

## 방선균의 다양성 —종류, 형태 및 생활환—

아끼라 시마즈 · 김창진<sup>1</sup> · 유익동<sup>1\*</sup>

동경대학교 응용미생물연구소, <sup>1</sup>한국과학기술연구원 유전공학연구소

## Diversity of Actinomycetes —Species, morphology and life cycle—

Shimazu, Akira, Chang-Jin Kim<sup>1</sup> and Ick-Dong Yoo<sup>1\*</sup>

Institute of Applied Microbiology, University of Tokyo, Tokyo 113 Japan

<sup>1</sup>Genetic Engineering Research Institute, KIST, Daejeon 305-606, Korea

**Abstract** — Actinomycetes are the most diverse group of bacteria, in variety, morphology, and life cycle. Especially, the variety of genus and species of Actinomycetes is so diverse among other microorganisms that about 50 genus of Actinomycetes have been reported until now. Among them, *Streptomyces* genus is the most plentiful and over 220 species have been reported. The number of the genus of Actinomycetes will be expected to be fixed to about 55 genus and 250 *Streptomyces* species in the year 2000 thereabouts. Morphological and physiological characters of Actinomycetes varies with culture condition, and therefore diverse life cycles are also possible. In this paper, life cycles of the representative Actinomycetes, *Nocardia*, *Streptomyces*, *Kitasatosporia*, *Geodermatophilus*, and *Sporichthya*, according to the condition of nutrient in the media were reviewed.

방선균은 Actinomycetales order에 속하는 원핵생물로 균사상으로 생육하는 특성을 지닌 gram 양성 세균의 일종이다. 이와같은 방선균은 항생물질을 비롯한 다양한 생리활성물질들을 생산하는 만큼 매우 다양한 형태적, 생리적 특성을 갖는다. 이는 방선균이 분류학적으로 bacteria와 fungi의 중간적 위치를 차지해 세균의 특성을 나타내기도 하며 경우에 따라서는 곰팡이와 유사한 특성을 갖는, 세균과 곰팡이의 경계 미생물이 되기 때문이다(1).

필자들은 지난 수년간 방선균으로부터 새로운 생리활성물질 탐색 연구를 수행하며 종류의 다양성, 형태의 다양성, life cycle의 다양성 및 유전적 변이의 다양성 등 방선균의 다양성에 대한 경이감과 당혹감을 동시에 느끼며 연구를 수행하여 왔다(2-4). 특히 방선균은 배양조건, 배지조건 등에 따라 그 형태나 생활환이 전혀 다른 life cycle을 갖는 것을 관찰할 수

있었다. 따라서 본 보에서는 방선균의 species 및 genus의 연대별 숫적 변화와 대표적인 방선균을 대상으로 배양조건에 따른 life cycle의 변화를 정리 보고한다.

### 종류의 다양성

방선균은 크게 발효성의 actinobacteria와 분열에 의해 증식하는 호기성 nocardia form 방선균 및 특수분화 포자의 형성에 의해서 증식하는 진정방선균(euactinomycetes)으로 나눌 수 있다. 그러나 본 보에서는 항생물질 생산균으로 한정하여 nocardia form 방선균과 euactinomycetes인 진정 방선균의 다양성에 한정하여 기술하기로 한다.

Fig. 1에 방선균의 genus와 *Streptomyces*의 species에 대한 연대별 숫적 변화를 나타냈다. 1950년대 말경에는 토양에서 분리한 방선균의 genus수는 약 5~6종이었으며 그중 대부분이 *Streptomyces*속에 속하는 균주로 약 200여종의 *Streptomyces* species가 보고되었다. 그밖에 *Streptomyces* 이외에는 *Nocardia*,

**Key words:** Diversity of Actinomycetes species, morphology, life cycle.

\*Corresponding author

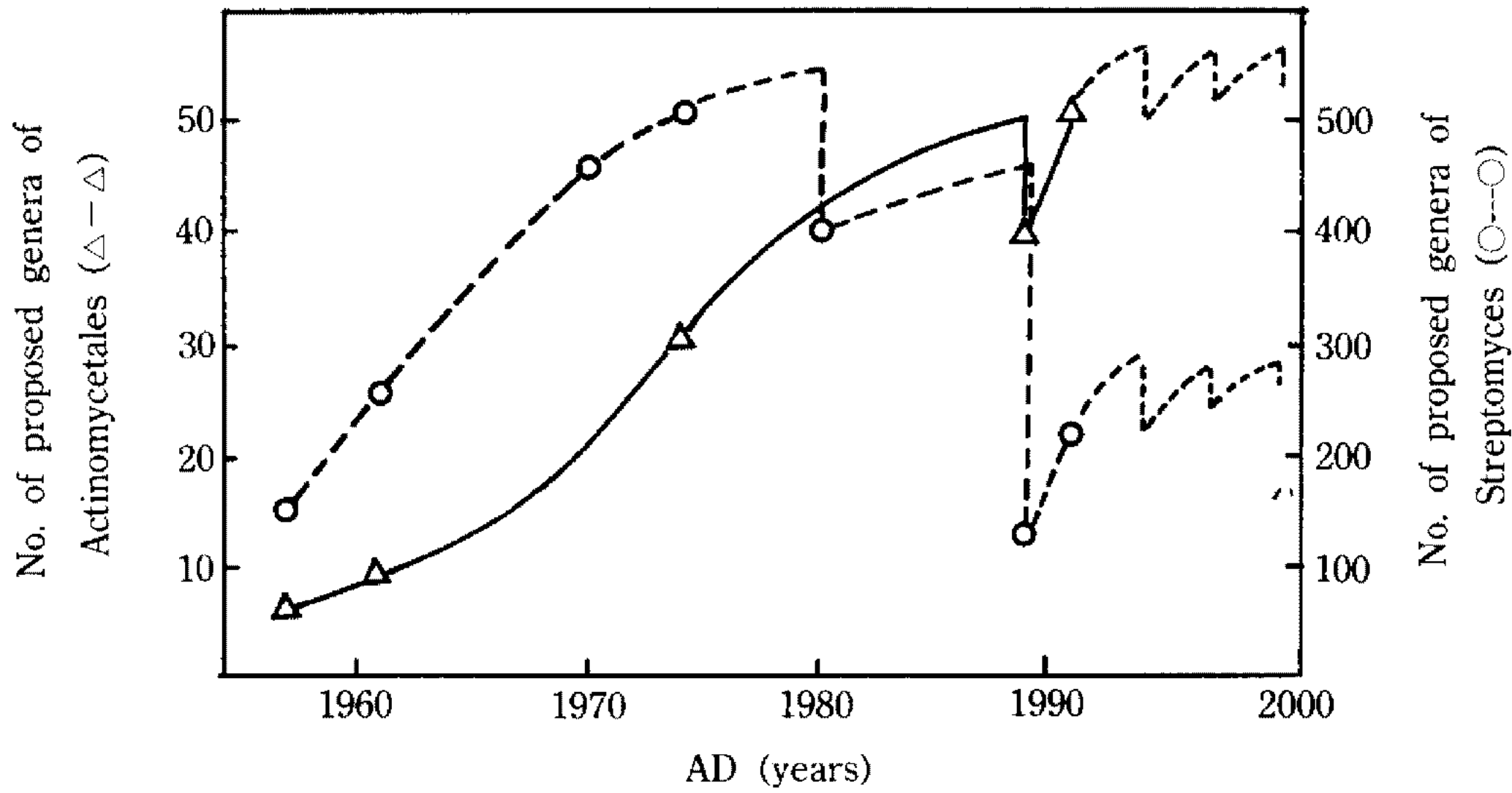


Fig. 1. Development of taxonomic study on Actinomycetes.

