

わが国で分離されたキウイフルーツかいよう病菌の特徴

澤田 宏之^{a)}

農業生物資源研究所

[〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2]

Characteristics of pathogens causing bacterial canker of kiwifruit in Japan

Hiroyuki SAWADA^{a)}

National Institute of Agrobiological Sciences

1. はじめに

キウイフルーツかいよう病は近年、世界各地で分布を拡大しており、わが国を含む少なくとも16か国で深刻な被害が報告されている（農林水産省, 2016; 澤田, 2016）。その病原細菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*) は多様性に富んでおり (McCann et al., 2013; Butler et al., 2013)，現在、表現型・遺伝型の違いに基づいて「biovar 1, 2, 3, 5, 6」という5つのbiovar（生理型；変種レベルの分類階級）に整理されている（澤田ら, 2016）。また、これらのbiovar間では、病原性関連遺伝子の構成や病原力が異なることも明らかになりつつある (McCann et al., 2013; Fujikawa and Sawada, 2016)。なお、わが国には、このうちの4つ (biovar 1, 3, 5, 6) が分布しており、キウイフルーツ (*Actinidia chinensis*, *A. deliciosa*) やサルナシ (*A. arguta*) などのマタタビ属植物で被害が認められている (Takikawa et al., 1989; 澤田ら, 2016; 澤田, 2016)。

農業生物資源ジーンバンク事業では、サブバンクをはじめとする多くの関係者にご協力頂きながら、キウイフルーツの最重要病害とされている本病を対象として探索・収集を重点的に実施してきた。その結果、わが国で分布が確認されている biovar 1, 3, 5, 6 のいずれに関しても、来歴の異なる菌株を多数収集することができた（表1）。本稿では、これらの所蔵菌株を対象として筆者らが行ってきた特性評価の結果を簡単に紹介しながら、各 biovar の特徴を整理してみたい。

2. 各 biovar の特徴

1) biovar 1

1980年頃に静岡県で *A. deliciosa* に症状が認められたのが、キウイフルーツかいよう病の最初の発生事例とされている。その際に原因菌として見出されたのが biovar 1 である (Takikawa et al., 1989)。ジーンバンクには、6県で分離された、キウイフルーツあるいはサルナシに由来する50株

a) (現所属) 農研機構 遺伝資源センター Genetic Resources Center, NARO

[〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2]

表1. ジーンバンク所蔵のかいよう病菌^{a)}

biovar	別名 ^{b)}	分離源 ^{c)}	採集地	MAFF 番号 ^{d)}	株数
1	Psa 1, キウイフルーツ	愛媛, 香川, 和歌山, 静岡, 神奈川, 新潟		211981, 211982, 211983, 211984, 211985, 211986, 211987, 211988, 212162, 302091, 302092, 302093, 302143, 302144, 302145, 302146, 302966, 302967, 302968, 302969, 302970, 302971, 302972, 613001, 613002, 613003, 613004, 613005, 613006, 613007, 613008, 613009, 613010, 613011, 613012, 613013, 613014, 613015, 613016, 613017, 613018, 613020, 613021, 613022, 613023, 613024	46
	Psa J	サルナシ	神奈川	302133, 302134, 302135, 302136	4
3	Psa 3, キウイフルーツ	佐賀, 福岡, 愛媛, 和歌山		212101, 212102, 212103, 212104, 212105, 212106, 212107, 212108, 212109, 212110, 212111, 212112, 212113, 212114, 212115, 212116, 212117, 212118, 212119, 212120, 212121, 212122, 212145	23
5	Psa 5 キウイフルーツ	佐賀		212054, 212055, 212056, 212057, 212058, 212059, 212060, 212061, 212062, 212063	10
6	- キウイフルーツ	長野		212130, 212131, 212132, 212133, 212134, 212135, 212136, 212137, 212138, 212139, 212140, 212141, 212142	13

a) 2016年5月末日時点での所蔵菌株を示した。

各菌株の詳しい来歴は遺伝資源データベース (http://www.gene.affrc.go.jp/databases/micro_search.php) を参照。

b) 各biovarには様々な別名がある (Butler et al., 2013; McCann et al., 2013; 澤田ら, 2014b, など). 本欄にはそのうちの代表的なもののみを示した。

c) キウイフルーツには*Actinidia chinensis*と*A. deliciosa*が含まれる。

d) MAFF番号を赤字で示した21株のbiovar 1からは、ファゼオロトキシンの產生が確認できなかった(表2). また、赤字で示した8株のbiovar 3からは、Pac-ICE1, 2, 3(表4)がPCR検出できなかった(表3).

