

Agrobacterium 属細菌の分類の現状

独立行政法人農業環境技術研究所 さわだ ひろゆき つちや けんいち
澤田 宏之・土屋 健一

はじめに

Agrobacterium 属には、根頭がんしゅ病菌や毛根病菌といった重要な植物病原菌が含まれている。そのため、本属に関する研究は植物病理学分野において始められ、病理学上重要な「病原性」が属や種のレベルの分類指標として重視されてきた (ALLEN and HOLDING, 1974)。また、Agrobacterium 属にごく近縁の Rhizobium 属では、マメ科植物に根粒を形成するという性質に基づいて属が定義されてきた (KUYKENDALL et al., 2004)。しかし、これらの性質はいずれもプラスミドの有無に左右されることから、分類基準として用いるのは不適切ではないかとの見方もある (澤田, 2003 ; KUYKENDALL et al., 2004 ; YOUNG et al., 2004)。また、近年になり、Agrobacterium 属やそのプラスミドにかかわる研究は、植物病理学だけでなく他の様々な研究分野でも関心をもたれるようになってきた。そのため、Agrobacterium 属の分類体系をより客観的かつ合理的で、しかも、幅広い研究分野でも使いやすいような形へと修正すべきではないか、という意見も出てきている (澤田・土屋, 2003 ; YOUNG et al., 2003)。

Agrobacterium 属に限らず、細菌分類学の初期においては、動植物に対する病原性といった人間生活にとって重要な少数の表現形質が分類基準として取り上げられ、それに基づいて属や種が定義されるという「人為分類」がごく普通に行われていた。しかし、生理・生化学、遺伝学あるいは分子生物学的な性質に関して菌種間に多様性が見いだされるにつれ、これらの性質が分類や同定のための指標として有効であることが明らかとなっていった。現在の細菌分類学では、このような成果をもとにして「自然分類・系統分類」の構築が試みられている。すなわち、16S リボソーム RNA 遺伝子に基づく分子系統学的なデータをはじめとして、できるだけ多様な性質を総合評価することによって進化の道筋を明らかにし、その道筋を反映するような形で分類体系を構築する、というやり方へと変わりつつある (鈴木ら, 2001)。

Agrobacterium 属の分類に関しても、このような細菌分類学の進歩とともに様々な訂正が実際に試みられてきた。すなわち、人為分類色の強い Agrobacterium 属の分

類体系には、属・種および変種レベルにまたがって複数の問題が複雑に絡み合っていることから (澤田・土屋, 2003 ; YOUNG et al., 2004)、それらを解消することを目指して様々な提案がなされてきた。その結果、三つの分類・命名システムが並立するような状況となっている (表-1A ~ C)。

この三つのシステムは、「どれを使っても間違いではない」という意味では条件の全く同じ選択肢であり、それが一つの土俵に載せられてユーザーの自由な選択にゆだねられている状態である。しかし、どれを使うべきかの判断に困る、同じ学名がシステムによって違う意味で用いられている、など分類のユーザーにとってわかりにくい点も多く、そのために同定や診断を行う際にも混乱が生じている。ここでは、本属の分類における変遷の歴史を簡単に振り返りながら、それぞれのシステムの特徴と今後の展望について述べてみたい。なお、紙面の都合で同定の問題は取り上げなかったため、他の総説 (澤田・土屋, 2003 ; MOORE et al., 2001) などを参照いただければ幸いである。

I 病原性に基づいた人為分類 (表-1A)

