総 説

抗酸菌の分類学

I. 抗酸菌属の定義

東 村 道 雄

国立療養所中部病院
受付昭和54年12月5日

A REVIEW ON THE TAXONOMY OF THE GENUS MYCOBACTERIUM

I. Definition of the Genus Mycobacterium

Michio TSUKAMURA*

(Received for publication December 5, 1979)

Mycobacterium, Rhodococcus, and Nocardia have Type IV cell wall and similar guanine plus cytosine moles %. However, total number of carbons of mycolic acids of mycobacteria ranges from 60 to 90, and is larger than those of rhodococci and nocardiae, 30 to 66. These three genera are differentiated from each other by a number of biochemical and biological characteristics (Table 4). The principal pigment which occupies the major parts of carotenoids is different between Mycobacterium, and Rhodococcus and Nocardia. It is β -carotene in mycobacteria, while it is a substance showing similar absorption maxima with γ -carotene in rhodococci and nocardiae (Table 5). Rhodococcus has a sulfolipid which metabolizes rapidly and takes sulfur from methionine, while Nocardia has no such lipid (Table 6).

The genus Mycobacterium is defined as follows: have Type IV cell wall; show guanine plus cytosine moles %, 62 to 70; total number of carbons of mycolic acids, 60 to 90; if some species contain pigments, the major part of pigments consists of β -carotene; organisms growing on egg media show strong acid-fastness; occur as rods or coccoids; do not form mycelium; non-motile; aerobic; have no endospore; have Gram-positive granules in the cell, but the cell itself is not stained by the Gram stain (in early stages of growth, the whole cells may be stained as black); show positive arylsulfatase; do not utilize sucrose as C source; growth rate is greatly different according to the species (growth after 3 days to 4 weeks). The genus Mycobacterium is divided into two subgenera (Table 4). The two subgenera are differentiated from each other not only by the growth rate but also by other several characteristics.

本編は抗酸菌の分類学の現状を展望しようと意図して 執筆するものであるが,便宜上,次の2編に分けて記述 したい。第1編は「抗酸菌属の定義」,第2編は「抗酸 菌属の菌種」について述べる。

Bergey's Manual of Determinative Bacteriology (第8版) (1974)⁶⁾ によれば、抗酸菌属は、Order Actinomycetales の Family Mycobacteriaceae (抗酸菌科) に属する。

この科には、単一の属すなわち genus *Mycobacterium* (抗酸菌属) しかない。

Actinomycetales の中で、最も近縁の属は Nocardia であるが、最近 Mycobacterium と Nocardia の中間に位置する属として、genus Rhodococcus の存在が Tsukamura (束村)30031) および Goodfellow & Alderson (1977)120 によって提唱されている。 Rhodococcus と Nocardia が抗酸菌

^{*} From the National Chubu Hospital, Obu, Aichi 474 Japan.

Table 1. Comparison of Cell-Wall Type among Corynebacterium, Mycobacterium, Rhodococcus, and Nocardia

Genus	Cell wall type
Corynebacterium	IV
Mycobacterium	\mathbf{IV}
Rhodococcus	IV
Nocardia	IV

In the Type IV, the cell wall peptidoglycolipid contains meso-2,6-diaminopimelic acid, arabinose, galactose, glutamic acid, glucosamine, and muramic acid. The above data were shown by Cummins(1962)¹¹⁷, Yamaguchi(1965)⁴²⁷, Lechevalier & Lechevalier (1965)¹²⁷, Becker *et al.* (1965)²³, and Azuma *et al.* (1968)³⁷.

Uchida & Aida (1979)³) observed that acyl type of the glycan part of the wall of *Mycobacterium*, *Nocardia* and *Gordona* was N-glycolyl type, and the formation of it in *Gordona* was suppressed by the presence of glycerol.