のbiovar 1が所蔵されている(表1)。

biovar 1は非特異的毒素の1

種であるファゼオロトキシンを产生することが特徴とされている(Sawada et al., 1997). そこで、所蔵する50株の產生能を生物検定法によって確認したところ、表1でMAFF番号を赤字で示した21株のbiovar 1からは、ファゼオロトキシンの產生が認められなかった(表2). また、これらがファゼオロトキシンの合成遺伝子群(*argK-tox*クラスター; 図1)を保持しているか否かをPCR検定によって調べたところ、MAFF 613017と613018からはシグナルが得られなかったが、それ以外のbiovar 1からは

表2. ジーンバンク所蔵のかいよう病菌で認められた主な表現型

biovar	蛍光色素の產生	API 20NE のプロファイル番号 ^{a)}	ファゼオロトキシンの產生 ^{b)}	コロナチンの產生 ^{c)}
1	-	0047451 ^{d)}	d ^{e)}	-
3	-	0047451 ^{d)}	-	-
5	+	0443451	-	-
6	-	0447451	+	+

+, 陽性; -, 陰性; d, 菌株によって異なる.

a) API 20NEを用いて生理・生化学的性質を検査し、培養3日目の判定結果をもとにプロファイル番号を算出した。

b) 感受性の大腸菌に対する生育阻害活性を指標とした生物検定法(澤田ら, 2016)を用いて調査した。

c) ジャガイモ塊茎を用いた生物検定法(澤田ら, 2016)による。

d) biovar 1では培養後4~5日経過するとゼラチンが遅れて分解され始めたが、プロファイル番号の算出に当たっては陰性として取り扱った。一方、biovar 3では培養期間を延長しても、ゼラチンの分解は認められなかった(澤田ら, 2015)。

e) 50株のbiovar 1のうち、表1でMAFF番号を赤字で示した21株からは、ファゼオロトキシン產生が認められなかった。

増幅が認められた（表3の $argK$ ～ $amtA$ の4つの項目）（澤田ら, 2014a）。以上のことから、產生能の認められなかった21株のbiovar 1（表1で赤字で示した）のうち、生合成遺伝子群がPCR検出できた19株については、產生能を失うような変異がこれらの遺伝子群に蓄積している可能性が考えられる（三好ら, 2012）。

ところで、ファゼオロトキシンの生合成遺伝子群はゲノミックアイランド〔*tox island*と命名した（図1）（Genka et al., 2006）〕の内部に存在していること、*tox island*は元々、他の細菌が保持していたが、水平移動を通じてbiovar 1が獲得したものであることが、我々の解析によって明らかになっている（Sawada et al., 1997；Genka et al., 2006, など）。したがって、生合成遺伝子群がPCR検出できなかったMAFF 613017と613018については、*tox island*を獲得する以前の「biovar 1の祖先型に由来する株」、あるいは、*tox island*が後天的に脱落した「欠損変異株」のいずれかに相当する可能性が考えられる（澤田ら, 2014a）。この点については、今後、これらの菌株の比較ゲノム解析を進めることによって確認したいと考えている。