1 人為分類群の記載

根頭がんしゅ病や毛根病を対象として病原学的研究が始められた当時は人為分類全盛の時代であり、「病原性」が属や種レベルの分類基準として重視されていた。そのため、これらの病原菌についても病原性に基づいて分類が進められ、人為分類群としての種が記載されていった。すなわち、根頭がんしゅ病菌は「*A. tumefaciens*」、毛根病菌は「*A. rhizogenes*」、*Rubus* 属植物から分離された根頭がんしゅ病菌は「*A. rubi*」として記載された。また、病原性は認められないものの、これらの病原菌と通常の細菌学的検査では区別できないような細菌が土壌から分離されることから、これらを「*A. radiobacter*」として記載し、種のレベルで病原菌とは区別するという措置がとられた。1940年代にこれら4種が Agrobacterium 属を構成する正式なメンバーとして出揃った後、この人為的な分類・命名システム (表-1A) は多くのユーザーに広く用いられるようになっていった (ALLEN and HOLDING, 1974)。

Current Situation of the Taxonomy of the Genus *Agrobacterium*.

By Hiroyuki SAWADA and Kenichi TSUCHIYA

(キーワード: 分類, 命名, 系統, *Agrobacterium*, *Rhizobium*)

表-1 *Agrobacterium* 属内における三つの分類・命名システム間の対応関係^{a)}

分類・命名システム 特徴 ^{b)}	A	B	C
	病原性に基づいた人為分類	種レベルへの自然分類・系統分類の導入	属レベルへの自然分類・系統分類の導入
代表的な引用文献 ^{c)}	BMSB 第1版 (KERSTERS and De LEY, 1984)	BMSB 第2版 (YOUNG et al., 2004)	IJSEM 51: 89 ~ 103 (YOUNG et al., 2001)
属内に認められている五つの自然分類群 ^{d)}			
1	<i>A. tumefaciens</i> biovar 1	<i>A. tumefaciens</i> (Ti)	<i>R. radiobacter</i> (Ti)
	<i>A. rhizogenes</i> biovar 1	<i>A. tumefaciens</i> (Ri)	<i>R. radiobacter</i> (Ri)
	<i>A. radiobacter</i> biovar 1	<i>A. tumefaciens</i> (nonpathogenic)	<i>R. radiobacter</i> (nonpathogenic)
2	<i>A. tumefaciens</i> biovar 2	<i>A. rhizogenes</i> (Ti)	<i>R. rhizogenes</i> (Ti)
	<i>A. rhizogenes</i> biovar 2	<i>A. rhizogenes</i> (Ri)	<i>R. rhizogenes</i> (Ri)
	<i>A. radiobacter</i> biovar 2	<i>A. rhizogenes</i> (nonpathogenic)	<i>R. rhizogenes</i> (nonpathogenic)
3	<i>A. tumefaciens</i> biovar 3	<i>A. vitis</i> (Ti)	<i>R. vitis</i> (Ti)
	<i>A. radiobacter</i> biovar 3	<i>A. vitis</i> (nonpathogenic)	<i>R. vitis</i> (nonpathogenic)
4	<i>A. rubi</i>	<i>A. rubi</i> (Ti) ^{e)}	<i>R. rubi</i> (Ti) ^{e)}
5	未記載	<i>A. larrymoorei</i> (Ti) ^{e)}	<i>R. larrymoorei</i> (Ti) ^{e)}

^{a)} 同じ行にある学名同士は、全く同じ実体を指し示している。したがって、ある菌株に付けられた学名は、同一行上の他の学名にそのまま読み替えることができる。^{b)} 各分類・命名システムの特徴を示した。詳細については本文参照。^{c)} 各分類・命名システムについて説明している最も代表的な文献を挙げた。^{d)} これら五つの自然分類群はそれぞれ種に相当する。^{e)} 種内には今のところ根頭がんしゅ病菌 (Ti) のみが報告されているが、非病原菌 (nonpathogenic) の存在も予想される。

