

REVIEW ARTICLE

**TAXONOMIE DU GENRE *PSEUDOMONAS* :
RÉTROSPECTIVE ET ACTUALITÉ**

Idir Meghdas^{1,2}, Monzer Hamze³, Fouad Dabboussi³, Nader Baida⁴ et Daniel Izard^{1,5}

¹Laboratoire de Bactériologie-Hygiène, Hôpital Calmette- 59037 Lille Cedex, France

²Laboratoire de Microbiologie Appliquée, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie,
Université de Bejaia 06000, Algérie

³Faculté de Santé Publique, Section 3, Université Libanaise, Liban

⁴INRA- Centre de Tours, UR 86, 37380 Nouzilly, France

⁵Laboratoire de Microbiologie, Faculté de Pharmacie, 59006 Lille Cedex, France

d-izard@chru-lille.fr

(Received 27 March 2003 - Accepted 30 April 2003)

RÉSUMÉ

Les bactéries du genre Pseudomonas appartiennent à la famille des Pseudomonadaceae. Elles sont ubiquitaires et présentent un intérêt particulier en microbiologie médicale, alimentaire, aquatique et environnementale ainsi qu'en agronomie. Certaines espèces sont potentiellement utilisables en agriculture et pour l'assainissement des écosystèmes pollués par des composés xénobiotiques. Le travail magistral de Palleroni et de son équipe, basé sur la similarité de l'ARN ribosomal (ARNr), a révélé l'extrême hétérogénéité du genre Pseudomonas et a permis le remaniement de celui-ci en 5 groupes d'homologie d'ARNr. Cette restructuration a été par la suite confirmée notamment par l'analyse numérique des caractères phénotypiques, l'étude des ubiquinones, la détermination du profil des acides gras cellulaires 3-hydroxy et le séquençage de l'ARNr 16S. Les bactéries considérées à tort comme membres du genre Pseudomonas (groupes II à V de Palleroni) ont été assignées soit à des genres préexistants soit à des genres nouveaux. Les Pseudomonas «sensu stricto» ou les «Pseudomonas vrais» correspondent au groupe I de Palleroni. Ce genre rassemble une soixantaine d'espèces isolées de milieux différents. Celles-ci synthétisent ou non des pyoverdines (pigments fluorescents) et se distinguent des genres apparentés par la présence de l'ubiquinone 9 et des acides gras cellulaires caractéristiques [acides 3-hydroxydécanoïque (3-OH 10:0) et 3-hydroxydodécanoïque (3-OH 12:0)] ainsi que par l'absence d'accumulation de poly-β-hydroxybutyrate.

Mots clés : taxonomie, *Pseudomonas*, ARN 16S

ABSTRACT

Bacteria of the genus Pseudomonas belong to the family Pseudomonadaceae. They are ubiquitous and have a particular interest in medical, food, water and environmental microbiology and agronomy. Some species are potentially usable in the field of agriculture and for the sanitation of ecosystems polluted with xenobiotic compounds. The masterly work

of Palleroni, based on ribosomal ribonucleic acid (rRNA) homology, has shown the depth heterogeneity in the genus *Pseudomonas* and resulted the reshuffle of this genus in 5 groups of rRNA homology. This restructuration was thereafter confirmed by recent investigations including numerical analysis of phenotypic characters, ubiquinone study, determination of the pattern of cellular fatty acids 3-hydroxy and 16S rRNA sequencing. Species taken as *Pseudomonas* (groups II to V of Palleroni) were assigned to preexisting genera or to new genera. *Pseudomonas* «sensu stricto» are authentic *Pseudomonas* and correspond to group I of Palleroni. The genus gathers about sixty species that are isolated from various ecosystems. These species may or may not produce fluorescent pigments called pyoverdines and can be distinguished from related genera by the presence of ubiquinone 9 and the specific cellular fatty acids 3-hydroxy [3-hydroxydecanoic (3-OH 10:0) and 3-hydroxydodecanoic (3-OH 12:0) acids] and are unable to accumulate the poly- β -hydroxybutyrate.