*Micromonospora* 등이 드물게 보고되는 정도에 지나지 않았다. 그 후 1960년대에 들어서면서부터 새로운 항생물질의 증가와 함께 방선균의 수도 급격히 증가하게 되었는데 1974년 출판된 Bergey's manual 제 8판 (5)에서는 *Streptomyces*속으로부터 *Streptoverticillum*속이 분리되었어 *Streptomyces* sp.가 463종, *Streptoverticillum* sp.가 40종으로 총 500여종이 기재되었다.

그러나 1980년 국제적인 세균명 승인 list의 작성에 따라 몇몇 학자들의 편견과 독단으로 다수의 종이 없어지게는 되었으나 그럼에도 불구하고 *Streptomyces*속은 세균중에서 제일 많은 종의 다양성을 나타내 약 340종과 21아종 계 361종, *Streptoverticillum*속은 36종과 4아종 계 40종으로 양자의 합계가 총 401종에 이르게 되었다(6).

그 후 1989년에 출판된 Bergey's manual of systematic bacteriology 제 4판 (7)에서는 *Streptomyces*속의 동정에 수치분류법이 도입되면서 *Streptomyces*속이 129종, *Streptoverticillum*속이 24종 계 153종으로 재정리 기재되었다. 이 수치분류법은 각 방선균주가 갖는 여러가지의 특징들을 같은 비중으로 놓고 평가하는 방법으로 대단히 많은 각각의 성질들을 조사 분석하여야 하는 큰 어려움이 따른다. 따라서 이 방법을 이용한 동정은 이론적으로나 실제적으로 상세한 data base를 확립하지 않으면 실용화하기 어려운 단점이 있으며 Bergey's manual에 기재된 data만을 이용하여 분류하기에는 많은 난점이 있었다. 따라서 이 수치분류법이 도입된 후 약 3년이 경과되면서 수치분류법에 의한 방선균의 분류에 많은 문제점이 지적되었는데 예를들면 수치분류법에 의해 분류된 spe-

cies가 DNA 상동성에 따라 다시 2~3종으로 나뉘어지며 이와같이 재 분류된 species는 포자의 색상이나 표면구조, 포자쇄(spore chain)의 형태 등 전통적 분류법의 분류기준과 아주 잘 일치한다는 것 등이다.

한편 세균명 승인 list에 게재되지 못하였던 species의 부활이나 genus의 통합 등에 따른 새로운 종들이 급증함에 따라 *Streptomyces*속의 species 수는 다시 200종을 넘게 되었다. 이와같이 새로운 species의 제안과 통합 재정리 등이 반복되고 있는데 2000년경의 *Streptomyces*의 species 수는 약 250종 정도에서 정착될 것으로 추정된다.

한편 방선균의 genus를 분류하는데 있어서 가장 중요시 되는 화학분석방법의 변천을 보면 1955년부터 몇년간은 Cummins 등(8, 9), Work 등(10)에 의하여 *Corynebacteria*를 비롯한 *Mycobacteria*와 *Nocardia*의 세포벽 화학성분에 대한 연구가 시도되었다. 그 후 1966년 Lechevalier 등(11)은 세포벽 성분인 diamino-pimelic acid(DAP) 조성을 균체를 가수분해한 후 paper chromatography에 의해서 간단하게 판정하는 방법을 개발하여 meso-형을 *Nocardia*, L,L-형을 *Streptomyces*로 구별하게 되었다. 이어 1970년 Lechevalier 등(12)은 세포벽 성분 분석에 따라 다시금 세포벽형(cell wall type)으로 나누어 방선균 속의 분류기준으로 사용할 것을 제안하였다. 이 제안은 곧 받아들여져 cell wall type의 차이에 따라 새로운 genus의 제창이 급속히 증가하게 되었다. 그와함께 희소방선균(rare actinomycetes)의 분리가 활발하여 방선균의 새로운 genus들이 계속하여 발견되면서 1980년 후반에는 약 50속에 달하였다.

기타 방선균 속의 분류기준으로는 전술한 세포벽 형태(13), 균체 가수분해물 중의 당의 종류(11), 지방산의 종류(14), menaquinone(15), 인지질의 종류(16, 17), mycolic acid의 유무(5), DNA의 GC 함량(18) 등이 기준이 된다. 또 1980년 초기부터 rRNA의 염기배열의 유사도에 따른 계통 발생적 연구가 독일의 Stackebrandt 등(19)과 유전공학연구소의 박 (20) 등에 의해서 응용되기 시작하였는데 특히 박 등(21)이 제안한 5S RNA의 염기배열에 의한 분류는 방선균의 genus를 결정하는데 매우 중요한 키로 이용되고 있다. 또한 DNA 상동성과 화학적 분류기준에 따라 방선균의 genus가 정리되어 1989년의 Bergey's manual of systematic bacteriology 제 4판(7)에는 약 40속이 기재되었으나 2년 후에는 다시 51속으로 증가하였다. 최근에는 염기배열의 유사도나 특정 단백질의 유사도 즉 isozyme 과 ribosome 등의 상대적 전기영동 분석치(22) 등에 따라 genus의 재정리가 이루어지고 있는데 2000년경에는 약 55속 정도의 genus가 정착될 것으로 추정된다.