2 biovar システムによる補完

上記のような病原性に基づいた種の記載と並行して、様々な生理・生化学的性質も本属を対象とした分類学的研究に徐々に導入されていった。その結果、*A. rubi* 以外の3種の内部には、生理・生化学的性質の異なる複数の系統が存在していることが明らかになってきた (HOLMES and ROBERTS, 1981)。それらの系統を整理して記載するために、それぞれの種内に変種レベルの分類階級である「生理型 (biovar あるいは biotype)」が設けられた。Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (以下、BMSB と略す) の第1版が刊行された1980年代には、*A. tumefaciens* と *A. radiobacter* の種内にはそれぞれ3種の biovar (biovar 1 ~ 3) が、また *A. rhizogenes* には2種の biovar (biovar 1 および 2) の存在が認められていた (KERSTERS and De LEY, 1984) (表-1A)。

本属におけるこの biovar を用いた分類・命名システム (表-1A) では、「同じ biovar の番号をもつ菌株は、たとえ所属する種が異なっても (つまり、病原性が違っていても)、同じ生理・生化学的性質を示す」ということを表している。すなわち、根頭がんしゅ病菌である *A. tumefaciens* biovar 1, 毛根病菌である *A. rhizogenes* biovar 1, および非病原菌である *A. radiobacter* biovar 1 は、生理・生化学的性質に関しては全く同じであり、いわゆる細菌学的検査によってこれら三つの菌を区別することは不可能である。

II 種レベルへの自然分類・系統分類の導入 (表-1B)

1 biovar は種のレベルの自然分類群である

近年における分子生物学や分類学の進歩とともに、前段で述べた人為分類は様々な問題を抱えていることが浮き彫りになってきた。その中でも特に重要な点は以下の二つである。

病原性に関する分子生物学的な研究の結果、*Agrobacterium* 属細菌の病原性に関わる多くの遺伝子が、染色体ではなくプラスミド (Ti あるいは Ri プラスミド) 上に存在していることが明らかとなっていった。しかも、これらのプラスミドの多くは、他の菌株へと伝達される性質を有しているうえ、菌体内から脱落することもある。したがって、病原性のようなプラスミドの有無に左右される性質を種レベルの分類基準として用いている限り (すなわち、前段で述べたような人為分類 (表-1A) のもとでは)、プラスミドの獲得や脱落が起こる度に分類上の所属が変わってしまうことになる。その結果、一つの菌株の所属する分類群 (種) が一つに定まらず、種レベルの分類が不安定になってしまう、という問題が1980年代に入ってから徐々に指摘されるようになってきた (HOLMES and ROBERTS, 1981; KERSTERS and De LEY, 1984)。

一方、種内変異を記載するために設けられた変種レベ

ルの biovar は、近年の自然分類・系統分類の基準に照らし合わせると、種のレベルで扱うべき自然分類群であることが明らかとなってきた。すなわち、染色体にコードされた様々な性質を用いて解析が行われた結果、biovar 1, 2, 3 および *A. rubi* は、いずれも均一性の高い分類群としてまとまっていることが確認された (OPHEL and KERR, 1990; 澤田, 1994; SAWADA et al., 1993)。

以上の2点を主な根拠として、人為的に定義されてきた *Agrobacterium* 属の種レベルの分類を、自然分類・系統分類に沿った形へ修正すべきであるとの意見も出てきた。すなわち、今まで変種レベルの分類群として扱われてきた biovar 1, 2 および 3 を、種レベルの分類群へと格上げすべきであると考えられるようになってきた (HOLMES and ROBERTS, 1981; KERSTERS and De LEY, 1984)。そして、以下に述べるように1990年代に入ると、筆者らを含めた複数のグループによって実際に提案がなされ、選択肢の一つとして正式にユーザーに提示されていた (表-1B)。