Keywords: taxonomy, *Pseudomonas*, 16S RNA

La famille des *Pseudomonadaceae* appartient à un vaste groupe de bactéries ayant, dans le passé par simple convention, reçu la dénomination de "non-fermentants" (Hansen, 1991). Le genre type est celui des *Pseudomonas* dont la création remonte à 1894 par Migula. Ce genre constitue l'un des plus complexes parmi ceux des bactéries à Gram négatif. Les espèces regroupées sont principalement des microorganismes saprophytes d'origine essentiellement telluriques et aquatiques. Toutefois, ils peuvent être isolés des végétaux, des selles, des sécrétions, de la surface de la peau, et des produits alimentaires. En produisant des enzymes (protéases et lipases) qui sont à l'origine du dégagement des odeurs indésirables, certaines espèces de *Pseudomonas* sont responsables des altérations des denrées alimentaires réfrigérées (Alquati *et al.*, 2002). Dans le cas de la viande conservée à basse température on retrouve notamment les espèces *P. fragi* et *P. lundenis* (Dainty *et al.*, 1983 ; Tryfinopoulou *et al.*, 2002). En milieu hospitalier, les *Pseudomonas* sont retrouvés dans l'environnement immédiat des patients (évier, robinets et équipement sanitaire). Cette ubiquité est associée à leur versatilité métabolique et leur capacité d'adaptation aux conditions les plus hostiles du milieu [*P. psychrophila* est capable de croître à des températures comprises entre -1°C et 35°C (Yumoto *et al.*, 2001) alors que *P. thermotolerans* se développe jusqu'à une température de +55°C (Manaia et Moore, 2002)], ainsi qu'à leur résistance élevée aux substances antimicrobiennes (antibiotiques et antiseptiques).

L'action des bactéries du genre *Pseudomonas* varie selon les espèces et l'hôte. Certaines espèces sont pathogènes pour l'homme, les animaux (Nishimori *et al.*, 2000) et les plantes (Akkermans *et al.*, 1996 ; Munsch et Alatosava, 2002) alors que d'autres sont en revanche utiles. Parmi les espèces utiles, certaines exercent des effets stimulants pour la croissance des plantes. D'autres pourraient être utilisées comme fertilisants des sols puisqu'elles décomposent la matière organique (Nielsen *et al.*, 1998). En raison de leur capacité de dégrader des composés xénobiotiques comme les hydrocarbures aromatiques et leurs dérivés (Bouchez *et al.*, 1995 ; Johnsen *et al.*, 1996 ; Andersen *et al.*, 2000 ; Pandey *et al.*, 2002) ou les chlorates (Wolterink *et al.*, 2002) ainsi que les nitrates (Campbell *et al.*, 1995 ; Kisseru *et al.*, 2003), elles pourraient intervenir dans les processus de décontamination des sols et de biodépollution des milieux aquatiques.

Le genre *Pseudomonas*, défini sur des caractères de morphologie cellulaire et de métabolisme, n'a cessé depuis sa création de subir des remaniements. La définition trop

évasive à ses débuts accusait un manque de caractères spécifiques et ainsi a entraîné son extension considérable. Les nombreuses études ont conduit à la révision de la classification des membres du genre *Pseudomonas* dénommé depuis lors *Pseudomonas «sensu lato»* (Palleroni *et al.*, 1973 ; De Vos *et al.*, 1985 ; De Ley, 1992 ; Kersters *et al.*, 1996 ; Anzai *et al.*, 2000). Actuellement, il est subdivisé en 5 groupes d'homologies d'ARN ribosomal (ARNr) dont le groupe I correspond au genre *Pseudomonas «sensu stricto»* ou «*Pseudomonas vrais*».

La présente revue se propose de faire une synthèse des travaux de recherche qui ont conduit à la restructuration de la taxonomie des bactéries du genre *Pseudomonas «sensu lato»* et de présenter succinctement les espèces du genre *Pseudomonas «sensu stricto»* ainsi que les nouvelles espèces décrites au cours de ces 3 dernières années.

