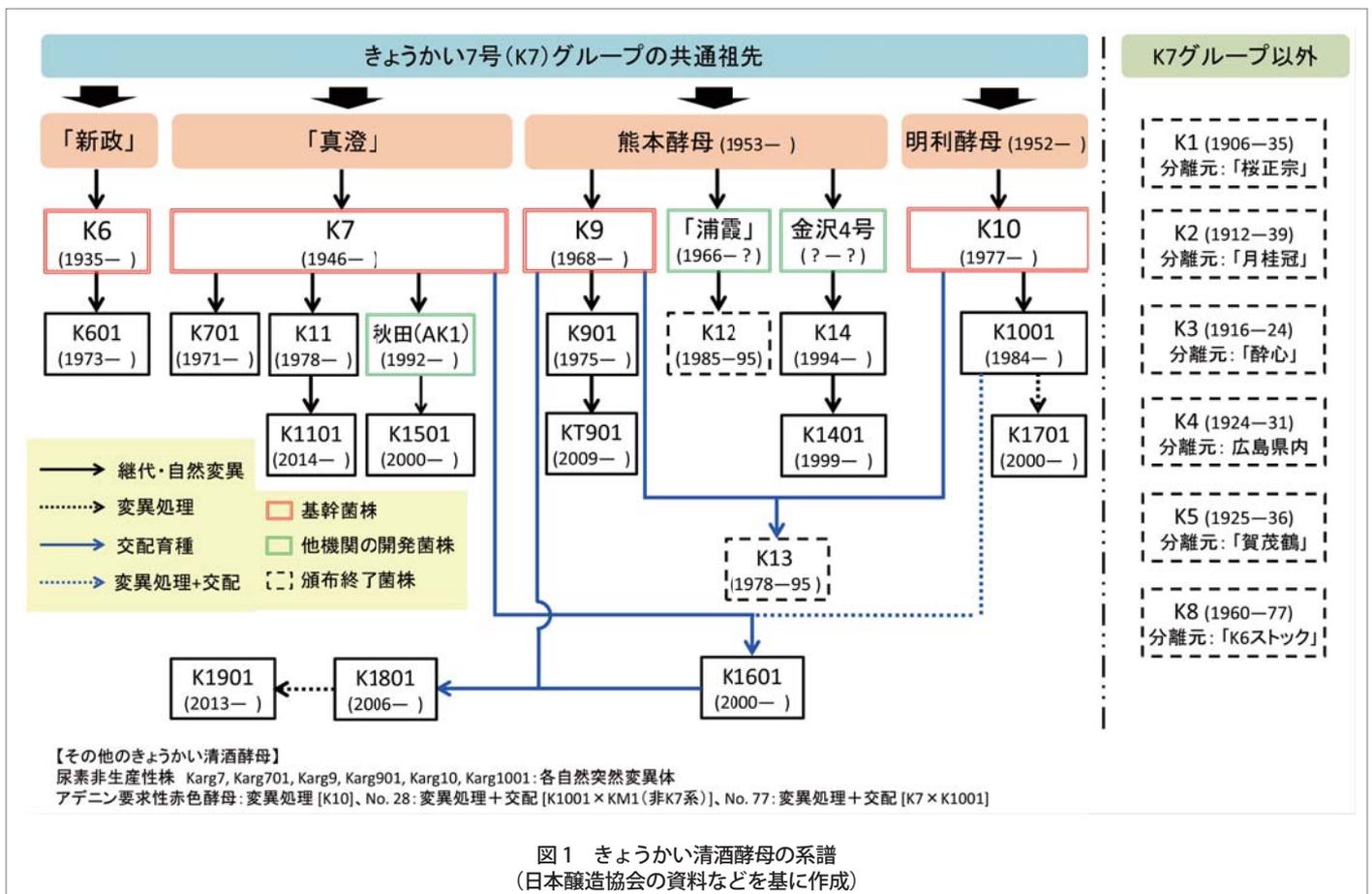
●▲■ はじめに

今回より連載でいろいろな醸造用酵母の話題について執筆することになりました。今さら述べるまでもなく、酵母は、酒類製造においてアルコール発酵や香味成分の生成を担い、欠かすことが出来ない存在です。酒類醸造に用いられる酵母種は、例外もありますが主として *Saccharomyces cerevisiae* です。しかし、一口に *S. cerevisiae* といっても菌株により性質は異なります。また、清酒、ワイン、焼酎など酒類の品目ごとに、発酵中の温度や栄養などの条件は様々ですし、酵母に求められる発酵特性、到達アルコール度数や香味成分なども同じではありません。そこで、それぞれの品目の酒類の製造への適性の高いものが優良菌株として選抜され、清酒酵母、ワイン酵母、あるいは焼酎酵母などとして伝統的に維持・使用されてきました。本稿では、改めてそれぞれの酵母ごとに、菌株の実態、求められる要件、個別事情、近年急速に知見が蓄積している遺伝的な系統などについて触れていきたいと思えます。今回は清酒酵母を取り上げます。