2 種レベルの自然分類群への命名

biovar 1 と biovar 2 に関しては、それぞれに「*A. tumefaciens*」と「*A. rhizogenes*」を学名として与え、種として取り扱うことが提案された (SAWADA et al., 1993; BOUZAR, 1994) (表-1B1, 2)。biovar 3 には「*A. vitis*」という学名が新たに与えられた (OPHEL and KERR, 1990) (表-1B3)。*A. rubi* に関しては、種レベルの自然分類群であることが改めて確認できたことから、今後も従来からの「*A. rubi*」という学名のまま、種として扱うべきであると考えられている (KERSTERS and De LEY, 1984; SAWADA et al., 1993) (表-1B4)。「*A. larrymoorei*」は、ごく最近になり新種として記載されたイチジクの根頭がんしゅ病菌であるが、*A. rubi* と同様に種レベルの自然分類群であることが確認されている (BOUZAR and JONES, 2001) (表-1B5)。以上のようにして、*Agrobacterium* 属の種のレベルへ自然分類・系統分類を導入しようという試みは完了し、属内に五つの種が設けられた (表-1B) (YOUNG et al., 2004)。

III 属レベルへの自然分類・系統分類の導入 (表-1C)

1 属レベルにおける自然分類群とは？

Agrobacterium 属には属レベルにも分類上の問題があることが繰り返し指摘されてきた。すなわち、*Agrobacterium* 属およびその近縁の *Rhizobium* 属はいずれも人為分類群であり、これらの「属の定義」と分子系統学や分子生物学における研究成果との間に整合性が認められないことが、以下のように明らかとなってきた。

Rhizobium 属は根粒菌を構成メンバーとする属であ

り、「根粒菌を含まない種」は正式なメンバーとして受け入れてもらえない状況にある (KUYKENDALL et al., 2004)。この *Rhizobium* 属と *Agrobacterium* 属が近縁であることを示唆するデータは以前から報告されていたが、近年になり、これらの関係について分子系統学的に詳しい解析が行われるようになってきた。その結果、分子系統樹において、*Rhizobium* 属細菌は *Agrobacterium* 属細菌とともに一つの独立した系統 (図-1に *Rhizobium/Agrobacterium* 系統として示した) を形成することが明らかとなった。ただし、いずれの解析例においても、一つの系統内でこれら二つの属のメンバーは無秩序に混在してしまい、それぞれの属ごとにまとまるというような傾向はまったく観察されていない (図-1) (SAWADA et al., 1993; 2003; YOUNG et al., 2001)。

また、病原性や共生窒素固定に関する分子生物学的な研究の結果、これら2属のメンバーは遺伝的性質が類似しており、プラスミドの交換が可能であることが明らかとなってきた。すなわち、*Rhizobium* 属の根粒菌が有している共生プラスミド (Sym プラスミド) は Ti・Ri プラスミドと同様に伝達性であり、Sym プラスミドが伝達された *Agrobacterium* 属細菌が共生窒素固定能を獲得することや、逆に Ti・Ri プラスミドが伝達された *Rhizobium* 属細菌ががんしゅや毛根を誘導することが認められている (KUYKENDALL et al., 2004; YOUNG et al., 2004)。そのため、プラスミドの脱落によって病原性や共生窒素固定能が失われたり、プラスミドの伝達によってこれらの性質が他の菌株へと新たに付与されたりするようなことが、*Rhizobium/Agrobacterium* 系統のメンバー間において進化の過程でも実際に行われてきたと考えられている (KUYKENDALL et al., 2004)。その結果として、それぞれのプラスミドを有する菌株が系統樹上に不規則に点在するような状況 (図-1) がもたらされたのであろう。

このように多様な菌がモザイク状に分布している *Rhizobium/Agrobacterium* 系統の中から、特定のプラスミドを有している菌が人為的に拾い上げられ、属としてまとめられたのが現在の分類体系である。すなわち、Ti・Ri プラスミドを有しているものを *Agrobacterium* 属細菌、Sym プラスミドを有しているものを *Rhizobium* 属細菌として記載してきたわけである (KUYKENDALL et al., 2004; YOUNG et al., 2004)。したがって、これら2属はいずれも進化の過程を考慮することなく便宜的・恣意的にまとめられた人為分類群であり、自然分類・系統分類とは相反するものであることは明らかである。