RESTRUCTURATION TAXONOMIQUE DU GENRE *PSEUDOMONAS*

Actuellement les bactéries du genre *Pseudomonas* correspondent à des bacilles à Gram négatif, aérobies stricts, généralement mobiles grâce à des flagelles en position polaire (monotriche ou multitriche), chimiotrophes, à métabolisme oxydatif, catalase positive et oxydase positive à l'exception des espèces phytopathogènes du «complexe *P. syringae*». Les souches se cultivent facilement sur les milieux de culture usuels, type gélose nutritive et se développent entre -1°C (Yumoto *et al.*, 2001) et +55°C (Manaia and Moore, 2002). Le contenu en guanine plus cytosine (GC%) de leur ADN est compris entre 58 et 72% (Colwell *et al.*, 1964 ; Colwell *et al.*, 1965 ; Mandel, 1966 ; Palleroni *et al.*, 1973 ; Yumoto *et al.*, 2001 ; Wolterink *et al.*, 2002 ; Pandey *et al.*, 2002). Le genre *Pseudomonas «sensu stricto»* comprend actuellement une soixantaine d'espèces (Tableau 1). Cette classification repose sur des critères phénotypiques, génotypiques, et plus récemment sur la comparaison des séquences des gènes codant pour les ARN ribosomaux (ARNr). L'étude de l'ARNr (16+23S) a été largement exploitée par Palleroni et son équipe (1973) qui ont clairement séparé les espèces du genre *Pseudomonas «sensu lato»* en 5 groupes d'homologie (Figure 1). A partir de 1975, le groupe De Ley, en Belgique, a appliqué systématiquement la technique d'hybridation ADN/ARNr (16+23S) à la taxonomie du genre *Pseudomonas* (De Ley et De Smedt, 1975). Les résultats de leurs travaux, qui ont inclus dans leur échantillonnage un ensemble important de bacilles à Gram négatif (De Vos et De Ley, 1983 ; De Vos *et al.*, 1985 et 1989), ont confirmé ceux de Palleroni *et al.* (1973). Les groupes d'ARNr de Palleroni sont autant d'illustrations de l'orientation phylogénétique et polyphasique prise par la taxonomie contemporaine (Vandamme *et al.*, 1996). La division du genre *Pseudomonas*, réalisée grâce à l'exploitation des données de l'ARNr (hybridation puis séquençage), est confirmée par les analyses des quinones, des profils des acides gras cellulaires 3-hydroxy (Moss *et al.*, 1972 ; Ikemoto *et al.*, 1978 ; Oyazu et Komagata, 1983 ; Sted, 1992 ; Vancannet *et al.*, 1996) et de certaines protéines dont EF-G (Bocchetta *et al.*, 1995), Hsp 40 (Bustard et Gupta, 1997), des protéines enzymatiques comme celles impliquées dans la biosynthèse de la tyrosine (Byng *et al.*, 1980) ou l'allostérie de la 3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate synthétase (Whitaker *et al.*, 1981), les protéines ribosomales (Bocchetta *et al.*, 2000), GrpE (Ahmad *et al.*, 2000) et la sous unité β de l'ARN polymérase ADN dépendante (Morse *et al.*, 2002). Les espèces ont été réassignées soit à des genres préexistants soit à de nouveaux genres. La Figure 2 illustre l'éclatement de ces 5 groupes d'ARNr. Progressivement, la taxonomie contemporaine (Vandamme *et al.*, 1996) a restreint le genre *Pseudomonas* au groupe I de Palleroni (Kersters *et al.*, 1996) ou «*Pseudomonas vrais*» qui se caractérisent par la présence

TABLEAU 1

Liste des espèces de *Pseudomonas* «sensu stricto» Validées. Les Espèces Dites Validées Sont Celles Qui Sont Reconnues Officiellement, Elles Ont Été Décrites dans des Articles Publiés par International Journal of Systematic Bacteriology et plus Tard par International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology ou Citées dans la Liste de Validation de Ces Mêmes Périodiques Si Elles Ont Été Publiées Ailleurs. Dans le Texte, les Espèces non « Validées » Sont Mises entre Guillemets