●▲■ 清酒醸造における酵母の役割

清酒の官能評価において、「米の旨味を感じる」と表現される場合もありますが、清酒の香味は、主として発酵中に酵母によって生成する（あるいは酵母に取り込まれずに残った）各種の成分（有機酸、高級アルコール、エステル、アミノ酸、糖分など）によって形成されます。また、菌株によってこれらの成分の量やバランスは様々ですから、使用する菌株の選択は、清酒の個性を形成し品質を特徴づける大きな要因です。他の酒類と比較した場合、原料の性質や貯蔵・熟成が清酒の酒質に及ぼす影響が小さい分、酒質に対する酵母の役割は一層大きなものと言えるでしょう。

歴史を振り返ってみると、清酒醸造においては、元々は環境中の酵母が酒母やもろみに入り込んで増殖したもの（蔵付き酵母）を、酵母と認識せずに清酒醸造に利用していました。清酒酵母の分離が報告されたのは明治 28 年（1895 年）のことです。また明治 39 年（1906 年）には、日本醸造協会から現在のきょうかい 1 号（K1）の頒布が始まりました。当時、清酒は今よりも遙かに重



要な担税物品であったにもかかわらず腐造も多かったため、酵母に対する要請としては、まずはきちんと発酵して米を確実に酒にすることが最も重要だったと考えられます。ただし、K1に続いて新たな菌株が比較的短期間のうちに分離・選抜、頒布開始となっていた事実は、酵母菌株による醸造特性の差については当時も明確に認識されていたこと、そして酒質を左右する要因としての酵母への関心が当時既に高かったことを示しています。

●▲■ 清酒酵母の菌株

図1にきょうかい清酒酵母の系譜を示しました。K1からK5が頒布された期間は短く、昭和14年(1939年)までにすべて頒布中止となっています。その理由としては継代によって当初の優れた性質が失われたこともあったようですが、K6の登場により需要が移行したことが大きかったようです。K6は発酵力がよく、芳香と旨味のある酒質をもたらし、広く使われるようになりました。その後、昭和20年代のうちに、K7、熊本酵母(K9の原系統)、明利酵母(K10の原系統)が分離・選抜されました(熊本酵母と明利酵母は、それぞれ熊本県酒造研究所と明利酒類の保有菌株の中から選抜されましたが、分離源は明らかではありません)。

ご存知のようにK6、K7、その後頒布されるようになったK9、K10の4株は、分離後60~90年程度が経過した現在でも優良菌株として広く利用されていますが、近年のDNAレベルの解析結果から、これらは遺伝的には極めて近縁な関係にあることがわかっています。また、これらは、きょうかい清酒酵母の基幹となる菌株であり、K11以降の菌株は、いずれも上記の4菌株からの派生株です(No. 28のみ他系統との交配株)。地方公設試験場や酒造会社で開発された菌株の大半についても事情は同じです。これらの菌株は、遺伝的近縁性から便宜的に「K7グループ」と呼び習わされています。今日の清酒酵母の主流はK7グループの菌株であり、清酒の大部分がこれらを用いて製造されています。

●▲■ 清酒酵母の系統

図2に最近のゲノム解析から明らかになった清酒酵母菌株の系統関係を示しました。既にK7グループは近縁であると述べましたが、この系統樹でも、狭い領域に集中して位置しており、相互に非常に近縁であることがわかります。ここで大事なのは、一つの枝の先端に集中して位置する、つまり遺伝的な多様性が限られたK7グループが、現在の清酒酵母の主流になっていることです。これらの菌株に共通した何らかの性質が造り手や消費者に選ばれる要因になったのでしょう。

一方、K7グループ以外の菌株には、K1~K5の他に幾つかの蔵付き酵母も含まれますが、K7グループよりも遺伝的な広がりが大きく、グリーンの囲みの内部にいくつもの系統が含まれます。ここでは「K7