の右隣とすれば、左隣にあたるのは Corynebacterium である。Corynebacterium は Actinomycetales には入らず、Actinomycetes and Related Organisms とされている (Bergey's Manual, 1974)6。

本編で抗酸菌属の定義を明らかにしようとすれば、それは類縁の属である Corynebacterium、Rhodococcus および Nocardia と抗酸菌とを区別することにほかならない。

1. Cell Wall Type

Corynebacterium, Mycobacterium(抗酸菌), Rhodococcus および Nocardia は, Cell Wall Type IV と称する共通の細胞壁構造をもつている(表 1)。この点で, 他の微生物と区別できる。

2. Guanine plus Cytosine Moles %

近縁の 微生物は、G+C Mol % (guanine plus cytosine moles %) で表される DNA base composition が類似していることが知られている。 Mycobacterium, Rhodococcus および Nocardia の3者は、G+C Mol % が58~72の間に位する。一方、Corynebacterium のそれは52~61とされ、上記の3者より低いところにある。この点で、Mycobacterium, Rhodococcus および Nocardia の3者は近縁で、Corynebacterium は上記3者とは、少し離れた位置にあることがわかる(表2)。

3. Mycolic Acids

Corynebacterium, Mycobacterium, Rhodococcus および Nocardia は、長い側鎖をもつ脂肪酸 (chloroform-soluble fatty acids with long, branched chains) すなわち広義の mycolic acids を含有している (狭義の mycolic acids は、Mycobacterium の mycolic acids に対して使用される)。この mycolic acids の炭素数は属によつて異なり、また同じ属でも菌種によつて差がある。したがつて、特に、Mycobacterium, Rhodococcus, Nocardia の3者については、分類学的に重要と考えられて、詳細に研究されてい

Table 2. Comparison of the DNA Base Composition among Corynebacterium, Mycobacterium, Rhodococcus. and Nocardia

Genus	Moles % guanine plus cytosine	References
Corynebacterium	52~61	a
My cobacterium	62~70	ь
Rhodococcus	58~70	С
Nocardia	58~72	d

- a. Yamada & Komagata (1970) 11: Bousfield (1972) 8).
- b. Bönicke (1967)"; Wayne & Gross (1968)"; Crombach (1972)".
- c. Tewfik & Bradley (1967)²⁵; Yamada & Komagata (1970)⁴¹; Bousfield (1972)⁸; Crombach (1972)¹⁰; Mordarski et al. (1977)²⁰.
- d. Bönicke (1967)⁷; Tarnok et al. (1967)², Crombach (1972)¹, McClung (1974)¹, Mordarski et al. (1977)².
 Remark. Tarnok et al. 40 showed low values than others: 53 to 61.

Table 3. Comparison of Total Number of Carbons in Mycolic Acids among Mycobacterium, Rhodococcus. and Nocardia

Genus	Total number of carbons in mycolic acids	References
Mycobacterium	60~90	Asselineau (1966) ³⁾ ;
		Lechevalier et al. (1971)16)
Rhodococcus	34~50	Alshamaony et al.(1976)1);
		Azuma et al. (1974)4);
		Lanéelle et al. (1969)15);
		Yano et al. (1978)43)
Gordona*	52~66	Alshamaony et al. (1976)2)
Nocardia	46~58	Lanéelle et al. (1969)15);
		Lechevalier et al. (1971)16);
		Alshamaony et al.(1976)1);
		Yano et al. (1978) ⁴³⁾

* Gordona Tsukamura (1971)**) is now considered as a synonym of the genus Rhodococcus (Tsukamura (1974)**); Goodfellow & Alderson (1977)**). However, Alshamaony et al. (1976)**) showed that the Gordona bronchialis, G.rubra and G. terrae have more numbers of carbons than other rhodococci.

Remark. Kanetsuna & Bartoli (1972)¹⁴⁾, Mordarska *et al.* (1972)²¹⁾, and Hecht & Causey (1976)¹³⁾ reported a lipid characteristic for nocardiae, LCN-A, Lipid Characteristic for *Nocardia* species, type A.

る。

Mycobacterium の mycolic acids の炭素数は60~90で, 30~66の他の3者とは異なつている(表3)。これに関して Minnikin & Goodfellow (1976)¹⁹⁾ の review がある。 Tsukamura (1971)³⁰⁾ は、喀痰および土壌から分離した弱抗酸性菌の性状をしらべて、それが Mycobacterium と Nocardia の中間に位する属に属するものと考え、これを Gordona と命名した。しかしその後、この中に Rho-

dococcus rhodochrous の type strain が含まれることから、 属名を Rhodococcus とすべきであると考えた(Tsukamura, 1974^{31})。 Goodfellow & Alderson(1977) 12)は、この考えを採用するとともに、従来 Corynebacterium と考えられていた菌を含めて、数種の菌種を追加した。表 3 に示すように、Rhodococcus の mycolic acids の炭素数は $34\sim66$ とされているが、Alshamaony et al.(1976) 12 1 によれば、従来 'rhodochrous' complex とされていた菌の mycolic acids の炭素数は $34\sim50$ であり、Tsukamura(1971) 30 1 の Gordona bronchialis、G. rubra および G. terrae のそれは $^{52}\sim66$ であつて、かなり異なつている。したがつて、この国から Rhodococcus を 2 群に分けることもできる。また mycolic acids 中の double bonds の数は、前者 $^{52}\sim2$ 後者 $^{52}\sim4$ であつた $^{112}\sim2$