<i>P. abietaniphila</i> ²⁷	<i>P. fuscovaginae</i> ²⁶	<i>P. oryzihabitans</i> ²³
<i>P. aeruginosa</i> ³⁵	<i>P. gessardii</i> ⁴⁰	<i>P. palleroniana</i> ¹⁶
<i>P. alcaligenes</i> ³⁵	<i>P. graminis</i> ⁵	<i>P. parafulva</i> ³⁸
<i>P. alcaliphila</i> ⁴⁴	<i>P. grimontii</i> ⁴	<i>P. plecoglossicida</i> ³⁰
<i>P. avellanae</i> ²¹	<i>P. halophila</i> ¹⁵	<i>P. pseudoalcaligenes</i> ³⁵
<i>P. azotoformans</i> ³⁵	<i>P. indica</i> ³¹	<i>P. psychrophila</i> ⁴³
<i>P. balearica</i> ⁶	<i>P. jessenii</i> ³⁹	<i>P. putida</i> ³⁵
<i>P. brassicacearum</i> ¹	<i>P. jinjuensis</i> ²⁴	<i>P. rhodesiae</i> ⁸
<i>P. brenneri</i> ³	<i>P. kilonensis</i> ³⁴	<i>P. saccharophila</i> ³⁵
<i>P. cannabina</i> ¹⁸	<i>P. koreensis</i> ²⁴	<i>P. salomonii</i> ¹⁶
<i>P. cedrina</i> ⁹	<i>P. libanensis</i> ¹⁰	<i>P. savastanoi</i> ¹⁷
<i>P. chloritidismutans</i> ⁴¹	<i>P. lini</i> ¹²	<i>P. straminea</i> ^{35, 37}
<i>P. chlororaphis</i> ^{35, 22}	<i>P. lundensis</i> ²⁸	<i>P. stutzeri</i> ³⁵
<i>P. corrugata</i> ^{33, 36}	<i>P. luteola</i> ²³	<i>P. syringae</i> ^{35, 42}
<i>P. costantini</i> ²⁹	<i>P. mandelii</i> ³⁹	<i>P. syzygii</i> ³²
<i>P. cremoricolorata</i> ³⁸	<i>P. mediterranea</i> ⁷	<i>P. thermotolerans</i> ²⁵
<i>P. extremorientalis</i> ²⁰	<i>P. mendocina</i> ³⁵	<i>P. thivervalensis</i> ¹
<i>P. flavescens</i> ¹⁹	<i>P. migulae</i> ⁴⁰	<i>P. tremae</i> ¹⁸
<i>P. fluorescens</i> ³⁵	<i>P. monteilii</i> ¹⁴	<i>P. umsoggensis</i> ²⁴
<i>P. fragi</i> ³⁵	<i>P. mosselii</i> ¹¹	<i>P. vancouverensis</i> ²⁷
<i>P. frederiksbergensis</i> ²	<i>P. orientalis</i> ⁹	<i>P. veronii</i> ¹³
<p>Références :</p> <p>1. Achouak et al (2000) ; 2. Andersen et al. (2000) ; 3. Baida et al. (2001) ; 4. Baida et al. (2002) ; 5. Behrendt et al. (1999) ; 6. Bennasar et al. (1996) ; 7. Catara et al. (2002) ; 8. Coroler et al. (1996) ; 9. Dabboussi et al. (1999a) ; 10. Dabboussi et al. (1999b) ; 11. Dabboussi et al., (2002) ; 12. Delorme et al., (2002.) ; 13. Elomari et al., (1996) ; 14. Elomari et al., (1997) ; 15. Fendrich et al., (1989) ; 16. Gardan et al., (2002) ; 17. Gardan et al., (1992) ; 18. Gardan et al., (1999) ; 19. Hildebrand et al., (1994) ; 20. Ivanova et al., (2002) ; 21. Janse et al., (1996) ; 22. Johnson et Palleroni (1989) ; 23. Kodama et al., (1985) ; 24. Kwon et al., (2003) ; 25. Manaia et Moore (2002) ; 26. Miyajima et al., (1983) ; 27. Mohn et al., (1999) ; 28. Molin et al., (1986) ; 29. Munsch et al., (2002) ; 30. Nishimori et al., (2000) ; 31. Pandey et al., (2002) ; 32. Roberts et al., (1990) ; 33. Scarlett et al., (1978) ; 34. Sikorski et al. (2001) ; 35. Skerman et al., (1980) ; 36. Sutra et al., (1997) ; 37. Uchino et al., (2000) ; 38. Uchino et al., (2001) ; 39. Verhille et al., (1999a) ; 40. Verhille et al., (1999b) ; 41. Wolterink et al., (2002) ; 42. Young et al., (1996) ; 43. Yumoto et al., (2001) ; 44. Yumoto et al., (2002).</p>		

de l'ubiquinone 9, comme quinone majeure (Oyazu and Komagata, 1983 ; Suzuki *et al.*, 1993), et des acides 3-hydroxydécanoïque (3-OH 10:0) et 3-hydroxydodécanoïque (3-OH 12:0), comme acides gras cellulaires spécifiques (Moss *et al.*, 1972 ; Sted, 1992 ; Vancannety *et al.*, 1996) ainsi que par l'absence d'accumulation de poly- β -hydroxybutyrate, comme réserve de carbone. La liste des espèces validées à ce jour est présentée au Tableau 1. La relation «naturelle» entre les espèces du groupe d'ARN I a été déduite de la comparaison des séquences de l'ARN 16S d'abord par les travaux de Moore *et al.* (1996), qui montrèrent que les espèces du genre *Pseudomonas* se répartissaient en 2 groupes intragénériques («groupe *P. fluorescens*» et «groupe *P. aeruginosa*»), puis d'une façon plus précise par Anzai et coll. (2000), qui distinguent 6 groupes d'ARN 16S dont les détails sont illustrés dans la Figure 3: «groupe *P. syringae*», «groupe *P. chlororaphis*», «groupe *P. fluorescens*», «groupe *P. putida*», «groupe *P. stutzeri*» et enfin «groupe *P. aeruginosa*».