グループ以外」と一括りにしていますが、実際には醸造特性も様々です。

●▲■ 清酒酵母に求められる醸造特性

清酒酵母に求められてきた醸造特性とは、発酵力がよく、製成酒の香味特性が優れていることと言えます。しかし、「発酵力が高い」はともかく、「香味特性が優れている」とは少し漠然としています。具体的にはどうということか、K7グループが選ばれた理由を探ることで、何かわかるかもしれません。そこで、K1からK1801までの菌株を用いて、15°Cで清酒小仕込試験を行い、醸造特性を比較してみました。その結果、個別の例外はあるものの、全体的な傾向として以下のようなことが見えて取れました。

- 最終的な発酵力はだいたい同程度だが、K7グループは前半の発酵速度が高い。K7グループ以外の一部はメーターが切れすぎ。
- K7グループは、総じて酸度が低く、また、酢酸生成が少ない。
- K7グループは、総じて吟醸香成分の生成が多い。
- K7グループは、アルコール耐性は低い。K7グループ以外は菌株による。

少なくともこの結果からは、アルコールの出が早く(=前半の発酵が速い)、糖がほとんど残り(=メーターが切れすぎない)、軽快で(=酸が少ない)、なおかつ果実様の芳香を有する(=吟醸香成分を多く生成)、ということがK5以前の菌株に対するK7グループのアドバンテージとなったと考えられます。もちろん、これだけのわずかな指標からは見えてこない点もあるとは思いますが、

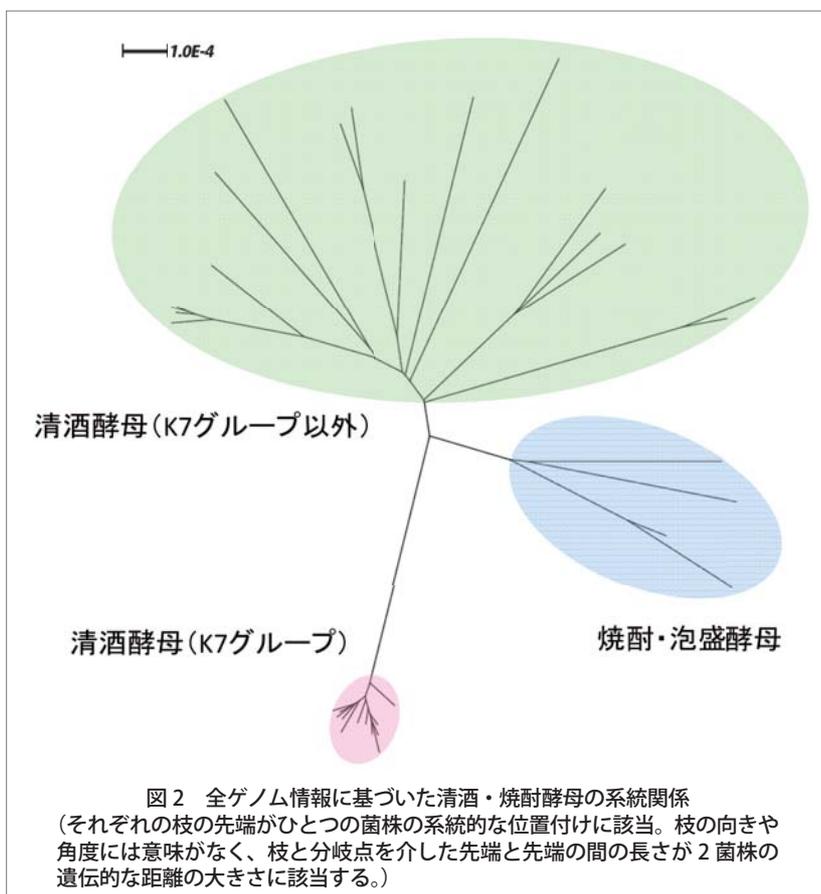


図2 全ゲノム情報に基づいた清酒・焼酎酵母の系統関係(それぞれの枝の先端がひとつの菌株の系統的な位置付けに該当。枝の向きや角度には意味がなく、枝と分岐点を介した先端と先端の間の長さが2菌株の遺伝的な距離の大きさに該当する。)

●▲■ 清酒の高発酵性とアルコール耐性の関係

前項で、K7グループのアルコール耐性は低いと記しました。それを見て首をかしげた方もいらっしゃるかもしれません。実はこのことについては、最近になって従来の常識を覆す事実が明らかになっています。

