会 長 講 演

青枯病菌の遺伝的多様性と病害防除戦略[†]

土屋 健一*

TSUCHIYA, K.*: Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* and disease management strategy

Ralstonia solanacearum (Smith)

Yabuuchi *et al.*, 1996 はトマト、ナス、ジャガイモ、バナナ等に青枯病を、またタバコには立枯病と、それぞれ萎凋症状を引き起こす土壌伝染性の病原細菌としてその存在が知られている。本細菌は熱帯、亜熱帯、温帯

地域を中心に世界各地に分布し、ナス科ほか 50 科 200 種を越える重要な経済作物の安定生産にとって最も大きい阻害要因の 1 つとなっている (Hayward, 1991, 1994a)。

青枯病菌は遺伝的に多様であり、宿主範囲、地理的分布、病原性、疫学的特徴、生理・生化学的性質等で異なる系統の存在が広く知られており、このような種内変異の解明のため様々な分類方法が検討されてきた (堀田・土屋, 2009)。

本菌はこれまで約 50 年間以上、宿主範囲の違いに基づくレース (race) と生理的性質の違いに基づく biovar (生理型) の 2 つの基準による分類が世界的に頻用されてきた (Denny and Hayward, 2001; Hayward, 1964, 1994b)。

最近 30 年間は、分子生物学的手法を用いた解析が進み、青枯病菌は単一種というよりむしろ複数種の複合体 (species complex) と定義する方が適切であると考えられ (Gillings and Fahy, 1994; Poussier *et al.*, 2000b; Villa *et al.*, 2005), 新しい分類体系の提案がなされてきた (Fegan and Prior, 2005; Remenant *et al.*, 2011)。

ここでは、青枯病菌の分類の現状、それに基づく系統間の遺伝的多様性の存在、とくに近年、わが国で継続的または新たな問題となっているジャガイモ系統およびショウガ系統の遺伝的および病原学的特性を中心として、さらに本病の防除戦略について紹介したい。

1. 青枯病菌の分類の現状

青枯病菌の分類には、従来より病原性 (宿主範囲および分離宿主) の違いに基づくレース (race), および生理的性質 (数種類の炭素源の代謝) の違いに基づく biovar という 2 つの異なるアプローチが頻用され (Hayward, 1991), これまでに 5 つのレース (Buddenhagen and Kelman, 1964; Denny and Hayward, 2001; He, 1986) と 6 つの biovar (Hayward, 1964; Hayward, 1994b) が知られている。

レース 1 はタバコ、トマトなど多くのナス科植物、雑草類、2 倍体バナナを、レース 2 は 3 倍体バナナ、ヘリコニアを、レース 3 はジャガイモ、トマトを、レース 4 はショウガを、レース 5 はクワをそれぞれ犯す。一方、6 つの biovar (1, 2, N2, 3, 4 および 5) は 6 種類の糖および 3 種類の糖アルコールからの酸の産生能の違いに基づき、それぞれ類別されている。本分類システムは、多様な環境に存在する本菌系統の分布や動態を把握するには充分とは言えず、より正確かつ詳細に各菌株の特性を明らかにできる有効なシステムが必要とされた。

Palleroni and Doudoroff (1971) は、biovar の異なる青枯病菌株間の DNA-DNA 相同性が同一種の基準以下 (70% 以下) であることを明らかにし、別種に相当する違いがあることが示唆されていた。1989 年以降、様々な分子生物学的手法 (RFLP, rRNA 遺伝子等の塩基配列, rep-PCR 等) を用いた解析により本菌を分類・識別する試みが行われてきた。

病原性関連遺伝子 (*hrp*) などをプローブに用いた制限酵素断片長多型解析 (RFLP) により、本菌が地理的分布の異なる二つの系統 (division) に大別され、division I (アジア、オーストラリア産菌株), division II (中米、中南米由来菌株) と biovar の分布には密接な関連性が示された (Cook *et al.*, 1989)。さらに、細菌の rRNA 遺伝子 (16S, ITS), 病原性関

[†] 平成 26 年 6 月 2 日 平成 26 年度大会で行われた会長講演の要旨の和文版

* 九州大学大学院農学研究院 Graduate School of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan