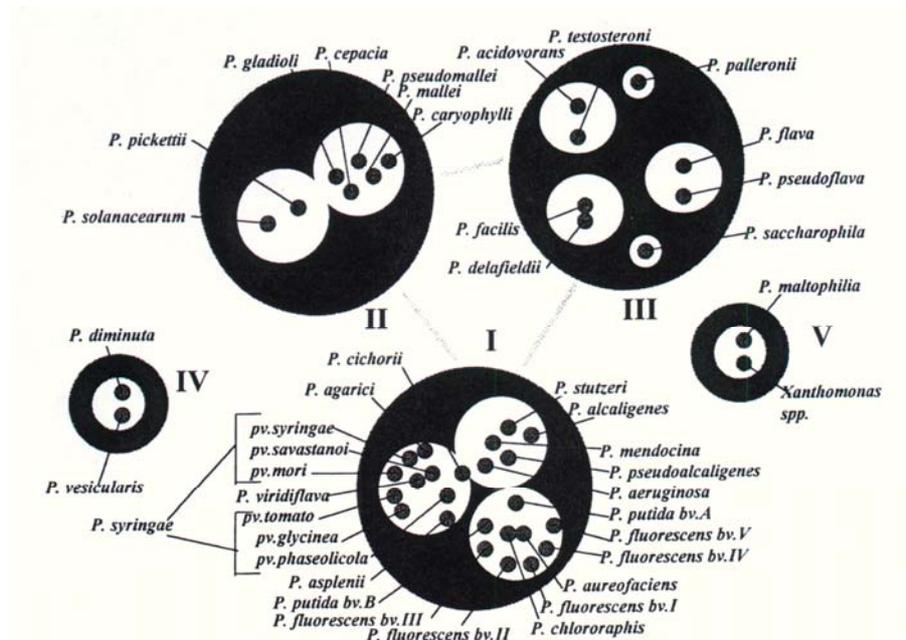


Figure 1. Les 5 groupes d'homologie d'ARN ribosomal constituant le genre *Pseudomonas* «sensu lato» selon Palleroni (1973).

LE GENRE *PSEUDOMONAS* "SENSU STRICTO"

Le genre *Pseudomonas* rassemble les espèces dites «fluorescentes», dont les souches produisent des pigments fluorescents dénommés pyoverdines, par opposition aux espèces dites «non fluorescentes» qui n'en produisent pas.

Pseudomonas «fluorescents»

Les espèces «fluorescentes» se caractérisent par la production de pyoverdines, qui sont des pigments fluorescents jaune-verts avec une longueur d'onde d'excitation maximale de 370nm. Ces pigments sont synthétisés en grande quantité dans des conditions de cultures carencées en fer (Meyer, 1977). Les pyoverdines jouent un rôle de sidérophore puisqu'elles complexent les ions ferriques (Meyer et Abdallah, 1978) et facilitent le transport du fer au travers de la membrane bactérienne (Meyer et Hornersperger, 1978 ; Meyer *et al.*, 1979). Une méthode de sidérotypage élaborée par Meyer *et al.* (1997) est prometteuse. Celle-ci s'appuie sur la grande variété des pyoverdines qui caractérise les espèces «fluorescentes». Plus d'une quarantaine de pyoverdines différentes ont été décrites. La méthode de sidérotypage permet de détecter et d'identifier le type de sidérophore d'une souche donnée, de comparer les divers sidérotypes et de classer les bactéries en sidérovares. Une corrélation étroite entre sidérovares et genomovars¹ a été constatée sur un échantillon de 301 souches «fluorescentes» (Meyer *et al.* 2002). D'un point de vue taxonomique les *Pseudomonas* «fluorescents» sont très complexes (Rhodes, 1959; Jessen, 1965; Stanier *et al.*, 1966). Les espèces *P. aeruginosa*, *P. fluorescens*, *P. putida*, *P. chlororaphis*, et les espèces phytopathogènes (*P. syringae* et "*P. cichorii*") sont les plus représentatives.

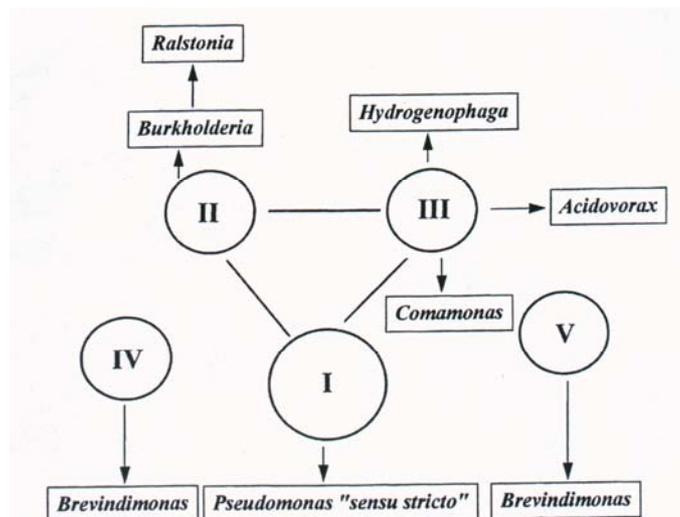


Figure 2. Restructuration taxonomique du genre *Pseudomonas* «sensu lato».