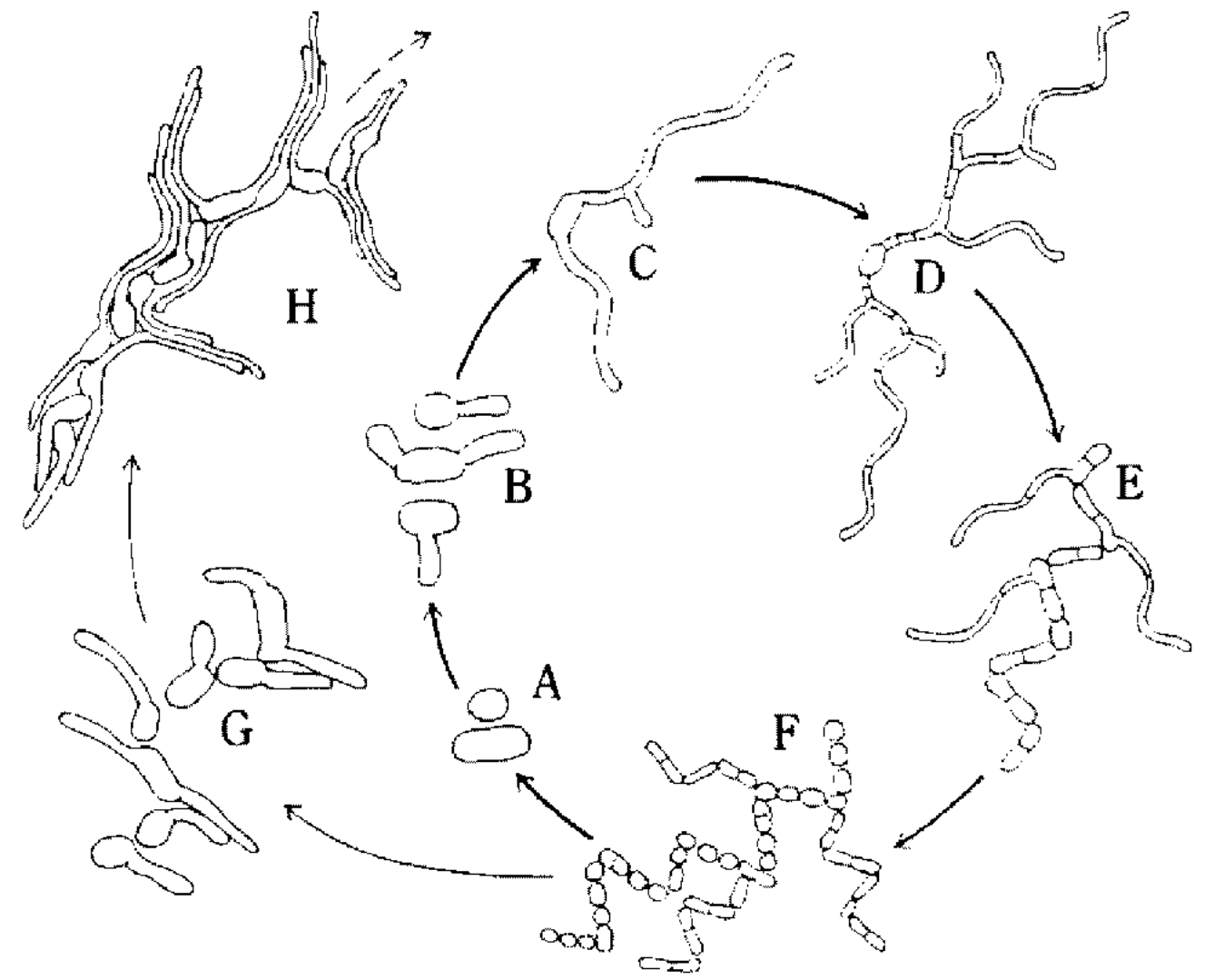
한편 방선균 분류학의 최근 동향 및 방선균의 수리분류와 화학적 분류에 관한 국내의 총설로는 박(23) 및 강(24)에 의해 상세히 보고되었다.

**형태 및 life cycle의 다양성**

방선균은 배양조건 및 영양조건 등에 따라 형태와 life cycle에 있어서 여러가지 다양성을 나타낸다. 방선균의 형태적 변화, 생활환(life cycle)과 영양조건 등은 간단히 보면 각각 독립적인 것으로 판단하기 쉬우나 이들 2가지 성질은 매우 깊은 상관관계를 나타내어 대부분의 방선균은 각 배양조건에 따라서 세포분화 및 life cycle에 큰 다양성을 나타내고 있다(25-30). 대표적인 몇몇 방선균주의 영양조건에 따른 형태변화 및 life cycle을 고찰하여 보면 다음과 같다.

**Nocardia속의 life cycle**

Nocardia속 방선균의 세포분화의 특징은 영양균사가 절단되어 세포분화가 일어난다는 점으로 먼저 균사가 적당한 길이로 분절되고 분절된 균사가 다시 2등분으로 분절되어가는 방식을 취한다. 이때 분절되는 순서는 먼저 분절이 이루어진 부분에서부터 규칙적으로 2등분 분절방식을 취함으로써 Streptomyces 포자쇄의 분절 방법과는 명확하게 구분된다. 또 영양균사가 공기중에 돌출되는 경우에는 세포의 분화 없이 공중균사로 되어 영양균사와 같은 분절이 일어나 포



**Fig. 2. Morphogenetic life cycle of Nocardia spp.**

자쇄를 형성한다. 그러나 이 균사의 끝 부분이 재차 배지에 접촉하게 되면 공중균사는 다시 영양균사로 되돌아가는 특징이 있으며 이와같은 점에서 Streptomyces의 공중균사나 포자쇄와는 명확히 구별된다.

Nocardia속 방선균의 생활환(life cycle)을 Fig. 2에 나타냈다. Nocardia속 균주의 생활환을 보면 먼저 포자양체(spore like elements, A)에서 발아관이 출아(B)되어 균사가 생장(C)하게 되면서 미숙한 영양균사체(D)가 형성된다. 이 균사는 경우에 따라서는 비대하게 되거나 혹은 불규칙하게 분절되면서 먼저 분절이 일어난 부분부터 2등분 분절이(E) 일어나고 이와같은 분절이 2~3회 반복되면서 간상 또는 구상의 포자양체(spore like elements)를 형성(F)한다. 이때 전술한 바와같이 분지된 균사가 공중으로 신장될 경우에는 형태적 분화를 거치지 않고 공중균사가 되어 영양균사와 유사한 경로를 거쳐 포자양체를 형성하는데 경우에 따라서는 생육을 중지하는 경우도 있다. 한편 포자양체가 재발아 분지되어 별도의 생활환(F~G~H)을 갖게 되면 이들 균사체는 다발로 모이게 되어 균사체 집단을 형성(H)한 후 분지, 분절을 반복하며(D~F) 세포분화가 일어난다.

이상과 같이 Nocardia속 방선균이 2등분절 방식으로 세포분화가 일어나는 것에 비하여 Streptomyces속 방선균은 또 다른 life cycle을 갖는다.