4. 生物学的,生化学的性状

「抗酸菌」(Mycobacterium)という日本語が示すように、Mycobacterium は一般に抗酸性が強い。すなわち Ziehl-Neelsen 染色で染めると fuchsin で赤く染まる。これはMycobacterium の大きな特徴であるが、これだけで他の 3 つの属から区分することは困難である。なぜなら、Mycobacterium といえども培養条件によつては抗酸性が弱くなるし、一方では Nocardia が部分抗酸性を示すことが広く知られているからである。また Gordona aurantica のある株にいたつては、抗酸性を示して形態的には Mycobacterium との区別ははなはだ困難である。

また Nocardia は分断菌糸(fragmenting mycelium)を示すことが一つの特徴とされているが,Mycobacteriumでもまれに菌糸を示すという記載がある(例えば,Bergey's Manual(1974)6)。このようにみると,一つの性状で菌を分かつことははなはだ困難であつて,いろいろな性状を総合的に観察して,はじめて属の区別が可能であることがわかる。しかし,著者は,Corynebacterium については経験が乏しいので,以下,主として Mycobacterium,Rhodococcus および Nocardia の区別について述べる。

Mycobacterium は一つの属 (genus) と考えられているが、発育速度が比較的速いものと遅いものとに大別できる。例えば Runyon (1959)²²⁾ は、発育速度の速い Mycobacterium を Group IV として、発育の遅いものから分けている。Tsukamura (1966)²⁶⁾ は、Mycobacterium の計数分類を行なつた結果、Mycobacterium を 2 群に大別できることを観察した。すなわち発育速度の速い菌と遅い菌は、たんに発育速度に差があるだけでなく、種々の生化学的性状でも差があることを見出した。次いでTsukamura (1967)²⁷⁾ は、genus Mycobacterium を、2つの subgenera Mycobacterium と Mycomycobacterium に分けることを提唱した。前者は、おおよそ発育の遅い抗酸菌に相当し、後者は発育の速い抗酸菌に相当する。Rhodococcus が提唱される前の時代には、主として、Mycobac-

terium と Nocardia の区別が問題となつたが、問題とされたのは、発育の速い抗酸菌(subgenus Mycomycobacterium) と Nocardia の区別である。なぜなら、発育の遅い抗酸菌は、その発育速度の遅さのゆえに比較的区別が容易であつたからである。

東村(1967) 28) は、発育の速い抗酸菌と Nocardia の区別点として、まず抗酸性、菌糸の有無のほかに、arylsulfatase 2週反応、trimethylene diamine のN源および C源としての同時利用、硝酸還元反応をあげた。一般に、Mycobacterium では、これらが陽性で、Nocardia では陰性である。その後、Tsukamura (1970) 29) は、mannoseからの酸形成の有無を区別点として追加し、更に Mycobacterium と Nocardia の中間に位置する属 (genus) として Gordona (後の Rhodococcus) を提唱するに及んで、これら3者の区別点を明らかにした300。 Mycobacterium、Rhodococcus および Nocardia を区別する性状として、Tsukamura (1975) 320 があげた成績を表4に示す。このほかに、後に、Goodfellow & Alderson(1977) 120 があげた成績もある。

以下,表4の性状の中で,抗酸性と菌糸の有無について説明をしておく。

抗酸性は培養条件によつて異なるゆえ、ここでは小川 培地または Löwenstein-Jensen 培地のごとき卵培地に接 種して発育した集落をスライドグラスに 塗抹固定し, Ziehl-Neelsen 染色を施した場合とする。 集落をしらべ る時期は、発育の速い菌では3日くらい、発育の遅い抗 酸菌では7~14日くらいとする。このような条件では、 Mycobacterium は視野に認められる菌のほとんど全部が 強抗酸性に染まる。すなわち fuchsin で濃い赤に染まる。 これに対して Rhodococcus は淡紫色の弱抗酸性に染まる ことが多い。Nocardia は弱抗酸性または非抗酸性である が,一部の菌は抗酸性に染まる。抗酸性に染まる部は, 通常、菌糸の一部が桿状の抗酸性を示すか、菌糸内に抗 酸性顆粒があるごとくみえる。Corynebacterium は、Cowan and Steel (1965)9) Ø Manual ₹ \$, Skerman (1967)²³⁾ の Guide にも「非抗酸性」と記されているが, 著者の経験でも抗酸性を呈することはない。また菌糸を 示すこともない。