**Pseudomonas aeruginosa* est l'espèce type du genre, elle est la mieux connue et la plus facile à identifier. Plusieurs descriptions complètes ont été publiées (Jessen, 1965 ; Stanier *et al.* , 1966 ; Doudoroff et Palleroni, 1974). C'est aussi l'espèce du genre la mieux

¹ groupe de souches ayant des taux d'hybridation ADN/ADN compris entre 70 et 100%.

caractérisée sur le plan génomique (Clarke et Richmond, 1965 ; Sokatch, 1986). Le séquençage total du génome de *P. aeruginosa* (souche PA01) a été réalisé par Stover *et al.* (2000). Il est composé de 6,3 millions de paires de bases. L'analyse fait apparaître l'importance des gènes de régulation qui représentent 8% des gènes identifiés. De nombreux gènes impliqués dans le catabolisme, le transport et l'efflux des composants organiques ainsi que 4 systèmes potentiels de chimotaxie sont également reconnus. Par ailleurs, de nombreux plasmides transférables entre souches par conjugaison ou par transduction ont été identifiés et la majorité des souches est multilyso-gène. Ces résultats expliquent les nombreuses variations génétiques observées dans l'espèce avec pour conséquence, la fréquence de souches multirésistantes aux antibiotiques (Danel *et al.*, 1995 ; Morita *et al.*, 2001 ; Wang *et al.*, 2003 ; MacGoman *et al.*, 2003) et reflètent aussi la forte capacité d'adaptation de *P. aeruginosa* aux diverses conditions de l'environnement.

* *Pseudomonas fluorescens*, à la différence de *P. aeruginosa*, est très hétérogène et se subdivise en biotypes ou biovars (Stanier *et al.*, 1970 ; Champion *et al.*, 1980 ; Bossis *et al.*, 2000). Toutefois, pour Palleroni (1992) aucune de ces subdivisions n'est entièrement satisfaisante, et des analyses taxonomiques plus poussées pourraient engendrer la description d'espèces nouvelles. L'exemple le plus représentatif est la description de l'espèce psychrotrophe isolée de la viande, *P. lundensis* (Molin *et al.*, 1986), préalablement, décrite comme un groupe bien défini au sein d'un des biovars.

* *Pseudomonas putida* est une espèce saprophyte qui peut cependant être isolée en bactériologie médicale sans que son pouvoir pathogène soit clairement établi. Elle a été divisée par Stanier *et al.* (1966) en 2 biovars : le biovar A et le biovar B. Ce dernier est plus proche de *P. fluorescens* que de *P. putida* biovar A. La position taxonomique de *P. putida* biovar B est une question qui reste en suspens et nécessite un complément d'études phénotypiques et génomiques (Yamamoto et Harayama, 1998 ; Bossis *et al.*, 2000). La nécessité d'une restructuration taxonomique de *P. putida* biovar B est révélée par les travaux de Yamamoto et Harayama (1988) basés sur l'analyse des séquences des gènes codant pour la sous unité B de l'ADN gyrase (*gyrB*) et pour le facteur δ^{70} de l'ARN polymérase (*rpoD*) de 20 souches de *Pseudomonas* dont *P. putida*, *P. fluorescens* et *P. chlororaphis*. Sur la base des séquences des gènes *gyrB* et *rpoD*, l'ensemble des souches se subdivise en 2 groupes dont l'un rassemble la souche type de *P. putida* et toutes les souches du biovar A et l'autre incluant toutes les souches du biovar B et les souches types des espèces de *P. fluorescens*, *P. chlororaphis*. La reconstruction de l'arbre phylogénétique des souches de *P. putida*, à partir des séquences de l'ARNr 16S, ne distingue les 2 biovars A et B que lorsque les séquences des régions variables sont exclues de l'analyse.

***Les espèces «fluorescentes» phytopathogènes** : Il existe des souches phytopathogènes dans le groupe «fluorescents» ; l'espèce la plus représentative est *P. syringae*. Elle se caractérise par une croissance lente sur les milieux de culture usuels, par l'absence d'arginine dihydrolase et par une réaction positive au test d'hypersensibilité des feuilles de tabac. Elle n'utilise que très peu de substrats carbonés. A leur tour, les *Pseudomonas* «fluorescents» phytopathogènes se subdivisent en 2 groupes : celui des espèces à oxydase négative, qui inclut les pathovars de *P. syringae* et souches apparentées, et celui des espèces à oxydase positive, incluant "*P. cichorii*", *P. corrugata*, *P. fuscovaginae*, "*P. tolaasii*", "*P. asplenii*" et "*P. marginalis*" (Gardan *et al.*, 2002). L'espèce *P. syringae* a été originalement isolée du lilas (*Syringae vulgaris*). Elle a été identifiée par la suite sur une