**Streptomyces속의 life cycle**

Streptomyces속 방선균의 한천배지상에서의 일반적인 생활환을 Fig. 3에 나타냈다. Streptomyces속 방선균은 Nocardia속과는 달리 영양균사는 보통 조건에

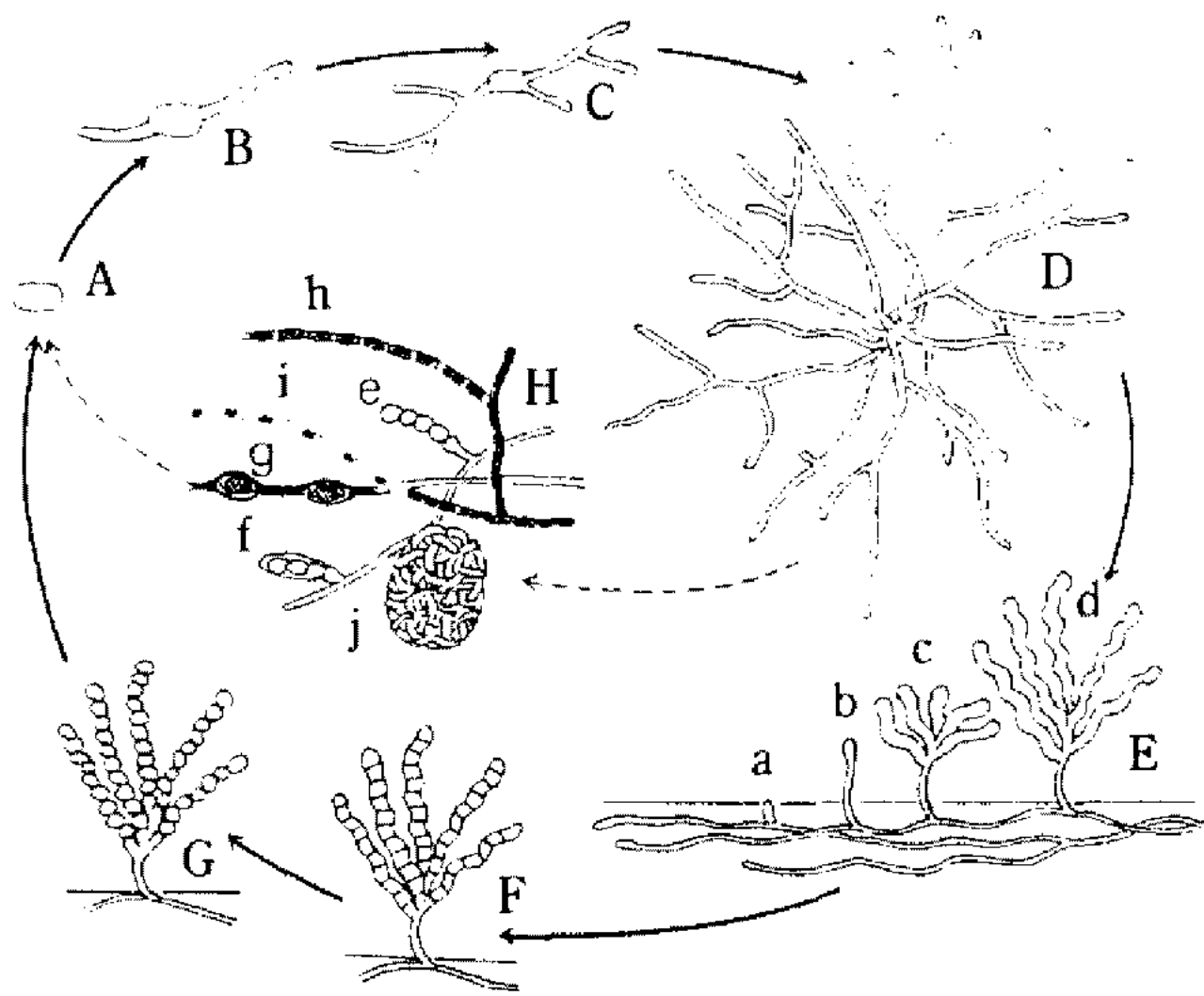


Fig. 3. Morphogenetic life cycle of *Streptomyces* spp.

서는 절단되지 않으며 공중균사도 영양균사로부터 분화 형성되나 역시 절단되지 않는 특징이 있다(27, 31). 단지 공중균사의 포자형성 균사가 분화하여 성숙하면 동시에 분절이 일어나 포자를 형성하게 된다. 이와같은 *Streptomyces*속의 포자형성에는 크게 2가지의 분화경로가 알려져 있다.

즉 포자(A)로부터 발아관이 출아(B)되어 균사가 형성되는데 이때의 균사(C)는 분절되지 않고 다핵체로써 생육하는 영양균사체(D)를 형성한다. 이 영양균사체로부터 공중균사가 분지(a, b)되면서 분지된 공중균사의 끝부분에 포자형성 균사의 분화(c)가 일어나 species 특유의 포자쇄(d)를 형성한다. 그 후 포자형성 균사로 분화된 공중균사체는 거의 동일한 크기로 분절(F)되어 분생포자쇄와 분생포자병(G)이 형성된다.

한편 영양균사체(D)에서 직접 공중균사와 비슷한 짧은 분생포자쇄(e), 분절 포자낭(merosporangia, f), 후막포자(chlamydospores, g), 포자양체(spore like elements, h, i), 균핵(sclerotia, j) 등의 번식구조체를 형성(H)하는 경우도 있다.

이상 *Streptomyces*의 일반적인 life cycle을 기술하였으나 동일한 *Streptomyces*속 중에서도 매우 다른 life cycle을 갖는 균주도 있다. 예를들면 phosphomycin 생산균주로 알려진 *Streptomyces wedmorensis* 균주는 L, L형 DAP를 갖는 전형적인 *Streptomyces* 균주임에도 불구하고 배지의 영양조건에 따라 일반세균으로 잘못 판단할 정도로 전혀 다른 형태나 생활환을 갖는 경우도 있다(32).