このようなプラスミドの有無に依存した人為分類が、分類体系そのものを不安定化し、分類・同定の際に混乱をもたらす危険性のあることは、前段の種レベルの問題

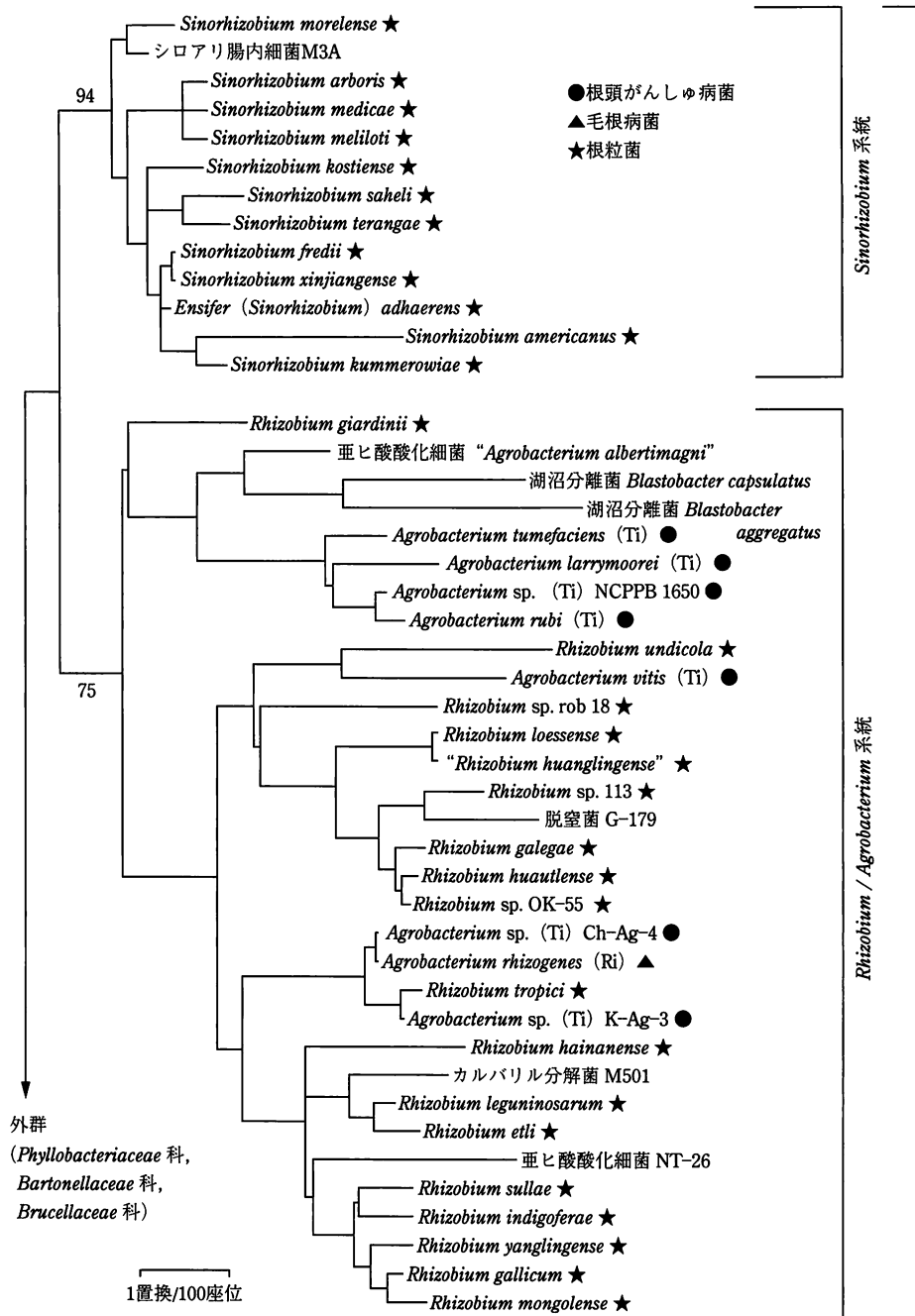


図-1 16S リボソーム RNA 遺伝子に基づいた *Rhizobium/Agrobacterium* およびその近縁細菌の分子系統樹 BMSB 第2版 (Young et al., 2004) において採用された学名を用いて菌株の表記を行った。したがって、*Agrobacterium* 属細菌については、表-1 における B のシステムに従っている。