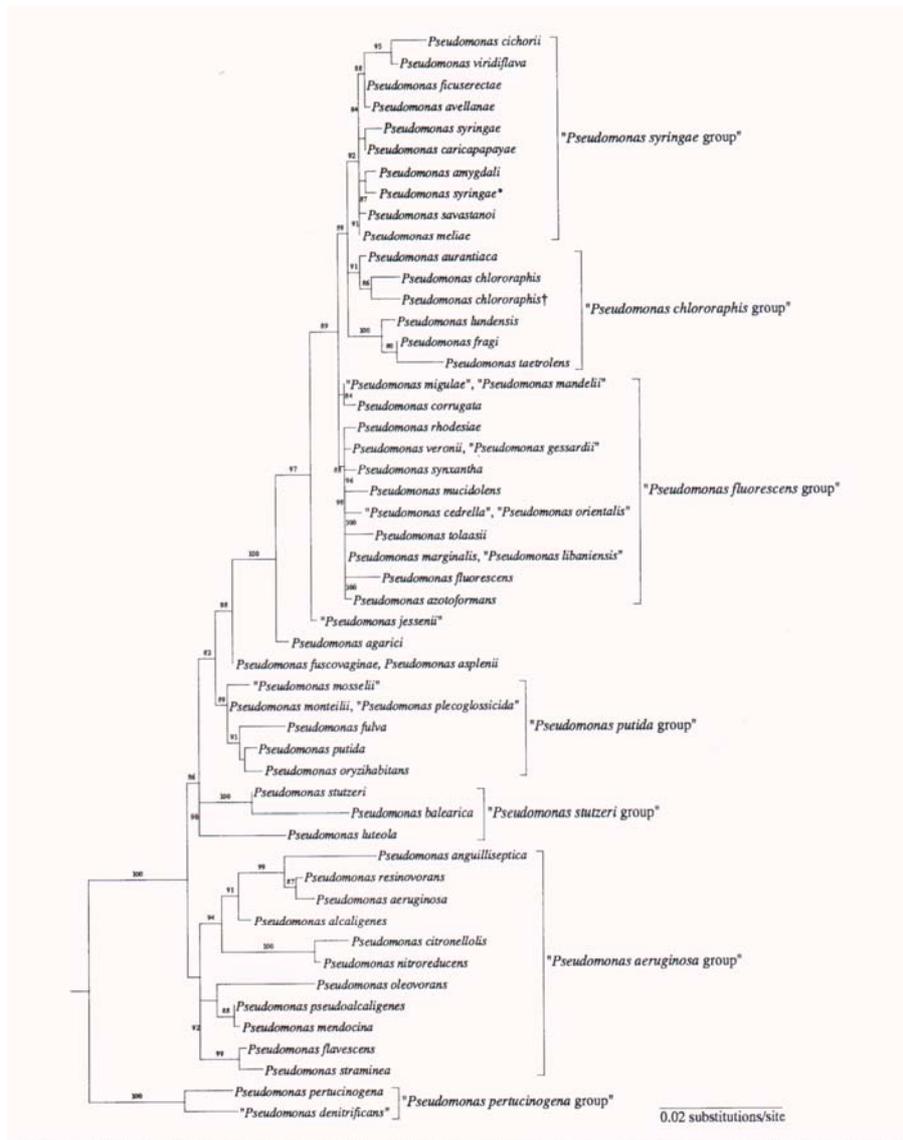


Figure 3. Arbre phylogénétique des espèces du genre *Pseudomonas* «sensu stricto» construit par Anzai et al. (2000) sur la base du séquençage de l'ARN ribosomal. Le groupe "*Pseudomonas pertucinogena*" comprend 2 espèces non validées ; il n'appartient donc pas au genre *Pseudomonas* «sensu stricto».

grande variétés d'hôtes (canne à sucre, café, blé, caroube, soja, tournesol, seigle, maïs, concombre, chou, tabac, pomme, pêche, haricot, mûre, olivier, sésame, thé et pois) puis reclassée en pathovars² (Young *et al.*, 1978), dont certains étaient considérés par Young (1991) comme des espèces nouvelles potentielles. Dans le Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (édition de 1984), Palleroni retient l'existence de 47 pathovars de *P. syringae*. En 1999, Gardan *et al.* ont publié un travail majeur d'hybridation ADN/ADN et de ribotypage sur la presque totalité des pathovars de *P. syringae*. Ainsi ils ont décrit 9 genomovars au sein d'un échantillon de 48 pathovars et de 8 espèces apparentées. Le genomovar 1 comprend la souche type de *P. syringae* et 9 souches représentant chacune un pathovar de *P. syringae*. Il correspond au «groupe *syringae*» de Pecknold et Grogan (1973). Le genomovar 2 comprend 20 souches : 4 souches types d'espèce (*P. savastanoi*, "*P. ficuserectae*", "*P. meliae*" et "*P. amygdali*") ainsi que 16 souches représentant chacune un pathovar de *P. syringae*. Les 4 espèces incluses dans le genomovar 2 sont synonymes et la dénomination de "*P. amygdali*" devrait être la seule correcte. Ce genomovar correspond au «groupe *morsprunorum*» de Pecknold et Grogan (1973). Le genomovar 3 rassemble 14 souches représentant chacune un pathovar (pv) de *P. syringae*. Ce genomovar qui n'inclut aucune souche type correspond au «groupe *tomato*» de Pecknold et Grogan (1973). Le genomovar 4 regroupe la souche type de l'espèce "*P. coronafaciens*" qui devrait donc être validée. Le genomovar 5 qui n'inclut qu'une seule souche, *P. syringae* pv *tomato* est élevé au rang de genomovar par Gardan *et al.* (1999). Le genomovar 6 inclut 2 pathovars de *P. syringae* ainsi que la souche type de l'espèce "*P. viridiflava*". Le genomovar 7 rassemble 5 souches représentant 2 pathovars de *P. syringae* (*P. syringae* pv *tagetis* et *P. syringae* pv *helianthi*). Les auteurs proposent de dénommer provisoirement ce genomovar «groupe *tagetis*». Le genomovar 8 rassemble 6 pathovars ainsi que la souche type de *P. avellanae*, espèce dont l'existence est donc taxonomiquement vérifiée. Enfin, le genomovar 9 est formé de 3 souches de *P. syringae* pv *cannabina* et Gardan *et al.* (1999) proposent d'élever ce pathovar au rang d'espèce nouvelle : *P. cannabina*.