즉 *Streptomyces wedmorensis* 균주를 합성배지 또는 영양분이 충분치 못한 유기배지에서 배양하면 Fig. 4

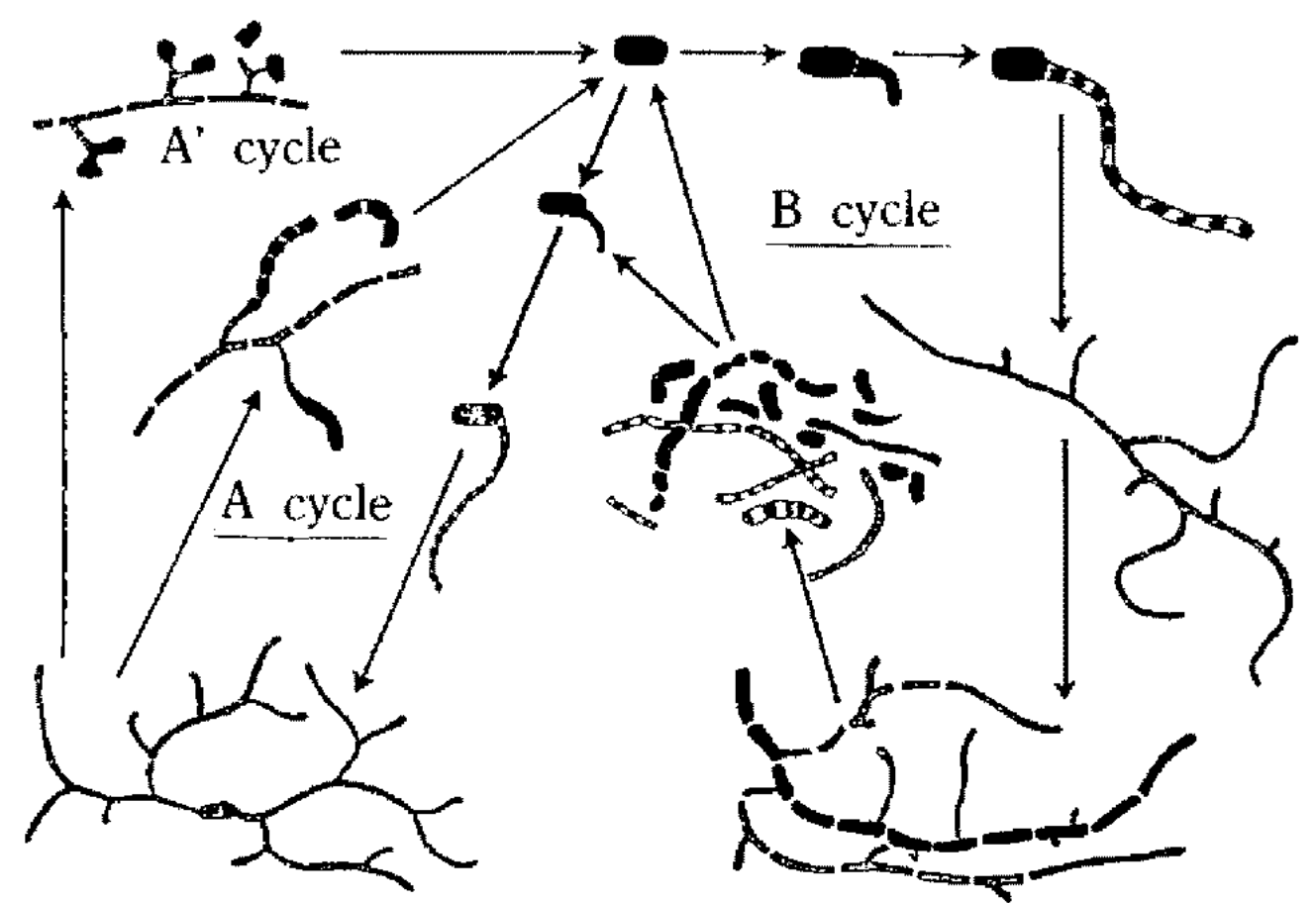


Fig. 4. Morphogenetic life cycle of *Streptomyces wedmorensis*.

의 A cycle 또는 A' cycle의 생활환을 나타내어 발아관은 매우 가늘며 균사의 분지가 많이 발달하고 그것들이 신장되어 감에 따라 균사체가 뭉쳐져서 조그마한 pellet을 형성한다. 이때의 pellet은 단단한 구형 또는 원통형으로 발달하고 그 균사상에 포자성을 나타내는 포자형성 균사가 분화되어 액중포자를 형성한다.

또한 배지조성에 따라서는 가늘고 분지가 많은 균사체에서 A' cycle을 생활환으로 갖게 되는데 이때에는 *Micromonospora*와 같이 쌍으로 분지된 포자병 선단에 단 포자를 형성한다. 이들 cycle은 한천평판상에서는 공중균사의 분화와 유사한 형태를 갖는다. 이상과 같은 A cycle 또는 A' cycle의 생활환을 갖는 경우의 배양액은 방선균 특유의 흠냄새를 나타내게 되며 이때에는 포자분화와 상관관계가 있는 A factor (33)가 이 cycle에서 작용할 것이라고 알려져 있다.

한편 영양분이 충분한 유기배지에서는 B cycle을 나타낸다. 즉 발아관의 출아는 굵고 신장됨에 따라 분지가 적은 균사체가 되며 이 균사체들은 상호 얽혀 조그마한 pellet을 형성한다. 이때의 균사는 분절되기 쉬운 형태로 단단한 pellet으로는 되지 않는다. 또 균사의 주축부는 굵고 길며 크기가 일정치 않게 분절되어 포자성을 나타낸다. 그 후 간균상 또는 짧은 포자쇄상으로 분단되며 액중포자가 된다. 이 cycle은 *Nocardia*속 방선균과 유사한 분열방식을 취하게 되는데 이 경우의 배양액은 박테리아에 오염된 것과 같은 냄새를 나타내게 되며 이 경우 A factor(33)는 작용하지 않는 것으로 알려졌다.