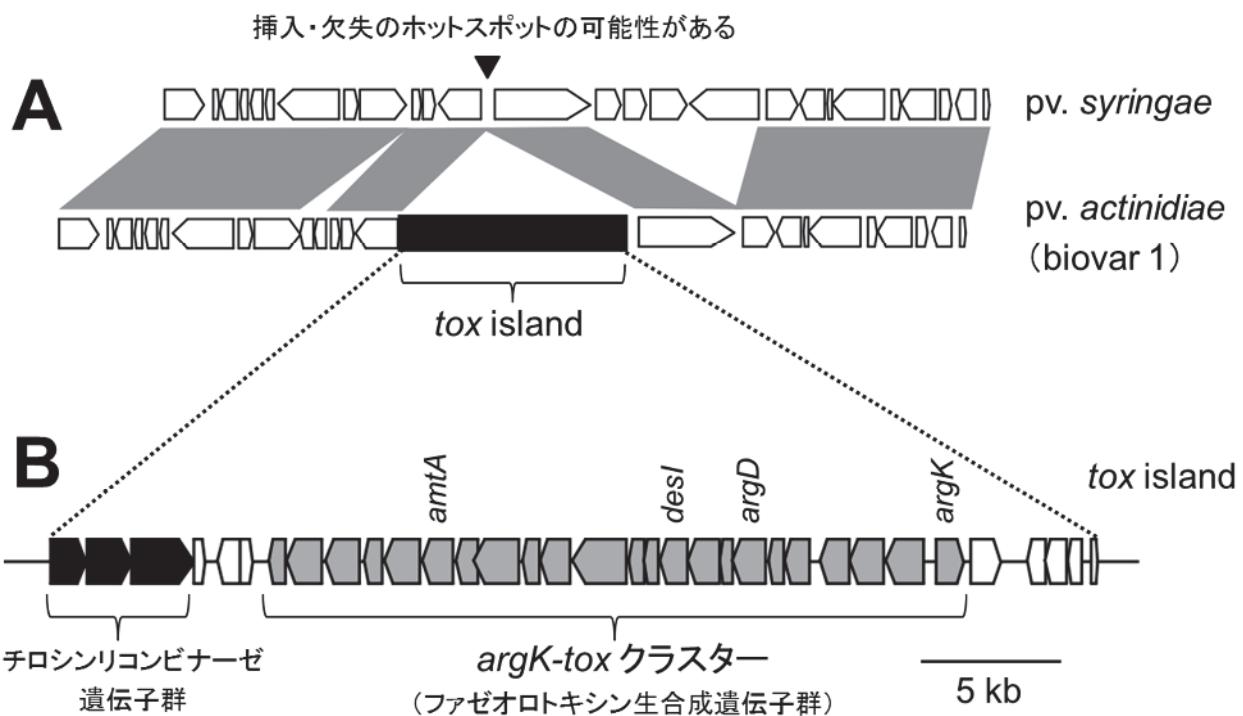


図 1. biovar 1 の染色体における *tox island* の挿入部位付近の構造

A: biovar 1 (下側)、および、近縁の *P. syringae* pv. *syringae* (上側) における、当該領域の遺伝子構成を模式的に示した。

ホモログの関係にある遺伝子同士は、グレーボックスで結んである。biovar 1 における黒塗りの四角で示した部分が、染色体に挿入された *tox island* (約 38kb) である。一方、*P. syringae* pv. *syringae* における相同な部位（黒塗りの矢尻で示した）には、*tox island* のようなゲノミックアイランドは挿入されていない（Genka et al., 2006；澤田ら, 2014b）。

B: *tox island* の構造を詳細に示した。グレーで示した部分が、ファゼオロトキシン生合成遺伝子群〔*argK-tox* クラスター（約 23kb）〕に相当する。*tox island* の左側境界付近には、チロシンリコンビナーゼ（部位特異的組換え酵素の 1 種であり、ゲノミックアイランドやファージの切り出し・挿入に関与する）をコードする遺伝子が 3 つタンデムに存在しており、これらが *tox island* の水平移動に関与した可能性が考えられる（Genka et al., 2006；澤田ら, 2014b）。

biovar 1所蔵菌株の表現型のうち、API 20NEのプロファイル番号に関しては、biovar 3と同じ結果（0047451）が得られた（表2）。ただし、biovar 1では、培養開始後4～5日経過するとゼラチンが遅れて分解され始めるのに対し、biovar 3では陰性のまま変化が認められなかった。また、比較ゲノム解析の結果、エフェクター遺伝子の1つである*hopH3*は、かいよう病菌の中ではbiovar 1にのみ特異的に存在していることが明らかになっている（Fujikawa and Sawada, 2016; McCann et al., 2013）。そこで、*hopH3*を標的としてPCR検定を行ったところ、biovar 1所蔵菌株のすべてから増幅が確認できたのに対し、それ以外のかいよう病菌からは検出できなかった（表3）。したがって、これらの指標は、biovar 1の判別に利用できると考えている（澤田ら、2016）。