連遺伝子 (*hrpB*, *egl* 等) およびハウスキーピング遺伝子 (*mutS*, *gyrB* 等) の塩基配列情報を基に, 世界各地の青枯病菌および近縁種が相次いで系統解析された結果, いずれの遺伝子情報を用いても青枯病菌が4つのクラスターに明瞭に区別されることが判明した (Castillo and Greenberg, 2007; Fegan *et al.*, 1998; Poussier *et al.*, 2000a, b; Villa *et al.*, 2005; Wicker *et al.*, 2012). Fegan and Prior (2005) は各クラスターを *phylo-type* と命名し, これらを青枯病菌の種または亜種レベルの違いに相当する分類群として扱うことを提案した. これは以前に提案されていた分類群 (*division*, *subdivision*) の概念を再編したものである. 各 *phylo-type* に属する青枯病菌は, *phylo-type* I (アジア地域由来), *phylo-type* II (アメリカ由来), *phylo-type* III (アフリカ大陸および周辺諸島由来), および *phylo-type* IV (インドネシア由来) として, それぞれ地理的分布, 特定のレース, *biovar* との関連が示された.

各 *phylo-type* は, さらに *endoglucanase* 遺伝子 (*egl*) の保存領域の塩基配列の違いに基づき複数の *sequevar* に細分類され, 現在までに52の *sequevar* が提案されている (Fegan and Prior, 2005; Wicker *et al.*, 2012). 本分類体系は, 従来の分類方法と矛盾せず, むしろ補足的, 付加的な意味があること, などの利点から, 現状では世界的に広く受け入れられている. さらに, *rDNA-ITS* 領域の塩基配列情報に基づくマルチプレックスPCRが開発され, 各 *phylo-type* の簡易識別が容易になり, 日本を含む世界各地の青枯病菌の *phylo-type* の解析が進んだ (堀田・土屋, 2012; Waki *et al.*, 2013).

2. 日本産青枯病菌の遺伝的多様性

日本においては, これまでに24科46種の植物で青枯病の発生が報告されている (堀田・土屋, 2009, 2012). また, 青枯病菌の系統として, レース1, 3, 4および *biovar* N2, 3, 4が存在する (Horita and Tsuchiya, 2001; Horita *et al.*, 2005, 2010; 森田ら, 1996; 土屋, 2008; 矢野ら, 2005).

一方, 最新のDNA情報に基づく日本産青枯病菌の分類では, 2つの *phylo-type* (I, IV) および11の *sequevar* に類別され, *Phylo-type* I はさらに9つの, *phylo-type* IV は2つの *sequevar* にそれぞれ細分類される (堀田・土屋, 2012; Waki *et al.*, 2013). *Phylo-type* II および III の株はこれまで日本国内では分離されていない. 日本産菌株の *phylo-type* は *biovar* および分離宿主と関連しており, ジャガイモ由来の *biovar* N2 の菌株のみが *phylo-type* IV に, *biovar* 3, 4 のジャガイモ分離株, およびそれ以外の植物からの分離株は全て *phylo-type* I に属する (堀田・土屋, 2009). *Phylo-type* I の菌株は広範囲の作物, 地域から分離されるのに対し, *phylo-type* IV の株は特定のジャガイモ栽培地域からのみ分離される. 同

様に, いくつかの *sequevar* も特定のレース, 分離宿主または地理的分布との関連性が示されている (堀田・土屋, 2012; Waki *et al.*, 2013).

日本産ジャガイモ青枯病菌の遺伝的および病原学的特性

日本国内では戦後1950年前後に北海道で, また1960年代以降より主に長崎県など西南団地においてジャガイモ青枯病が多発し, 40年以上にわたって, 断続的かつ広範囲に発生しており, 1999年以降, 沖縄本島においても青枯病の発生が認められた (Horita and Ooshiro, 2002; 片山・木村, 1986; Suga *et al.*, 2013). 国内産ジャガイモ青枯病菌は, 3つの *biovar* (N2, 3, 4) と2つの *phylo-type* (I, IV) にそれぞれ類別され, *phylo-type* I/*biovar* 4 と *phylo-type* IV/*biovar* N2 が普遍的に分布している. 一方, *phylo-type* I/*biovar* 3 は地域限定的 (長崎, 沖縄県) に分布する (Horita *et al.*, 2010). 近年, 世界各地で発生, 伝播が問題となっている *phylo-type* II/*biovar* 2 (アメリカ系統) は, これまで日本では分離されていない (Elphinstone, 2005; Nouri *et al.*, 2009; Swanson *et al.*, 2005). これは, 我が国の植物防疫法に基づき, これまで国内産の種イモのみが流通し, 海外からの種イモの輸入が厳密に制限されていることに起因すると推察される (堀田ら, 2012).