清酒のアルコール濃度は18%以上に達し、醸造酒の中では飛び抜けて高い値です。K7グループの菌株を用いた場合、最高で20%以上に到達することも可能です。そうなる原因としては、清酒はそもそもが濃厚仕込であること、それにもかかわらず並行複発酵により発酵中の糖濃度が抑制され濃糖圧迫が回避されていること、清酒酵母の発酵力（アルコール生成能）が高いことが挙げられています。本来酵母細胞にとってアルコールは大きなストレス源であり、高濃度では増殖や発酵を阻害します。そこで、従来清酒酵母の発酵力が高いのは、アルコール耐性が高いため、高濃度のアルコールに耐えて発酵が進むからだと思われてきました。ところがそれは、K7グループに関しては誤りでした。

図3は、清酒酵母と実験室酵母の清酒小仕込試験の結果です。

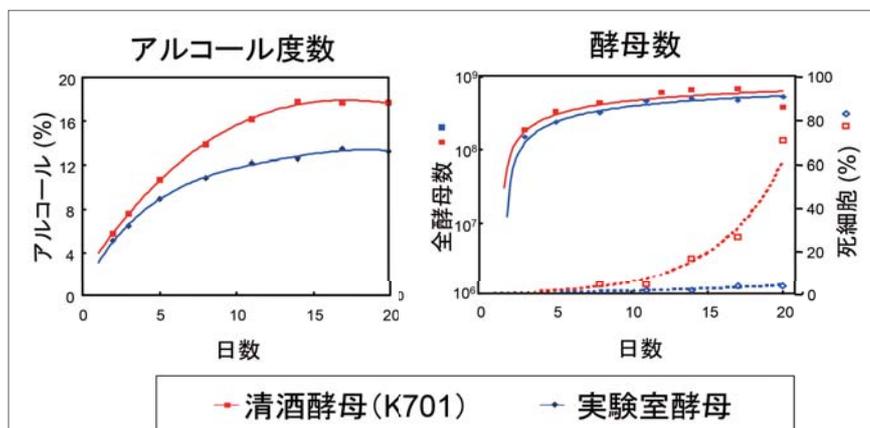


図3 きょうかい701号酵母と実験室酵母の清酒発酵プロファイル

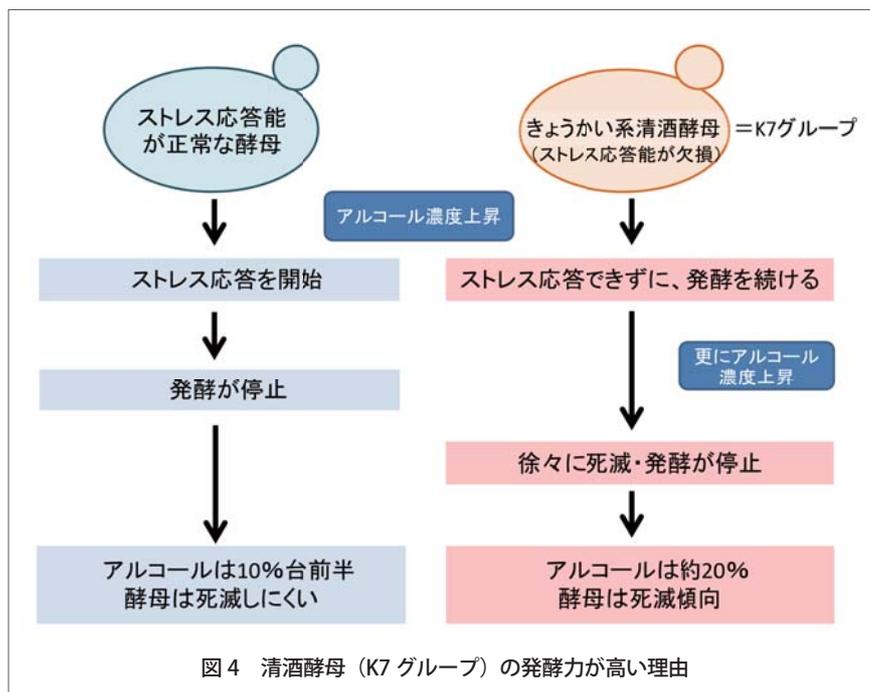


図4 清酒酵母 (K7グループ) の発酵力が高い理由

実験室酵母とは、*S. cerevisiae* ながら酒類製造には不向きですが、主に基礎研究の分野で用いられ、細胞の仕組みや病気の原因の解明には不可欠な菌株群です。その実験室酵母で清酒を仕込むとアルコールが10%台前半で発酵停止しましたが、酵母はずっと生きていました。清酒酵母 K701 は、アルコールは18%まで達しましたが、最後は死滅率が60%にもなりました。この現象を端緒として、清酒酵母 (K7グループ) の発酵力が高い (高濃度のアルコールを生成する) のは、アルコールなどストレスへの応答能に異常が原因であることがわかりました。図4に示したように、K7グループの株は、アルコール濃度の上昇を感知できず、発酵を停止できないため、アルコールをたくさん生成するかわりに、最後はアルコール濃度が限界に達し死んでいきます。人間様のために限界も知らずに働き続けた挙げ句、力尽きるわけです。発酵力が高いのは、ストレスに強いからではなく、弱いからだったのです。この原因となる複数の遺伝子の変異も既に突き止められています。いずれも K7グループに共通して存在するものでした。

では一方で、K7グループ以外の清酒酵母はどのように高発酵力を実現しているのでしょうか。今見てきたように、ストレス応答と高発酵性というのは、なかなか両立しにくいものようです。K7グループはかなり大胆な方法でストレス応答を犠牲にして、発酵力を獲得していますが、その他の菌株がその辺りをどのようにやりくりしているのかは興味深く、解明が待たれます。

●▲■ もろみの品温から見えること