2) biovar 3

biovar 3がわが国で初めて確認されたのは2014年であるが（澤田ら、2015），その後も分布の拡大は続いており、現時点では15都県から特殊報が出されるに至っている（農林水産省、2016，など）。biovar 1に比べて被害程度がより大きいとの指摘もあり、地域によっては深刻な問題となっている。ジーンバンクには、4県に由来する23株のbiovar 3が所蔵されている（表1）。

biovar 3は、近年、世界中で猛威を振るっており、わが国を含む少なくとも12か国でその分布が確認されている（農林水産省、2016，など）。なお、わが国では2014年までbiovar 3の検出事例が全く存在しないこと、biovar 3は中国が起源と推測されていること（Butler et al., 2013；Cunty et al., 2015）などから、2014年に初検出されたbiovar 3は、いずれかの分布国よりごく最近になって

表3. ジーンバンク所蔵のかいよう病菌を対象としたPCR検定の結果

PCR検定 の目的	pathovar の同定	biovar の判別	毒素関連遺伝子の検出		Pac_ICEの検出			
			ファゼオロトキシン	コロナチン	ICE共通	ICE1	ICE2	ICE3
PCRの 標的 ^{a)}	ITS <i>hopZ3</i> <i>hopO1-2</i>	<i>hopH3</i> <i>acnB</i> <i>hopH1</i> <i>hopZ5</i> Con002	<i>argK</i> <i>argD</i> <i>desI</i> <i>amtA</i>	<i>cfl</i> <i>corR</i> <i>cmaU</i>	MCP eno	China met	Europe <i>arsH</i>	<i>araC</i> gst
biovar 1	+	+	-	+	-	-	-	-
biovar 3	+	+	-	-	+	-	-	-
biovar 5	+	+	-	-	-	-	-	-
biovar 6	+	+	-	-	-	-	-	-

+、陽性；-、陰性；d、菌株によって異なる。

a) PCRの標的とした各遺伝子領域、プライマー配列、反応条件等の詳細な情報は、澤田ら（2016）に示した。

b) 表1に示した50株のbiovar 1のうち、MAFF 613017と613018からは、ファゼオロトキシン生合成遺伝子群（*argK-tox*クラスター）の指標とした4つの遺伝子（*argK*～*amtA*；図1）が検出できなかった（澤田ら、2014a）。

c) 表1でMAFF番号を赤字で示した8株のbiovar 3からは、Pac_ICE 1（表4）に関連した4つの遺伝子領域（MCP～met）が検出できなかった（澤田ら、2015）。

から侵入したものではないか、と考えられている。また、中国を起源とするbiovar 3は、その後、少なくとも3つの伝搬経路（①中国からニュージーランドへ、②中国からヨーロッパ諸国へ、③中国からチリへ）を通じて、世界各地へと拡散した可能性が指摘されている（Butler et al., 2013；Balestra et al., 2013；Cunty et al., 2015、など）。そこで、以上のような情報を踏まえた上で、わが国への侵入経路を解明するための糸口を探るべく、所蔵菌株と外国産の対照菌株の比較解析を試みた。