国内産ジャガイモ分離株は, 各種植物に対する病原性の違いから, 17の病原型に類別された. また2つの *Phylo-type* 間でナスおよびヒラナス, そしてトマト品種に対する病原性に異なった (Suga *et al.*, 2013). *Phylo-type* IV は, 日本ではジャガイモのみから分離されるが, 韓国などではトマトからの分離報告があり (Jeong *et al.*, 2007), 今後, 国内における同系統のトマト感染に対する注意が必要である. また, 本病に対する抵抗性育種素材である野生種 (*Solanum phureja*) (Boshou, 2005) 由来の抵抗性を保持する育成系統が *phylo-type* IV の菌株に対して感受性を示した (Suga *et al.*, 2013). 今後, 新品種の導入に際して, 現状の *phylo-type* I 系統に加えて, *phylo-type* IV 系統に対する抵抗性検定や, 抵抗性育種素材の探索・開発を行う必要がある.

日本におけるショウガ科植物青枯病菌の系統と伝播 青枯病菌ショウガ科植物系統 (レース4) は, これまでハワイを含むアジア太平洋地域, およびアジア数カ国等で発生し, 問題となってきた (Hayward, 1994a).

わが国では, 1995年に高知県のクルクマ (*Curcuma alismatifolia*) で報告され (森田ら, 1996), 同県内のショウガおよびミョウガで病気の発生が相次いだ (Tsuchiya *et al.*, 2005; 矢野ら, 2005). 2005年以降, 同県以外での発生拡大が確認されている (Waki *et al.*, 2013). 高知県産分離株はいずれも *biovar* 4 であったが, その後, 栃木県産ショウガ分離株で *biovar* 3 が確認された (土屋, 2008; Waki *et al.*, 2013).

これらの分離株は、rep-PCR DNA フィンガープリント解析により、主に2つのDNAタイプ(I, II)に類別され、タイプIはタイ産株と、タイプIIは中国・オーストラリア産株とそれぞれ高い相同性を示した(Tsuchiya *et al.*, 2005). 両DNAタイプを識別するPCR用プライマーが開発され(Horita *et al.*, 2004), 日本産株の大半がタイプIに、残りの一部がタイプIIにそれぞれ判別された(Waki *et al.*, 2013). さらに、*egl* 遺伝子の塩基配列情報から、日本産および海外産系統は、phyloptype I内の6つのsequevar グループのいずれかに類別され、それぞれ分離宿主、地理的分布および上記DNAタイプ(I, II)との関連が認められた(Waki *et al.*, 2013). 一方、少数の日本産分離株が、未同定のsequevarに判別されたことから、アジア各国で遺伝的に異なる系統が無病徴感染した種子根茎などを介して、国内伝播している可能性が示唆された。

一方、タイプI株はショウガ、ミョウガおよびクルクマのいずれにも強い病原性を示したのに対し、タイプII株はショウガのみに強病原性であった(Tsuchiya *et al.*, 2005; 矢野ら, 2011). 他植物との交交互種の結果、ショウガ科植物由来の菌株のみがショウガに強い病原性を示すことが明らかとなった。また、タイプIの分離株はジャガイモに強い病原性を示すが、それ以外のナス科作物およびピーナッツには弱・非病原性であった(矢野ら, 2011). これに対して、タイプIIの分離株は、ナス科作物に強い病原性を示し、DNAタイプと病原学的特性との密接な関連性が示唆されるとともに、国内における病原菌の伝播に関わる潜在宿主となりうる可能性が示唆された。

3. 青枯病の防除戦略

難防除土壌病害である青枯病に対する効果的な防除戦略としては、耕種的防除(輪作、間作、土壌改良、土壌消毒等)や化学的防除(薬剤)、生物的防除(拮抗微生物等)、および宿主抵抗性(品種抵抗性、誘導抵抗性)の利用など、それぞれの防除技術を、総合的病害虫管理(Integrated pest management: IPM)体系の中で、有効に組み合わせた総合的な対策が重要である。たとえば、抵抗性台木を用いて、台木株内での病原菌の移行・増殖を抑制するために高接ぎ木法を適用したセル苗により、穂木での感染・発病の抑制と、土壌還元消毒による病原菌密度の低減効果とを組み合わせることによって、より高い防除効果が期待できる(鍛冶原・中保, 2014; 門馬, 2013). また、抗菌植物を利用した土壌消毒(大城, 2008)や抵抗性誘導剤(プラントアクチベーター)(Takahashi *et al.*, 2006)なども、化学くん蒸剤の代替技術の選択肢となる。さらに、青枯病に対する生物的防除に

ついては、近年、エージェントとして、定着性に優れる *Pseudomonas* spp. などの植物生育促進性内生細菌(PGPEB)が、また発病抑制機構についてもサリチル酸シグナル伝達系が関与する誘導抵抗性発現等が報告されている(Hoang *et al.*, 2011).