Bergey's Manual(1974)® をみると、Nocardia は fragmenting mycelium を示すとされ、一方、Mycobacterium もまれに菌糸を示すとされている。しかし著者の見解では、卵培地に培養した菌をみる限り、Mycobacterium は 桿菌または球菌の形態を示し、菌糸を示すことはない。 形態観察で、菌糸があるかないか、または分枝があるかないかは、かなり主観の入る余地がある。桿状菌の重なりを分枝とみあやまる可能性もあると思われる。

菌糸の有無の観察には、film 培地を使用することが望ましいが、これには面倒な手技を要する。最近 Tsuka-

Genus	Species	No. of strains tested	Color in column	Absorption maxima in n-hexane $(m\mu)$	Identification
Mycobacterium	M. kansasii	3	Yellow	425, 450, and 475	β-Carotene
-	M. scrofulaceum	12	Yellow	425, 450, and 475	
	M. aurum	4	Yellow	425, 450, and 475	
	M. phlei	1	Yellow	425, 450, and 475	
Rhodococcus	R. lentifragmentus (formerly, Nocardia rubra)	3	Reddish	435, 460, and 488	A substance resembling
N. coeliaca*	N. coeliaca*	1	Reddish	435, 460, and 488	γ -carotene
Nocardia N. a	N. asteroides	3	Reddish	435, 460, and 488	A substance
	N. farcinica	1	Reddish	435, 460, and 488	resembling
N.	N. polychromogenes	2	Reddish	435, 460, and 488	γ-carotene

Table 5. Comparison of pigments among Mycobacterium, Rhodococcus, and Nocardia

These data have been cited from Tsukamura, M. & Mizuno, S.: Kekkaku 44:207~210, 1969. At that time, six strains were shown as *Nocardia rubra*. However, based on the progress obtained after the above paper, four strains were transferred to the genus *Rhodococcus* and two strains were reclassified as *Nocardia polychromogenes*^{37) 38)}.

The pigments shown in this table are the principal pigment which was considered to contribute to the major parts of colony pigmentation and appeared in column as a large band. Three strains of R.lentifragmentus showed a considerably large second orange band, which showed absorption maxima at 420, 448, and 478 m μ .

Table 6. Differentiation between *Rhodococcus* and *Nocardia* by Thin-Layer Chromatography after Incubation with ³⁵S-Methionine

Genus		Rf values of radioactive spots in thin-layer chromatogram			
	Rf 0.00	Rf 0.18	Rf 1.00		
Rhodococcus	+	+	+		
No cardia	+	_	_		

Cited from Tsukamura, M. and Mizuno, S.: J. Gen. Microbiol. $105:159\sim160$, 1978. Further studies have shown that the spot showing the Rf value 1.00 is eluted to petroleum ether and re-chromatography with this elute has shown only one spot at the Rf value 1.00. This substance is considered to be a sulfolipid which can rapidly take up sulfur atom from methionine.

Rhodococcus および Nocardia では、色素の主要成分が異たっていることがわかつた。

2) ³⁵S-methionine 取り込み後の薄層クロマトグラフィーによる *Rhodococcus* と *Nocardia* の区別

Tsukamura and Mizuno (1975) ³5、は、³5S-methionine と菌とを培養した後、菌体からエーテル・エタノール可溶分を抽出して薄層 chromatography を行ない、薄層上の放射性同位元素の位置を scanning apparatus で記録した。こうして得た ³5S 含有物質の分布が Mycobacteriumでは菌種特有の pattern を示すことを報告した。この手技を Rhodococcus と Nocardia に応用してみると、菌種による pattern の差はなかつたが、属 (genus) 特有の pattern がみられた(表 6)³6°。最も著しい差は、Rhodococcusでは Rf 値 1.00 (展開の front) に大きい放射性 spot が