その際の指標として利用したのが、biovar 3が保持しているintegrative conjugative element (ICE：宿主の染色体から切り出された後、接合によって他の細菌へと伝達されるタイプのゲノミックアイランド)である。ICEはきわめて変異に富んでおり、これまでにbiovar 3からは、構造や染色体における挿入部位などが異なる7種類のICE (Pac_ICE1, 2, 3, 5, 6, 7, 8) が見出されている（Butler et al., 2015）。このうち、biovar 3における主要なICEとされている「Pac_ICE1, 2, 3」の特徴を表4に示した。なお、前段に記した3つの伝搬経路には、それぞれ、これら主要な3つのICEを保持したbiovar 3が対応しているのではないか、との推測がなされている（Butler et al., 2013, 2015；McCann et al., 2013；Balestra et al., 2013）。すなわち、①、②、③の各経路を通じて、Pac_ICE1, 2, 3を保持したbiovar 3が伝搬された可能性が指摘されている。

biovar 3所蔵菌株のICE保有状況をPCR検定によって調査したところ、表1でMAFF番号を黒字で示した15株のbiovar 3からは、Pac_ICE1に由来するシグナル（表3におけるMCP～metの4つの項目）を得ることができた（澤田ら、2015）。この結果は、わが国へのbiovar 3の伝搬に、①の経路が関与している可能性を示唆するものといえる。しかし、これらの菌株のゲノム解析を行ったところ、ICE領域からさまざまな多型が検出され、これらが保持しているPac_ICE1は多様性に富んでいることが分かつってきた（藤川・澤田、未発表）。また、表1の赤字で示した8株のbiovar 3からは、Pac_ICE1, 2, 3に由来する増幅産物（表3におけるMCP～gstの8つの項目）が全く得られなかった（澤田ら、2015）。以上のこととは、わが国に分布するbiovar 3には、予想以上に多様な変異が存在することを示している。

したがって、biovar 3の侵入源・侵入経路に関して考察するためには、視点の異なるデータをさらに蓄積した上で、慎重に解析を進める必要があ

表4. biovar 3が保持しているPac_ICE1, 2, 3の比較^{a)}

	各ICEを保持したbiovar 3が 検出されている国 ^{b)}	染色体における 挿入部位 ^{c)}
Pac_ICE1	中国、ニュージーランド、日本	att-1
Pac_ICE2	中国、ヨーロッパ諸国	att-2
Pac_ICE3	中国、チリ	att-2

a) biovar 3からはこれまでに7種類のICE (Pac_ICE1, 2, 3, 5, 6, 7, 8) が検出されている（Butler et al., 2015）。本表には、そのうちの主要な3種類のICEを示した。

b) Butler et al. (2013, 2015), McCann et al. (2013), Balestra et al. (2013), 澤田ら (2015)に基づく。

c) ICEが染色体に挿入される際、リジンtRNA遺伝子が標的として利用される。なお、biovar 3にはリジンtRNA遺伝子が2コピーあり、それぞれ、*clpB*近傍と*exsB*近傍に存在している。また、各コピーにおけるICEの挿入部位は、「att-1」と「att-2」と命名されている（Butler et al., 2013, 2015；McCann et al., 2013）。

ると考えている。

なお, biovar 3所蔵菌株の表現型を調べたところ, 前述したように, API 20NEのプロファイル番号に関してbiovar 1と同じ結果が得られた(表2)。しかし, 培養期間を延長してもbiovar 3ではゼラチンの分解が全く認められないことから, 両者の判別は可能である。また, エフェクター遺伝子である*hopH1*と*hopZ5*は, かいよう病菌の中ではbiovar 3のみが保持していることが判明した(Fujikawa and Sawada, 2016; McCann et al., 2013)。そこで, これらを標的としたPCR検定を実施したところ, biovar 3所蔵菌株のすべてから明瞭なシグナルが確認できた(表3)(澤田ら, 2015)。したがって, これらの表現型・遺伝型は, biovar 3を判別する上で有効であろう。

3) biovar 5

biovar 5は2012年に佐賀県北部地域で初めて分離された新規系統であり(澤田ら, 2014a), 今のところ同地域以外では分布が確認されていない。ジーンバンクには10株が所蔵されている(表1)。なお, biovar 5の病原力は他の biovar より弱いと考えられているが, 比較ゲノム解析の結果, 病原性関連遺伝子の構成がかなり異なっていることが明らかになった(Fujikawa and Sawada, 2016)。その成果をもとに設計した特異的プライマーは, biovar 5の判別に有効なことが確認できている(表3のCon002)。また, biovar 5はかいよう病菌の中では唯一, 蛍光色素を産生すること, API 20NEによる検査でも特異的な結果(0443451)が得られることから(表2)(澤田ら, 2014a), これらの表現型も判別指標として有効である。