おわりに

青枯病菌の phyloptype/sequevar による分類体系は、1) 従来のレース/biovar システムでは判別困難であった表現型を共有する多様な系統や、同じ条件下での試験が困難な菌株について、2) 公開データベースに基づくDNA情報を用いた共通基準での比較により正確で詳細な類縁関係や相互識別が可能となり、3) 従来の分類方法と矛盾なく、判別体系が構築できる、などの利点から、現状では世界的に広く受け入れられており、系統間の遺伝的多様性の解析ならびに遺伝子診断技術の確立にも貢献できよう。一方、本システムは、1) 種、亜種レベル以下の分類基準であり(将来的に種、亜種レベルに再編する提案もある)、2) 解析菌株数の増加にともなう新規sequevar系統の設定に対する基準の明確化、3) 他の表現形質との関係の検討等、情報の蓄積により、さらに改善すべき余地がある。

青枯病の防除においては、IPMの中で、様々な防除技術を効果的に組み合わせて総合的に対処することが重要と考える。ジャガイモやショウガの青枯病では、無病徴感染した種苗の流通により、遺伝的に異なる病原系統が各地域内や国境を越えて伝播することが危惧される。したがって、予防ならびに防除においては、汚染圃場からの病原菌の除去とともに、健全な種イモや種子根茎の供給が重要なポイントとなる。

これらを新たに導入または輸入する場合は、原産地についての事前調査が必要であり、作物の栽培状況や青枯病の発生・被害状況、病原菌の系統などに応じて、地域ごとに独自の防除対策をとる必要があろう。国内産種イモの管理における簡便かつ正確な青枯病菌の診断システムの開発を含め、輸入後の検疫対策など様々な方策について検討する必要がある。

謝辞：ここで紹介した研究成果は、農業生物資源研究所、農業環境技術研究所等の共同研究者、および九州大学植物病理学研究室の教員ならびに学生諸氏の多大の協力と努力によって得られたものである。また、本研究に必要な菌株や情報を提供頂いた国内外の研究協力者に心からお礼申し上げます。また、私達の研究の多くは、農林水産省、文部科学省、日本学術振興会からの研究費により行われた。