において述べたとおりである。しかも、この属レベルの人為分類では、もう一つ別の深刻な問題が新たに生じることもわかってきた。すなわち、*Rhizobium/Agrobacterium* 系統には、「病原性や共生窒素固定能の認められない環

境微生物」も多数含まれているが(図-1にもその一部を示した)、今の人為分類のもとでは、このような菌は *Agrobacterium* 属・*Rhizobium* 属のどちらにも正式メンバーとして入れてもらえないのである。そのため、数多

く環境微生物が、正式な学名が付けられないまま「所属不明菌」として放置されている。今後、土壌微生物の研究が進むに従って、このような所属不明菌がさらに増加し、分類・同定の様々な場面で混乱を引き起こすことが危惧されている（澤田・土屋, 2003 ; YOUNG et al., 2003）。

上記のような問題点を解消するために、「様々な性質に関して共通点の多い *Rhizobium/Agrobacterium* 系統を一つの属としてまとめる」という選択肢が考えられた。系統全体を一つの属としてまとめたうえで、属の定義から病原性や共生窒素固定能をはずしておけば、この系統に入るどのような環境微生物も、この属の「新種」として正式に記載することが可能になるわけである。この選択肢は、自然分類・系統分類の観点からも、実用上の利便性の観点からも優れているように考えられることから、その実現のための第1歩として「*Agrobacterium* 属と *Rhizobium* 属を一つの属としてまとめる」ことが筆者らによって提案され（YOUNG et al., 2001）、正式な選択肢の一つとしてユーザーに提示された（表-1C）。

2 統合後の属における命名

統合後の属の名前には、最も早くに記載されていた「*Rhizobium*」が適用されることになる。そこで、統合の時点で *Agrobacterium* 属内に記載されていた五つの種（表-1B1～5）に対して、新しい学名が以下のように与えられた（YOUNG et al., 2001 ; YOUNG, 2004）。すなわち、*A. tumefaciens* (= biovar 1) に対しては「*R. radiobacter*」、*A. rhizogenes* (= biovar 2) に対しては「*R. rhizogenes*」、*A. vitis* (= biovar 3) に対しては「*R. vitis*」、*A. rubi* に対しては「*R. rubi*」、*A. larrymoorei* に対しては「*R. larrymoorei*」が提案された（表-1C1～5）。

IV 自然分類・系統分類では病原性をどう表記すべきか？

属や種のレベルへ自然分類・系統分類が導入され、属や種が自然分類群として整理されると、各菌株の病原性に関する情報を何らかの方法で表示することが必要となってくる。すなわち、表-1B, Cのシステムにおけるそれぞれの種は、「種内に根頭がんしゅ病菌、毛根病菌や非病原菌が混在している」状態になっているので、各菌株の病原性の状態を表記することが実用上求められることになる。

筆者らは本属へ自然分類を導入するに当たり、HOLMES et al.によって提唱された方法（HOLMES and ROBERTS, 1981）を利用して病原性の表記を試みた（YOUNG et al., 2001 ; YOUNG et al., 2004）（表-1B, C）。すなわち、根頭がんしゅ病菌には *tumorigenic* という形容詞を学名の前に付けるか、あるいは、学名の後に (Ti

strain) あるいは (Ti) を付記する。毛根病菌では学名の前に *rhizogenic*, あるいは後に (Ri strain) や (Ri) を付ける。また、非病原菌の場合には *nonpathogenic* を学名に付ける、という表記方法を用いた。この方法は、病原性大腸菌などの医学細菌において用いられている表記（例えば、腸管出血性大腸菌は *enterohemorrhagic Escherichia coli* O157 : H7 と表記される）と基本的に同じである。