*Kitasatosporia*속의 life cycle



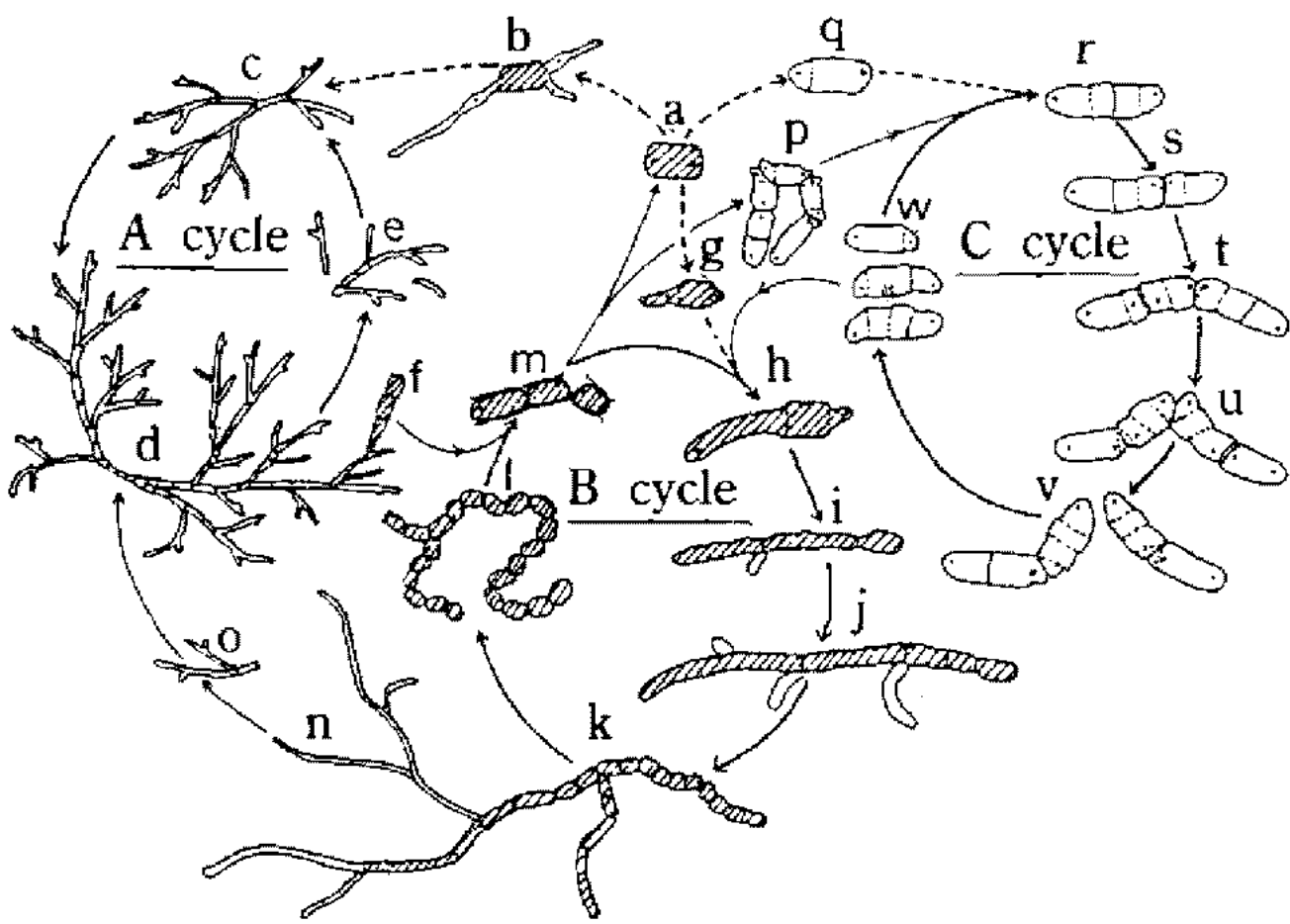


Fig. 5. Morphogenetic life cycle of *Kitasatosporia* spp.

*Streptomyces wedmorensis*와 비슷한 생활환을 갖는 방선균으로는 *Kitasatosporia*속이 있다(34, 35). *Kitasatosporia*속의 일부는 최근 *Streptomyces*속으로 통합되었는데 이 균주도 영양조건에 따라 각기 다른 형태의 life cycle을 나타낸다(36, 37). 즉 영양조건이 충분치 못한 배지에서 생육시키면 Fig. 5에서와 같이 A cycle의 생활환을 갖게 되는데 이때에는 euactinomycetes형의 증식으로 균사의 분단(e)이나 포자양체 형성(f)이 드물게 나타난다. 이때의 균체는 주로 meso-DAP를 주요 세포벽 성분으로 함유한다. 그러나 중간정도의 영양배지 조건에서는 B cycle의 생활환을 갖게 되는데 이때에는 proactinomycetes형의 증식으로 굵고 염색성이 풍부한 균사체를 나타내며 분열하여 포자양체(k~m)을 형성한다. 이때의 균체는 주로 meso-DAP와 LL-DAP 세포벽 성분을 유사한 비율로 갖는다. 한편 영양분이 풍부한 배지중에서는 coryneform bacteria형의 증식으로 이때에는 C cycle의 생활환을 나타낼 것으로 예상된다(실제 C cycle은 확인되지 않았음).

상기의 *Nocardia*속, *Streptomyces*속, *Kitasatosporia*속 이외에도 *Geodermatophilus*속, *Sporichthya*속 방선균들도 영양조건에 따라 각기 상이한 life cycle을 갖는다.

***Geodermatophilus*속의 life cycle(38, 39)**

*Geodermatophilus*속 균주도 배지중의 영양조건에 따라 서로 다른 life cycle을 갖게 된다. 이 균주는 Fig. 6과 같이 운동성이 있는 편모간균으로 출아에 의해서 증식하는 R형과 비운동성 구균으로 세포의 집합체가 성장 분할하여 증식하는 C형의 전혀 다른

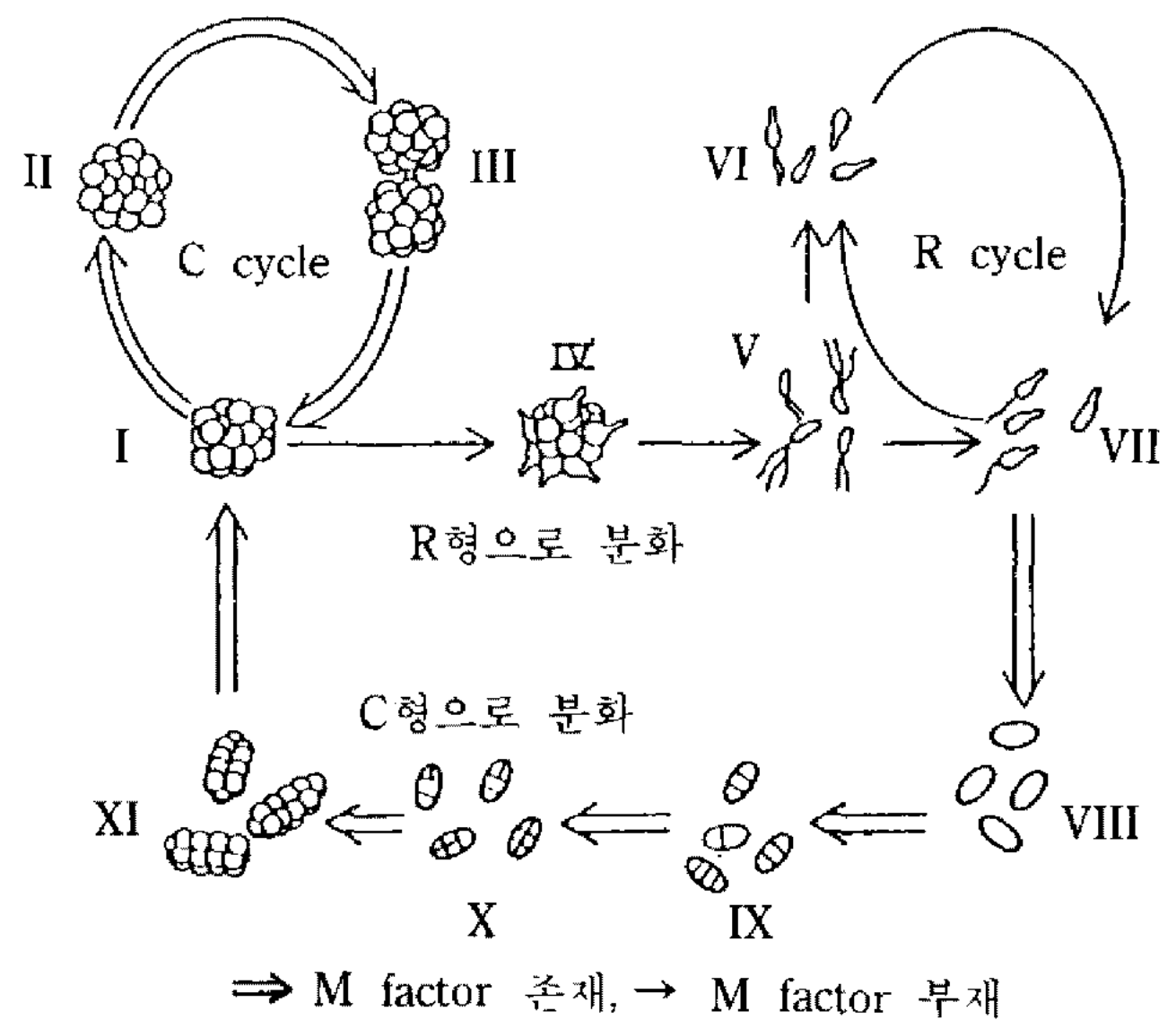


Fig. 6. Morphogenetic life cycle of *Geodermatophilus* spp.