引用文献

- Boshou, L. (2005). A broad review and perspective on breeding for resistance to bacterial wilt. In *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum* Species Complex (Allen, C., Prior, P. and Hayward, A.C., eds.), pp. 225–238, APS Press, St. Paul.
- Buddenhagen, I. and Kelman, A. (1964). Biological and physiological aspects of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2: 203–230.
- Castillo, J.A. and Greenberg, J.T. (2007). Evolutionary dynamics of *Ralstonia solanacearum*. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 1225–1238.
- Cook, D., Barlow, E. and Sequeira, L. (1989). Genetic diversity of *Pseudomonas solanacearum*: Detection of restriction fragment length polymorphisms with DNA probes that specify virulence and the hypersensitive response. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2: 113–121.
- Denny, T.P. and Hayward, A.C. (2001). Gram-negative bacteria: *Ralstonia*. In *Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria* (3rd ed.) (Schaad, N.W., Jones, J.B. and Chun, W., eds.), pp. 151–174, APS Press, St. Paul.
- Elphinstone, J.G. (2005). The current bacterial wilt situation: a global overview. In *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum* Species Complex (Allen, C., Prior, P. and Hayward, A.C., eds.), pp. 9–28, APS Press, St. Paul.
- Fegan, M., Taghavi, M., Sly, L.I. and Hayward, A.C. (1998). Phylogeny, diversity and molecular diagnostics of *Ralstonia solanacearum*. In *Bacterial Wilt Disease: Molecular and Ecological Aspects* (Prior, P., Allen, C. and Elphinstone, J., eds.), pp. 19–33, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Fegan, M. and Prior, P. (2005). How complex is the “*Ralstonia solanacearum* species complex”? In *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum* Species Complex (Allen, C., Prior, P. and Hayward, A.C., eds.), pp. 449–461, APS Press, St. Paul.
- Gillings, M.R. and Fahy, P. (1994). Genomic fingerprinting: Towards a united view of the *Pseudomonas solanacearum* species complex. In *Bacterial Wilt: the Disease and its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum* (Hayward, A.C. and Hartman, G.L., eds.), pp. 95–112, CAB International, Wallingford.
- Hayward, A.C. (1964). Characteristics of *Pseudomonas solanacearum*. *J. Appl. Bacteriol.* 27: 265–277.
- Hayward, A.C. (1991). Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 29: 65–87.
- Hayward, A.C. (1994a). The host of *Pseudomonas solanacearum*. In *Bacterial Wilt: the Disease and its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum* (Hayward, A.C. and Hartman, G.L., eds.), pp. 9–24, CAB International, Wallingford.
- Hayward A.C. (1994b). Systematics and phylogeny of *Pseudomonas solanacearum* and related bacteria. In *Bacterial Wilt: the Disease and its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum* (Hayward, A.C. and Hartman, G.L., eds.), pp. 123–135, CAB International, Wallingford.
- He, L.Y. (1986). Bacterial wilt in the People's Republic of China. In *Bacterial Wilt Disease in Asia and the South Pacific* (Persley, G.J., ed.), pp. 40–48, ACIAR Proc. No. 13, Canberra.
- Hoang, H.L., Furuya, N., Takeshita, M. and Tsuchiya, K. (2011). Biocontrol of bacterial wilt of tobacco via induced resistance by endophytic bacteria. *Phytopathology* 101: S72.
- Horita, M. and Tsuchiya, K. (2001). Genetic diversity of Japanese strains of *Ralstonia solanacearum*. *Phytopathology* 91: 399–407.
- Horita, M. and Ooshiro, A. (2002). Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* strains isolated from potato and balsam pear in Okinawa Island. *Bacterial Wilt Newsl.* 17: 23.
- Horita, M., Yano, K. and Tsuchiya, K. (2004). PCR-based specific detection of *Ralstonia solanacearum* race 4 strains. *J. Gen. Plant Pathol.* 70: 278–283.
- Horita, M., Tsuchiya, K. and Ooshiro, A. (2005). Characteristics of *Ralstonia solanacearum* biovar N2 strains in Asia. *J. Phytopathol.* 153: 209–213.
- 堀田光生・土屋健一 (2009). 青枯病菌 *Ralstonia solanacearum* の分類の現状と課題. *日植病報* 75: 297–306.
- Horita, M., Suga, Y., Ooshiro, A. and Tsuchiya, K. (2010). Analysis of genetic and biological characters of Japanese potato strains of *Ralstonia solanacearum*. *J. Gen. Plant Pathol.* 76: 196–207.
- 堀田光生・土屋健一 (2012). 微生物遺伝資源利用マニュアル No. 12 (改訂第2版) 青枯病菌 *Ralstonia solanacearum*. pp. 1–32, 農業生物資源研究所, つくば.
- 堀田光生・菅 康弘・大城 篤・土屋健一 (2012). 日本産ジャガイモ青枯菌の遺伝的および生理的特性. *植物防疫* 66: 274–276.
- Jeong, Y., Kim, J., Kang, Y., Lee, S. and Hwang, I. (2007). Genetic diversity and distribution of Korean isolates of *Ralstonia solanacearum*. *Plant Dis.* 91: 1277–1287.
- 鍛冶原寛・中保一浩 (2014). 夏秋栽培での高接ぎ木法によるトマト青枯病防除. *植物防疫* 68: 75–78.
- 片山克己・木村貞夫 (1986). ジャガイモ青枯病の発生生態と防除に関する研究. 第1報 発生生態と病原細菌の系統. *長崎総農林試研報* 14: 1–30.
- 門馬法明 (2013). 土壌還元消毒法によるトマト萎凋病菌の道度低減効果のメカニズム解析. *植物防疫* 67: 210–213.
- 森田泰彰・矢野和孝・土屋健一・川田洋一 (1996). *Curcuma alismatifolia* に発生した青枯病. *四国植防* 31: 1–6.
- Nouri, S., Bahar, M. and Fegan, M. (2009). Diversity of *Ralstonia solanacearum* causing potato bacterial wilt in Iran and the first record of phylotype II/biovar 2T strains outside South America. *Plant Pathol.* 58: 243–249.
- 大城 篤 (2008). アメリカフウロを利用した青枯病の防除. *植物防疫* 62: 90–95.
- Palleroni, N.J. and Doudoroff, M. (1971). Phenotypic characterization and deoxyribonucleic acid homologies of *Pseudomonas solanacearum*. *J. Bacteriol.* 107: 690–696.
- Poussier, S., Prior, P., Luisetti, J., Hayward, C. and Fegan, M. (2000a). Partial sequencing of the *hrpB* and endoglucanase genes confirms and expands the known diversity within the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Syst. Appl. Microbiol.* 23: 479–486.
- Poussier, S., Trigalet-Demery, D., Vandewalle, P., Goffinet, B., Luisetti, J. and Trigalet, A. (2000b). Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* as assessed by PCR-RFLP of the *hrp* gene region, AFLP and 16S rRNA sequence analysis, and identification of an African subdivision. *Microbiology* 146: 1679–1692.