V どの分類・命名システムを用いればいいのか？

今まで述べてきたように、*Agrobacterium* 属細菌の分類・命名システムとして現時点で有効な選択肢は三つ存在している（表-1A～C）。ここで注意すべき点は、これらの選択肢はどれも強制力をもっているわけではないということ、いずれの選択肢も命名規約上は有効であり、どれを用いても間違いにはならない、ということである（LINDSTROM, 2002）。すなわち、新しい提案が出たからといって古い学名が廃棄されてしまったわけではなく、どの学名を使うかはユーザーの裁量に任されているのである。それでは、分類のユーザーであるわれわれとしては、とりあえずどの選択肢をどのように用いればいいのであろうか？

表-1Aの「人為分類システム」は、1984年のBMSB第1版（KERSTERS and De LEY, 1984）で採用されていたものであり、現在でも極めて多くのユーザーが実際に使っている。しかも、既知の分類群に属する典型的な病原菌のみを扱っている限りは不都合な場面に出会うことも少ないと思われることから、これからも多くのユーザーがこの人為分類を用いるであろうと予想されている（BROUGHTON, 2003 ; FARRAND et al., 2003）。

表-1Bの「種レベルに自然分類を導入したシステム」については、BMSB第2版（YOUNG et al., 2004）や *Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria*（MOORE et al., 2001）で採用されたことから、今後このシステムを用いるユーザーが徐々に増えていくことも考えられる。

表-1Cの「属レベルへも自然分類を導入したシステム」に関しても、ATCCをはじめとする菌株保存機関などのデータベースで採用されたことから、これから徐々に認知されていく可能性もある。

したがって、今後しばらくの間は、三つのシステムのいずれれもが並行して用いられるという混沌とした状態が続くかもしれない。このようなときに重要なことは、どのシステムの学名を用いているのかを明確に示すことであろう。このうち、表-1Cのシステムを用いる場合は、属名によってそれが明示されているので他のシステ

ムと混同される心配はない。

一方、表-1A, Bのシステムを用いる場合は注意が必要である。特に、「*A. tumefaciens*」と「*A. rhizogenes*」に関しては、全く同じ学名が表-1A, Bで用いられているが、その指し示す中身が異なっているので、どちらのシステムによるものなのかをはっきりと明示することが是非とも必要となる。具体的には、表-1Aのシステムに基づいている場合は、「BMSB 第1版 (KERSTERS and De LEY, 1984) で用いられた分類・命名システムに従う」ということを最初に明記したうえで、学名に「biovarの情報」を必ず付記するべきであろう。表-1Bに従う場合は、「BMSB 第2版 (YOUNG et al., 2004) で用いられた分類・命名システムに従う」ということを明記したうえで、「tumorigenic や (Ri) などの病原性に関する情報」を学名に付記する、という措置が有効ではないだろうか。

いずれにせよ、表-1に示したように「種名(属名と種形容語)だけでなく、それに付随した補助的な表現方法も含めて記す」ことを心掛けていけば、正確に情報を伝えることができるであろう。しかも、将来たとえ別のシステムが一般的になったとしても、その時点で新しい学名へと容易に読み替えることも可能となる。すなわち、表-1において同じ行に記された学名は、互いに全く同じ実体を指し示していることから、同一行上にある「最終的に選ばれたシステムの学名」に差し替えればよいことになる。

おわりに

三つの有効な分類・命名システムが並立するという混沌とした時代の中で、混乱が一定の方向に収束し始めるまでにはまだ長い時間がかかりそうである。最終的に混乱が解消されるまでの過程では、科学的な厳密さに基づいた検証が徹底的に行われていくことであろう。また、ユーザーにとってどのシステムが一番便利で使い勝手が良いか、ということも方向性が検討される際に重要なポイントとして扱われるべきである。