みられたが、Nocardia ではこれが欠如していた。この spot を石油エーテルで抽出し、再び薄層 chromatography で展開すると Rf 値 1.00 に単一の spot が得られる。この spot は、それが石油エーテル可溶である点からみて sulfolipid の一種であると考えられる。すなわち、Rhodococcus には 35S-methionine の 35S を速やかに取り込む sulfolipid があるのに対し、Nocardia ではこれが欠如している。

6. Mycobacterium, Rhodococcus および Nocardia の分類学的関係

この問題については、Tsukamura (1970, 1975) ²⁹⁾³²⁾ および Tsukamura et al. (1979) ³⁸⁾ の computer による解析の結果が報告されている。発育の速い抗酸菌 (subgenus Mycomycobacterium) と Rhodococcus および Nocardia は、発育の遅い抗酸菌 (subgenus Mycobacterium) に対して遠い距離にある。そして、はじめの3者の中では、Rhodococcus と Nocardia の2者が近い関係にある。この点、Tsukamura (1971) ³⁰⁾ が、 Gordona (後の Rhodococcus) を family Nocardiaceae に入れたことは当を得ていると思われる。

総 括

Mycobacterium, Rhodococcus および Nocardia の 3 つの属は、互いに近縁関係にあり、共通の細胞壁構造 (cell wall Type IV) をもち、また DNA を構成する guanine plus cytosine moles % もほぼ同じである。これらの 3 者は、いずれも mycolic acids を含有するが、その炭素原子数は Mycobacterium が 60~90 であるのに対し、

^{*} This strain is believed to belong to the genus Rhodococcus, but the species name is not yet given.

Rhodococcus と Nocardia は 30~66 である。

抗酸性、菌糸、 β -galactosidase, sucrose のC源としての利用、trimethylene diamine の同時 N, C 源としての利用、mannose からの酸形成、arylsulfatase などは、これらの属を分けるのに有用な性状である。

また Mycobacterium の色素の主要成分は β-carotene であるが、Rhodococcus および Nocardia の色素の主要成分は γ-carotene に似た吸光極大を示す色素であって、Mycobacterium の色素とは異なっている。

Rhodococcus は 35S-methionine から 35S を取り込む sulfolipid をもつが、Nocardia にはこれが欠けている。
Mycobacterium 属は次のように定義される。

"Type IV"の cell wall 構造をもち、 $G+C \mod \%$ は $62\sim70$, mycolic acids の炭素数は $60\sim90$, 色素をもつものでは色素の主要成分は β -carotene である。Ziehl-Neelen 染色で強く抗酸性に染まり、形態は球菌形から長桿菌形まで種々あるが、菌糸を形成することはない。好気性で、運動能がなく、芽胞を有しない。Gram 染色では Gram 陽性の菌体顆粒がみられるが、菌体自体は通常不染である。発育の初期には菌全体が Gram 陽性に染まることがある。arylsulfatase は通常陽性。sucrose を利用しない。発育速度は菌種によつて著しく異なり、卵培地に 3 日で発育するものから、 $3\sim4$ 週を要するものまである。発育の速い抗酸菌と遅い抗酸菌は、発育速度だけでなく、他の種々の性状でも区別できる。

文 献

- Alshamaony, L., Goodfellow, M. and Minnikin, D. E.: J. Gen. Microbiol., 92: 188, 1976.
- Alshamaony, L., Goodfellow, M., Minnikin, D. E. and Mordarska, H.: J. Gen. Microbiol., 92: 181, 1976
- Asselineau, J.: The Bacterial Lipids. Herman, Paris, 1966.
- Azuma, I., Ohuchida, A., Taniyama, T., Yamamura, Y., Shoji, K., Hori, M., Tanaka, T. and Ribi, E.: Biken J., 17: 1, 1974.
- Becker, B., Lechevalier, M. P. and Lechevalier, H. A.: Appl. Microbiol., 13: 236, 1965.
- 6) Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 8th ed., edited by R. E. Buchanan, N. E. Gibbons, S. T. Cowan, J. G. Holt, J. Liston, R. G. E. Murray, C. F. Niven, A. W. Ravin and R. Y. Stanier, p. 1~1246. The Williams & Wilkins, Baltimore, 1974.
- Bönicke, R.: Z. Bakteriol. Parasitenk., Infektionskrank und Hygiene, Abt. I. Orig., 205: 260, 1967.
- 8) Bousfield, I. J.: J. Gen. Microbiol., 71:441, 1972.
- Cowan, S. T. and Steel, K. J.: Manual for the Identification of Medical Bacteria, p. 1~217, The University Press, Cambridge, 1965.
- 10) Crombach, W. H. J.: Antonie van Leeuwenhoek,