次にもろみの品温とK7グループの関係を考えてみます。表1に明治末期のもろみ品温の例を示しました。ここで、もろみの品温は最高で20℃～25℃、上槽前でも12℃～19℃です。現在の吟醸酒以外のもろみでは、最高品温は高くても15℃程度、上槽前で10℃前後ですから、当時からはだいぶ低温度帯へ移行しています。当時の酒質は、日本酒度は+10を軽く越え滴定酸度も3～5と高く相当な辛口だったようですが、このような品温の高さも一因だったと推察されます。

それはさておき、もろみの低温発酵は、酒質向上のため大正期頃から徐々に広まっていったと考えられますが、一般に、低温でゆっくり発酵させると酒質のキメが細かくなるとともに、酸の生成が抑制されます。加えて生成した揮発性の香気成分の揮散が抑制されます。さらに、もろみ後半で温度を降下させるのは、アルコール濃度が高まった条件下での酵母の死滅を防ぐために有効です。これは、まさにK7グループの特性を活かすのにちょうどよい条件といえます。もろみ品温が低温へシフトしていくことで、主流となったK7グループに好ましい温度条件を提供し、吟醸香の生成が高く酸の生成が低いという特徴がより発揮される結果になり、さらにファインチューニングを重ねて現在のような酒質に至ったと言えるのではないのでしょうか。

●▲■ 余話 3 題

清酒製造技術の観点からはあまり重要ではありませんが、清酒酵母に関する余話として 3 つほど紹介します。

1) 初期のきょうかい清酒酵母の名称

日本醸造協会から初めて頒布された菌株は現在の K1 ですが、当初「純粋培養酵母」と呼ばれていました。明治 45 年 (1912 年) に現在の K2 の頒布が開始されましたが、当時の名称は「試用酵母」でした。この頃、純粋培養酵母 (= K1) は「普通酵母」と呼ばれていたようです。大正 5 年 (1916 年) に現在の K3 が第三号酵母として頒布開始となりました。また、この年から普通酵母は第一号酵母、翌大正 6 年 (1917 年) から試用酵母は第二号酵母のように、現在のような番号の名称となったようです。実は、第三号と同時期から大正 11 年 (1922 年) までの数年間だけ頒布された菌株がありました。当初この株は第四号とされましたが、最も早い時期に頒布中止になりました。第四号が欠番となったためか、その次の大正 13 年 (1924 年) に発売された株も第四号と名付けられました。ただし当時の文献では、初代は旧第四号、二代目は新第四号とされています。現在の K4 は新四号とみて間違いないでしょう。旧第四号は第二号と似て、酒母で死滅しやすかったようです。旧四号の菌株は醸造協会にも残っていないようですし、そのような菌株が存在したことすらほぼ忘れられているようです。