ただし、この利便性に関しては、立場が異なると考え方が違ってくるようである。植物病理学分野のユーザーにとって、表-1Cの「属レベルへも自然分類を導入したシステム」は利点を感じられにくいかもしれない。典型的な病原菌のみを扱っている限りは、表-1Aの「人為分類システム」で間に合う場面が多いと思われるので、分類・命名システムを変更することに伴う混乱を考えると割が合わない、という判断がなされるかもしれない (FARRAND et al., 2003)。また、根粒菌を扱う研究分野でも、同様なとらえ方をされる可能性がある (BROUGHTON, 2003)。

一方、環境修復を目的として汚染物質分解菌をスクリーニングしている研究者や、土壤微生物の生態を基礎的な観点から研究している研究者のように、未知の環境微生物を多数扱うような立場からすると、表-1A, Bのシステムは極めて不便であるといえる。特に、「病原性や共生窒素固定能が認められない環境微生物」は、今までは新種として記載することさえできない、という問題は極めて深刻である (澤田・土屋, 2003; YOUNG et al., 2003)。

したがって、*Rhizobium/Agrobacterium* 系統を研究対象とする研究者の構成が今後どのように変化していくかが、分類・命名システムの方向性を決めるうえで大きな影響を与える要因となるであろう。今までは植物病理と共生窒素固定に関係する研究者によってほぼ独占的に研究が行われてきたが、より広い分野へと研究のすそ野が広がって行くようなことがあると、分類体系に対して求められるものが変わっていく可能性もある。いずれにしても、分類体系のユーザーとなる様々な分野の研究者にとって利便性が高く、しかも学問的な厳密さともバランスのとれた形へと、時間をかけて収束していくことであろう。

引用文献

- ALLEN, O. N. and A. J. HOLDING (1974) : *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*, 8th ed., Williams and Wilkins, Baltimore, p. 264 ~ 267.
- BOUZAR, H. (1994) : *Int. J. Syst. Bacteriol.* 44 : 373 ~ 374.
- and J. B. JONES (2001) : *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 51 : 1023 ~ 1026.
- BROUGHTON, W. J. (2003) : *J. Bacteriol.* 185 : 2975 ~ 2979.
- FARRAND, S.K. et al. (2003) : *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53 : 1681 ~ 1687.
- HOLMES, B. and P. ROBERTS (1981) : *J. Appl. Bacteriol.* 50 : 443 ~ 467.
- KERSTERS, K. and J. De LEY (1984) : *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, vol.1, Williams and Wilkins, Baltimore, p. 244 ~ 254.
- KUYKENDALL, L. D. et al. (2004) : *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd ed., vol.2, Springer-Verlag, New York, (in press).
- LINDSTROM, K. (2002) : *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52 : 2337.
- MOORE, L.W. et al. (2001) : *Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria*, third edition, American Phytopathological Society, Minnesota, p. 17 ~ 35.
- OPHEL, K. and A. KERR (1990) : *Int. J. Syst. Bacteriol.* 40 : 236 ~ 241.
- 澤田宏之 (1994) : 果樹試験場報告特別報告 第5号 : 1 ~ 110.
- (2003) : 土と微生物 57 : 39 ~ 64.
- ・土屋健一 (2003) : 日植病報 69 : 349 ~ 365.
- SAWADA, H. et al. (1993) : *Int. J. Syst. Bacteriol.* 43 : 694 ~ 702.
- et al. (2003) : *J. Gen. Appl. Microbiol.* 49 : 155 ~ 179.
- 鈴木健一朗ら (2001) : 微生物の分類・同定実験法, シュプリンガー・フェアラーク東京, 東京, 291 pp.
- YOUNG, J.M. (2004) : *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54 : 149.
- et al. (2001) : *ibid.* 51 : 89 ~ 103.
- et al. (2003) : *ibid.* 53 : 1689 ~ 1695.
- et al. (2004) : *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd ed., vol.2, Springer-Verlag, New York, (in press).