4) biovar 6

biovar 6は, 2015年に長野県中部地域で見つかった罹病樹から分離された新規系統であり(澤田ら, 2016), ジーンバンクには13株が所蔵されている(表1)。これまでのところ, 他の地域では分布が確認されていないことから, エンデミックな系統の可能性がある。なお, 当該罹病樹は既に伐採されており, その後, biovar 6が新たに検出されるという事例は発生していない。biovar 6の特徴として特筆すべきなのは, ファゼオロトキシンとコロナチンという2つの植物毒素をいずれも産生するという点である(表2, 3)(澤田ら, 2016)。このような特異的な性質は, 植物病理学におけるこれまでの研究の歴史の中でも報告例がなく, 判別指標としても有効性が高いと思われる。この性質をどのようにして獲得したのか, これらの毒素は病原性の発現に対して如何に寄与しているのかなど, biovar 6をめぐる未解明の問題は多く, 今後, ゲノム解析等によって明らかにしたいと考えている。

3. おわりに

キウイフルーツかいよう病菌は東アジア起源であると推測されている(Genka et al., 2006; Butler et al., 2013; McCann et al., 2013; Cunty et al., 2015; 澤田ら, 2014b; 澤田, 2016, など)。すなわち, この地域に自生しているマタタビ属植物(サルナシ, マタタビなど)の表生菌の中から, 遺伝子の水平移動やゲノム再編成等を通じて病原性を獲得するものが出現し, 山中で野生植物の病

原菌として生息していた。その後、これら野生植物の病原菌が、近年になって商業栽培され始めたキウイフルーツと出会うことによって、「キウイフルーツかいよう病」という病気が我々の前に姿を現すに至ったのではないか、と考えられている。

したがって、山中に潜んでいる未知の系統がキウイフルーツと新たに出会い、さらには、それが潜在感染・混入した苗、穂木、花粉等が流通することによって他の地域へも分布を拡大する、という事態が今後も発生する可能性は完全には否定できないであろう。重要なのは、新たに出現した系統を対象として病原学的な研究を遅滞なく実施した上で、得られた情報を利用してかいよう病菌の判別・検出技術を改良し、その有効性の維持・向上を図ることであろう。判別・検出技術は、病原菌の系統に適した防除対策を選択したり、病原菌の新たな分布拡大を阻止する上で、必要不可欠な基幹技術である（澤田ら、2016）。その技術開発を支援するためにも、また、病原菌の生態や分布の実態をより正確に把握するためにも、本病を対象とした探索・収集や特性評価に今後も取り組んでいきたいと考えている。

4. 謝辞

本研究は以下の方々との共同研究として実施した（五十音順）：井手洋一氏（佐賀県庁）、間佐古将則氏（和歌山県果樹試験場）、菊原賢次氏（福岡県農林業総合試験場）、楠元智子氏（愛媛県農林水産研究所）、近藤賢一氏（長野県庁）、篠崎毅氏（愛媛県農林水産研究所）、清水伸一氏（愛媛県農林水産研究所）、中畠良二氏（農研機構）、成富毅誌氏（佐賀県庁）、野口真弓氏（佐賀県果樹試験場）、藤川貴史氏（農研機構）、三好孝典氏（愛媛県農林水産研究所）。また、農研機構の青柳千佳氏と中島比呂美氏には、ご支援・ご協力を賜った。ここに記して深く感謝の意を表したい。