형태와 life cycle을 갖는다. 이와같이 완전히 다른 생활환을 나타내는 원인으로서는 배지중의 영양분 조성이 중요한 요인으로 작용하는 것으로 알려졌는데 특히 배지로 사용되는 peptone에 함유되어 있는 M-factor라 불리는 미지의 인자가 큰 역할을 하여, 영양분이 풍부하여 M-factor가 존재하면 C형 cycle, 영양결핍상태로 M-factor가 존재치 않으면 R형 cycle의 생활환을 갖는 특성이 있다고 한다.

***Sporichthya*속의 life cycle(40)**

Fig. 7에 *Sporichthya*속 균주의 생활환을 나타냈다. *Sporichthya*속 균주도 상기의 균주들과 동일하게 배양조건에 따라서 서로 다른 life cycle을 갖게 되는데 영양분이 결핍된 배지상에서는 a~e~a의 빈약한 공중균사의 성장을 보이는 반면 영양분이 풍부한 배지상에서는 f~g~f의 다형태성 세포의 생육과정을 거친다. 공중균사는 수분이 있으면 단세포로 분해되어 기부에 1~3개의 편모를 형성하여 운동한다. 또 세포기부가 배지표면에 닿게 되면 holdfasts에 의해서 고착, 균주가 출아되어 공중균사로 자라게 된다.

이상으로 몇몇 방선균의 영양조건, 배지조건 등에 따른 형태 및 life cycle의 변화를 기술하였으나 이외에 배양시간, 배양온도, 통기량, 교반 정도 등에 따라서도 방선균의 세포분화 및 형태에 영향을 미치게 되고 이들 요인들이 방선균의 life cycle에 영향을 미쳐 다양성의 원인이 된다. 또한 결과적으로는 이들 방선균의 다양성은 항생물질을 비롯한 각종 생리활성물질 생산에

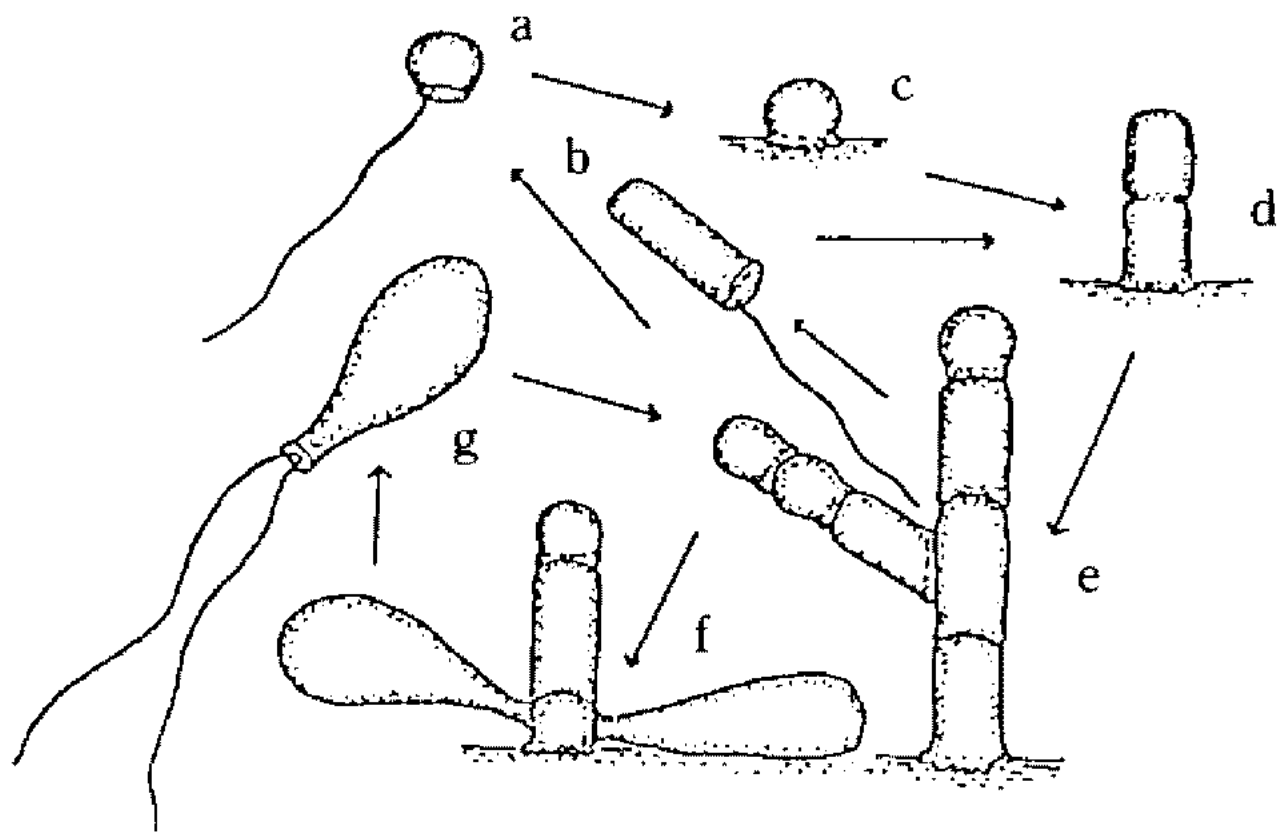


Fig. 7. Morphogenetic life cycle of *Sporichthya* spp.

직접적으로 영향을 미칠 것으로 판단되어 이 분야의 연구가 보충되어야 하겠다.

### 요 약

방선균은 종류, 형태, 생활환(life cycle) 등이 매우 다양하다. 특히 속(genus)과 종(species)의 다양성은 다른 어떤 미생물보다도 다양하여 현재 50여종의 방선균 genus가 보고되었다. 그중에서도 *Streptomyces* 속이 제일 다양하여 현재 220여종의 species가 보고되었다. 이와같은 방선균의 종의 다양성은 2000년경에는 약 55종의 genus와 250여종의 *Streptomyces* species로 정착될 것으로 예상된다. 또한 방선균의 형태나 생리적 특성은 배양조건에 따라서 크게 변화하며 다양한 life cycle을 갖는다. *Nocardia*, *Streptomyces*, *Kitasatosporia*, *Geodermatophilus*, *Sporichthya* 등 대표적인 방선균의 영양배지조건에 따른 life cycle을 정리 보고한다.