- 38:105. 1972.
- 11) Cummins, C.S.: J. Gen. Microbiol., 28: 35, 1962
- 12) Goodfellow, M. and Alderson, G.: J. Gen. Microbiol., 100: 99, 1977.
- 13) Hecht, S. T. and Causey, W. A.: J. Clin. Microbiol., 4: 284, 1976.
- 14) Kanetsuna, F. and Bartoli, A.: J. Gen. Microbiol., 70: 209, 1972.
- 15) Lanéelle, M. A., Asselineau, J. and Castelnuovo, G.: Ann. Inst. Pasteur, 108: 69, 1965.
- Lechevalier, M. P., Horan, A. C. and Lechevalier, H.: J. Bacteriol., 105: 313, 1971.
- 17) Lechevalier, H. and Lechevalier, M. P.: Ann. Inst. Pasteur, 108: 662, 1965.
- 18) McClung, N.M.: Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 8th ed., edited by R. E. Buchanan, N. E. Gibbons, S. T. Cowan, J. G. Holt, J. Liston, R. G. E. Murray, C. F. Niven, A. W. Ravin, and R. Y. Stanier, p. 681~701, The Williams & Wilkins, Baltimore, 1974.
- 19) Minnikin, D. E. and Goodfellow, M.: The Biology of the Nocardiae", edited by M. Goodfellow, G. H. Brownell, and J. A. Serrano, p. 160~219, Academic Press, London, 1976.
- Mordarski, M., Goodfellow, M., Szyba, K., Pulverer, G. and Tkacz, A.: Int. J. Syst. Bacteriol., 27:31, 1977.
- Mordarska, H., Mordarski, M. and Goodfellow, M.: J. Gen. Microbiol., 71: 77, 1972.
- 22) Runyon, E. H.: Med. Clin. North. Amer., 43: 273, 1959.
- 23) Skerman, V. B. D.: A Guide to the Identification of the Genera of Bacteria, 2nd ed., p. 1~303, The Williams & Wilkins, Baltimore, 1967.
- 24) Tarnok, I., Röhrscheidt, E. and Bönicke, R.: Rassegna Pat. App. Resp., 17:3, 1967.
- Tewfik, E. M. and Bradley, S. G.: J. Bacteriol., 94: 1994, 1967.
- 26) Tsukamura, M.: J. Gen. Microbiol., 45: 253, 1966.
- 27) Tsukamura, M.: Tubercle, 48:311, 1967.
- 28) 東村道雄:結核, 42:485, 1967.
- Tsukamura, M.: Japan. J. Microbiol., 14: 187, 1970.
- 30) Tsukamura, M.: J. Gen. Microbiol., 68: 15, 1971.
- Tsukamura, M.: Japan. J. Microbiol., 18:37, 1974.
- Tsukamura, M.: Int. J. Syst. Bacteriol., 25: 329, 1975.
- Tsukamura, M.: Actinomycetes and Related Organisms, 12 (no. 4): 55, 1977.
- 34) 束村道雄·水野松司:結核,44:207,1969.
- Tsukamura, M. and Mizuno, S.: Int. J. Syst. Bacteriol., 25: 271, 1975.
- Tsukamura, M. and Mizuno, S.: J. Gen. Microbiol., 105: 159, 1978.
- Tsukamura, M., Mizuno, S. and Murata, H.: Int. J. Syst. Bacteriol., 25: 377, 1975.
- 38) Tsukamura, M., Mizuno, S., Tsukamura, S. and Tsukamura, J.: Int. J. Syst. Bacteriol., 29: 110, 1979.

1980年6月

- Uchida, K. and Aida, K.: J. Gen. Appl. Microbiol.,
 25: 169, 1979.
- 40) Wayne, L. G. and Gross, W. M.: J. Bacteriol., 96: 1915, 1968.
- 41) Yamada, K. and Komagata, K.: J. Gen. Appl.
- Microbiol., 16: 215, 1970.
- 42) Yamaguchi, T.: J. Bacteriol., 89:444, 1965.
- 43) Yano, I., Kageyama, K., Ohno, Y., Masui, M., Kusunose, E., Kusunose, M. and Akimori, N.: Biomed. Mass Spectrometry, 5:14, 1978.