なお表記については、現在は漢字で「協会酵母」ではなく、商標名として平仮名で「きょうかい酵母」とのことです。昭和 40 年代の文献では、すでに「きょうかい酵母」の表記が見られます。

2) K8 の新事実

K8 は、昭和 35 年 (1960 年) に分離、実用化された菌株です。分離源は K6 のストックであり、長らく K6 の変異株とされてきました。ただ、当時 K6 と K7 の使用が広まって行く中で、これらとは異なるタイプを求めて選抜された株ですが、醸造特性としては、高温発酵性で酸が多く、地蓋を形成し後半の切れがよくないというもので、親株の K6 とは異なります。最近になって、DNA 解析から、K6 とは全く別の系統であることが判明しました。図 2 の中では、「清酒酵母 (K7 グループ以外)」に含まれます。違う菌株が K6 のストック中に紛れ込んでいたのか、保存の途中で取り間違えられたのかは不明です。ただし近年、改めてこの株の濃醇な酒質を再評価する向きもあるようです。

	もろみ 日数	最高品温 (°C)	上槽前品温 (°C)	アルコール (%)
灘(兵庫)	17	25.0	18.5	17.5
灘(兵庫)	25	24.1	16.1	18.1
伏見(京都)	17	23.0	13.0	19.4
西条(広島)	19	20.0	13.9	?
西条(広島)	16	19.4	15.5	17.1
三津(広島)	27	18.8	17.0	17.1
今治(愛媛)	24	19.4	12.2	18.2
城島(福岡)	18	22.0	16.5	?
醸試(東京)	17	20.6	12.0	19.0

当時の醸造試験所報告を基に作成

表 1 明治末期のもろみ品温

3) K7 グループの起源

K7 グループの基幹菌株である K6、K7、K9、K10 は遺伝的に極めて近縁です。つまりこれらの菌株には、今と近い性質を持った共通の祖先となる菌株があって、わりあい近い過去に順次に分岐し、独立して進化してきた結果、今の各菌株が形成されたと考えることが出来ます。その共通祖先が何かについては、大きく二つの可能性を挙げられます。一つめは、最も古くに分離された K6 が共通祖先で、他の菌株は、より古くに分離された菌株を使用したもろみなどから、異なる特性を持つ変異体として分離されたというものです。二つめは、K6 も含めて、ある共通の祖先に由来するというもので、低温発酵の普及などが下地となり、それまで蔵内などに潜んでいた K6 や近縁株が清酒醸造環境で能力を発揮することが可能となって、優良菌株として評価され、独立に選抜されたというものです。どちらが本当らしいのか、当時の状況や古い文献、伝聞などの状況証拠から推察が可能な部分もあります。しかし、各菌株ともに優れた醸造特性は維持されていますが、自然の摂理として継代により少しずつ遺伝的な変化が蓄積していきますので、遺伝的状态 (= ゲノム情報) は分離当時とは同一ではなく、その科学的な検証は困難と言えます。

今回は清酒酵母の菌株に注目しましたが、筆者のホームグラウンドであることや、最近になって明治以来の日本醸造協会誌が電子化され、その恩恵も受けたこともあり、やや細部に立ち入りすぎたかもしれません。次回以降ワイン酵母、ビール酵母、焼酎酵母、ウイスキー酵母を順に取り上げていき、その後に品目横断的な考察などを試みたいと思います。 (Text: T.Akao)

主な引用文献

- 江田謙治郎：醸協，20 (11)，2-7 (1925)
- 日本醸造協会七十年史，日本醸造協会，1975
- 渡辺大輔：生物工学，91 (1)，2-9 (2013)
- H. Urbanczyk ら：生物工学，91 (2)，81 (2013)
- 赤尾健：化学と生物，52 (4)，223-232 (2014)

赤尾 健 (あかお たけし)

独立行政法人酒類総合研究所 醸造微生物研究部門 副部門長

(プロフィール)

- 1993 年 東京工業大学大学院修士課程修了。国税庁採用。
- 1994 年 高松国税局 鑑定官室
- 1997 年 醸造研究所 微生物研究室 研究員
- 2002 年 国税庁
- 2004 年 酒類総合研究所
主任研究員 (醸造技術基盤研究部門など)
- 2014 年 同 情報技術支援部門 副部門長
- 2016 年 同 醸造微生物研究部門 副部門長

現在に至る

QA? 本稿に関するご質問・ご意見等は、きた産業 (info@kitasangyo.com) にご連絡ください。筆者に転送いたします。