### 참고문헌

1. 岡見吉郎. 1987. 放線菌-境界微生物. 微生物 3: 3-55.
2. 유익동, 김창진, 김신덕, 김종평, 김원곤, 유인자, 변종영. 1992. 방선균에 의한 식물생육조절물질 탐색 연구. 과학기술처 보고서, BSN 80460-431-3, 과학기술처
3. Lee, I.K., C.J. Kim, S.D. Kim and I.D. Yoo. 1990. Antifungal antibiotic against fruit rot disease of red pepper from *Streptomyces parvullus*. Kor. J. Appl. Microbiol. Biotech. 18: 142-147.
4. 김창진, 유익동, 이인경, 박동진. 1992. 과채류 병해 방제용 유용항생물질 탐색에 관한 연구. 과학기술처 보고서, BSG 70290-408-3, 과학기술처.

5. Buchanan, R.E. and N.E. Gibbons. 1974. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology* 8th ed., Williams & Wilkins Co., Baltimore.
6. 野野村英夫. 1981. 放線菌の屬の概要および選擇分離法. 放線菌研究會報 36: 3-10.
7. Williams, S. 1989. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* 4th ed., Williams & Wilkins Co., Baltimore.
8. Cummins, C.S. and H. Harris. 1958. Studies on the cell-wall composition and taxonomy of Actinomycetales and related group. *J. Gen. Microbiol.* 18: 173-189.
9. Cummins, C.S. 1962. Chemical composition and antigenic structure of cell walls of *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia*, *Actinomyces* and *Arthrobacter*. *J. Gen. Microbiol.* 28: 35-50.
10. Work, E. 1971. Cell walls. *Methods in Microbiology* 5A, pp 359-418.
11. Lechevalier, H.A., M.P. Lechevalier and B. Becker. 1966. Comparison of the chemical composition of cell walls of nocardia with that of other aerobic actinomycetes. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 16: 151-160.
12. Lechevalier, M.P. and H. Lechevalier. 1970. Chemical composition as a criterion in the classification of aerobic actinomycetes. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 20: 435-443.
13. 内田欣哉. 1982. 細胞壁, 微生物の化學分類實驗法. 學會出版センター, 東京, p 6-48.
14. Okami, Y., M. Hamada and N. Ueda. 1970. Relationship between genera of actinomycetes with reference to gas chromatographic analysis. In Proceedings of the 1st International Conference on Culture Collection, p. 457-475, Univ. of Tokyo Press, Tokyo.
15. Watanuki, M. and K. Aida. 1972. Significance of quinones in the classification of bacteria. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 18: 469-472.
16. Shaw, R., 1974. Lipid composition as a guide to the classification of bacteria. *Adv. Appl. Microbiol.* 17: 63-108.
17. Lechevalier, M.P., C. Debievre and H.A. Lechevalier. 1977. Chemotaxonomy of aerobic actinomycetes: Phospholipid composition. *Biochem. Syst. Ecol.* 5: 249-260.
18. Yamada K. and K. Komagata. 1970. Taxonomic studies on coryneform bacteria. III DNA base composition of coryneform bacteria. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 16: 215-224.
19. Stackebrandt, E., W. Ludwig, E. Seewaldt and K. H. Schleifer. 1983. Phylogeny of sporeforming members of the order Actinomycetales. *Int. J. Syst.*

- Bacteriol.* **33**: 173-180.
20. Park, Y.H., H. Hori, K. Suzuki, S. Osawa and K. Komagata. 1987. Phylogenetic analysis of the coryneform bacteria by 5S rRNA sequences. *J. Bacteriol.* **169**: 1801-1806.
  21. Park, Y.H., D.G. Yim, E. Kim, Y.H. Kho, T.I. Mheen, J. Lonsdale and M. Goodfellow. 1991. Classification of acidophilic, neutrotolerant and neutrophilic *Streptomyces* by nucleotide sequencing of 5S ribosomal RNA. *J. Gen. Microbiol.* **137**: 2265-2269.
  22. 清野昭雄. 1985. 放線菌の同定實驗法. 日本放線菌 研究會編.
  23. 박용하. 1992. 방선균 분류학의 최근 동향. 한국방선균 생물학 연구 (I). 한국방선균 생물학 연구회, 1-26.
  24. 강희일. 1992. 방선균의 수리분류와 화학적 분류. 한국방선균 생물학 연구 (I). 한국방선균 생물학 연구회, 27-53.
  25. 柳田友道. 1982. 微生物の細胞分化. 微生物科學 (3), 形態形成, 學會出版センター.
  26. Ensign, J.C. 1988. Physiological regulation of sporulation of *Streptomyces griseus*. Biology of Actinomycetes '88, ed. by Y. Okami, T. Beppu and H. Ogawara, Japan Scientific Societies Press, Tokyo. p. 389.
  27. Ogata, S. 1991. Morphological and physiological differentiation in *Streptomyces*. *Nippon Nogeikagaku Kaishi.* **65**: 763-765.
  28. Chater, K.F. 1989. Regulation of procaryotic development, p. 277. In I. Smith et al. (ed.), *American Society for Microbiology.* Washington D.C.
  29. Chater, K.F. and D.A. Hopwood. 1989. *Genetics of Bacterial Diversity*, ed. by D.A. Hoopwood and K.F. Chater, Academic Press, London p. 219.
  30. Freese, E. 1982. Sporulation and germination, p. 1. In H.S. Levinson et al., *American Society for Microbiology.* Washington D.C.
  31. Hardisson and M.B. Manzanal. 1976. Ultrastructural studies of sporulation in *Streptomyces*. *J. Bacteriol.* **127**: 1452.
  32. Shimazu, A. 1992. 미발표.
  33. Horinouchi, S. and T. Beppu. 1991. Hormonal regulation system in *Streptomyces griseus*. *Nippon Nogeikagaku Kaishi.* **65**: 779-784.
  34. Omura, S., Y. Takahashi, Y. Iwai and H. Tanaka. 1982. *Kitasatosporia*, a new genus of the order Actinomycetales. *J. Antibiotot* **35**: 1013-1019.
  35. Takahashi, Y. 1989. Discovery and taxonomic studies of the genus *Kitasatosporia*. *Actinomycetologica* **3**: 55-62.
  36. Takahashi, Y., Y. Iwai and S. Omura. 1983. Relationship between cell morphology and the types of diaminopimelic acid in *Kitasatosporia setalba*. *J. Gen. Appl. Microbiol.* **29**: 459-465.
  37. 島津昭, 降旗桂子, 瀬戸治男, 大岳 望. 1987. *Kitasatosporia*의 二形性と系統的 위치. 日本 放線菌學會會誌, **50**: 8.
  38. Ishiguro, E. D. and R.S. Wolfe. 1970. Control of morphogenesis in *Geodermatophilus*: ultrastructural studies. *J. Bacteriol.* **104**: 567.
  39. Stanier, R.Y., E.A. Adelberg and J.L. Ingraham. 1976. In Gram-positive bacteria: The actinomycete line, p. 696. In *The Microbial World*, 4th., Prentice-Hall Inc., New Jersey.
  40. Lechevalier, M.P., H. Lechevalier and P.E. Holbert. 1968. *Sporichthya*, un nouveau genre de *Streptomycetaceae*, *Annales de L'Institut Pasteur*, **114**: 283.

(Received December 26, 1992)