- Remenant, B., de Cambiaire, J.-C., Cellier, G., Jacobs, J.M., Mangenot, S., Barbe, V., Lajus, A., Vallenet, D., Medigue, C., Fegan, M., Allen, C. and Prior, P. (2011). *Ralstonia syzygii*, the blood disease bacterium and some Asian *R. solanacearum* strains form a single genomic species despite divergent life-styles. PLoS ONE 6: e24356.
- Suga, Y., Horita, M., Umekita, M., Furuya, N. and Tsuchiya, K. (2013). Pathogenic characters of Japanese potato strains of *Ralstonia solanacearum*. J. Gen. Plant Pathol. 79: 110–114.
- Swanson, J.K., Yao, J., Tans-Kersten, J. and Allen, C. (2005). Behavior of *Ralstonia solanacearum* race 3 biovar 2 during latent and active infection of geranium. Phytopathology 95: 136–143.
- Takahashi, H., Ishihara, T., Hase, S., Chiba, A., Nakaho, K., Arie, T., Teraoka, T., Iwata, M., Tugane, T., Shibata, D. and Takenaka, S. (2006). Beta-cyanoalanine synthase as a molecular marker for induced resistance by fungal glycoprotein elicitor and commercial plant activators. Phytopathology 96: 908–916.
- Tsuchiya, K., Yano, K., Horita, M., Morita, Y., Kawada, Y. and d'Ursel C.M. (2005). Occurrence and epidemic adaptation of new strains of *Ralstonia solanacearum* associated with *Zingiberaceae* plants under agro-ecosystem in Japan. In Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia solanacearum* Species Complex (Allen, C., Prior, P. and Hayward, A.C., eds.). pp. 463–469, APS Press, St. Paul.
- 土屋健一 (2008). 外来性レース系統におけるショウガ科植物青枯病の発生と伝播. 植物防疫 62: 72–75.
- Villa, J.E., Tsuchiya, K., Horita, M., Natural, M., Opina, N. and Hyakumachi, M. (2005). Phylogenetic relationships of *Ralstonia solanacearum* species complex strains from Asia and other continents based on 16S rDNA, endoglucanase, and *hrpB* sequences. J. Gen. Plant Pathol. 71: 39–46.
- Waki, T., Horita, M., Kurose, D., Mulya, K. and Tsuchiya, K. (2013). Genetic diversity of Zingiberaceae plant isolates of *Ralstonia solanacearum* in the Asia-Pacific Region. JARQ 47: 283–294.
- Wicker, E., Lefeuvre, P., de Cambiaire, J.-C., Lemaire, C., Poussier, S. and Prior, P. (2012). Contrasting recombination patterns and demographic histories of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum* inferred from MLSA. ISME J. 6: 961–974.
- Yabuuchi, E., Kosako, Y., Yano, I., Hotta, H. and Nishiuchi, Y. (1996). Transfer of two *Burkholderia* and an *Alcaligenes* species to *Ralstonia* gen. nov.: Proposal of *Ralstonia pickettii* (Ralston, Palleroni and Doudoroff 1973) comb. nov., *Ralstonia solanacearum* (Smith 1896) comb. nov. and *Ralstonia eutropha* (Davis 1969) comb. nov. Microbiol. Immunol. 39: 897–904.
- 矢野和孝・川田洋一・土屋健一・堀田光生 (2005). *Ralstonia solanacearum* によるミョウガ青枯病 (新称). 日植病報 71: 179–182.
- 矢野和孝・川田洋一・堀田光生・曳地康史・土屋健一 (2011). ショウガ科植物から分離された青枯病菌の系統とそれらの宿主範囲. 日植病報 77: 88–95.