5. 参考文献

- Balestra, G.M., Taratufolo, M.C., Vinatzer, B.A. and Mazzaglia, A. (2013). A multiplex PCR assay for detection of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* and differentiation of populations with different geographic origin. Plant Dis. 97: 472–478.
- Butler, M.I., Stockwell, P.A., Black, M.A., Day, R.C., Lamont, I.L. and Poulter, R.T.M. (2013). *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* from recent outbreaks of kiwifruit bacterial canker belong to different clones that originated in China. PLoS ONE 8: e57464.
- Butler, M.I. and Poulter, R.T.M. (2015). The accessory genome of PSA strains from China, New Zealand, Chile, Italy, Japan and Korea. In 2nd International PSA Symposium Abstract and Programme Book. p. 94, Italy.
- Cunty, A., Cesbron, S., Poliakoff, F., Jacques, M.A. and Manceau, C. (2015). Origin of the outbreak in France of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* biovar 3, the causal agent of bacterial canker of kiwifruit, revealed by a multilocus variable-number tandem-repeat analysis. Appl. Environ. Microbiol. 81: 6773–6789.
- Fujikawa, T. and Sawada, H. (2016). Genome analysis of the kiwifruit canker pathogen

Pseudomonas syringae pv. *actinidiae* biovar 5. Sci. Rep. 6: 21399; doi: 21310.21038/srep21399.

Genka, H., Baba, T., Tsuda, M., Kanaya, S., Mori, H., Yoshida, T., Noguchi, M.T., Tsuchiya, K. and Sawada, H. (2006). Comparative analysis of *argK-tox* clusters and their flanking regions in phaseolotoxin-producing *Pseudomonas syringae* pathovars. J. Mol. Evol. 63: 401–414.

McCann, H.C., Rikkerink, E.H., Bertels, F., Fiers, M., Lu, A., Rees-George, J., Andersen, M.T., Gleave, A.P., Haubold, B., Wohlers, M.W., Guttman, D.S., Wang, P.W., Straub, C., Vanneste, J., Rainey, P.B. and Templeton, M.D. (2013). Genomic analysis of the kiwifruit pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* provides insight into the origins of an emergent plant disease. PLoS Pathog 9: e1003503.

三好孝典・清水伸一・澤田宏之 (2012). ファゼオロトキシン産生能を失ったキウイフルーツかいよう病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*) の愛媛県における出現と分布. 日植病報 78: 92–103.

農林水産省 (2016). キウイフルーツかいよう病の新系統 (Psa3 系統) (更新 2016 年 6 月 20 日). 技術情報等, <http://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/gaicyu/siryou2/index.html>. 農林水産省, 東京 (参照 2016 年 6 月 20 日).

Sawada, H., Takeuchi, T. and Matsuda, I. (1997). Comparative analysis of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* and pv. *phaseolicola* based on phaseolotoxin-resistant ornithine carbamoyltransferase gene (*argK*) and 16S–23S rRNA intergenic spacer sequences. Appl. Environ. Microbiol. 63: 282–288.

澤田宏之・三好孝典・井手洋一 (2014a). *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* の新規 MLSA グループ (Psa5 系統) によって *Actinidia chinensis* に発生したかいよう病. 日植病報 80: 171–184. 澤田宏之・三好孝典・清水伸一・中畠良二・藤川貴史 (2014b). キウイフルーツかいよう病菌の多様性. 植物防疫 68: 660–667.

澤田宏之・清水伸一・三好孝典・篠崎毅・楠元智子・野口真弓・成富毅誌・菊原賢次・間佐古将則・藤川貴史・中畠良二 (2015). わが国で分離された *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* biovar 3 の特徴. 日植病報 81: 111–126.

澤田宏之・近藤賢一・中畠良二 (2016). キウイフルーツかいよう病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*) の新規 biovar (biovar 6) の特徴. 日植病報 82: 101–115.

澤田宏之 (2016). わが国に分布するキウイフルーツかいよう病菌の多様性 – 外来系統の侵入による混乱 –. 学術の動向 21(8): 28–33.

Takikawa, Y., Serizawa, S., Ichikawa, T., Tsuyumu, S. and Goto, M. (1989). *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* pv. nov.: the causal bacterium of canker of kiwifruit in Japan. Ann. Phytopath. Soc. Japan 55: 437–444.