Dans le «groupe fluorescent» l'équipe de Izard et Leclerc a décrit de nouvelles espèces de *Pseudomonas* isolées d'eaux minérales naturelles françaises : *P. veronii* (Elomari *et al.*, 1995), *P. rhodesiae* (Coroler *et al.*, 1996), *P. jessenii* et *P. mandelii* (Verhille *et al.*, 1999a), *P. gessardii*, *P. migulae* (Verhille *et al.*, 1999b), *P. grimontii* (Baida *et al.*, 2002) et *P. brenneri* (Baida *et al.*, 2001). Trois autres espèces de «*Pseudomonas fluorescents*» ont été isolées d'eaux de sources libanaises : *P. libanensis* (Dabboussi *et al.*, 1998 et 1999a), *P. cedrina* originellement dénommée *P. cedrella* (International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology : validation list n°48) et *P. orientalis* (Dabboussi *et al.*, 1999b). Les tests de virulence réalisés *in-vitro* par Dabboussi *et al.* (2000) montrent que sur l'ensemble des souches de *P. libanensis*, *P. cedrina* et *P. orientalis*, seules 2 souches de *P. libanensis* se sont révélées cytotoxiques pour les cellules humaines HEP-2. Les souches des espèces *P. cedrina* et *P. orientalis* ne présentaient aucune propriété d'adhésion, d'invasion ou de cytotoxicité. Par ailleurs, les 3 espèces ne produisaient pas d'enzymes majeures associées à la virulence. Récemment, Ajithkumar *et al.* (2003) ont décrit la sous espèce (subsp.) *P. veronii* subsp. *inensis* isolée de boue activée. Enfin, les espèces *P. monteilii*, (Elomari *et al.*, 1995 et 1997) et *P. mosselii* (Dabboussi *et al.*, 2002), ont été isolées en bactériologie médicale sans que leur pouvoir pathogène pour l'homme ne soit connu à l'heure actuelle. Les souches de *P. mosselii* peuvent être distinguées des autres espèces fluorescentes notamment par la

² groupe de souches rassemblées sur la base commune de leur pouvoir pathogène.

technique nouvelle de sidérotypage mise au point par Meyer *et al.* (2002). La caractérisation de l'espèce *P. grimontii*, résulte de la révision de la position taxonomique de souches constituant le groupe "97-514" de *Pseudomonas* «fluorescents» isolées par l'équipe de Izard et Leclerc à partir d'eaux minérales naturelles françaises.

Les nouvelles espèces de *Pseudomonas* «fluorescents» qui viennent d'être décrites sont : *P. plecoglossicida* isolée d'ayus (*Plecoglossus altivelis*) ou poisson parfumé (que l'on consomme en extrême orient) atteint d'ascite hémorragique. Cette espèce est phénotypiquement et phylogénétiquement (séquençage de l'ARN 16S) proche de *P. putida* biovar A mais elle réduit les nitrates en nitrites (Nishimori *et al.*, 2000). *P. psychrophila*, isolée d'une chambre froide destinée à la conservation des denrées alimentaires, se distingue par sa capacité de croître à -1°C mais pas à 40°C. Elle est phylogénétiquement proche des espèces *P. fragi*, *P. lundensis* (capables de dégrader les viandes conservées à basse température) et *P. chlororaphis* (Yumoto *et al.*, 2001). L'espèce *P. extremorientalis* a été isolée d'un réservoir d'eau potable; elle est phylogénétiquement proche de "*P. tolaasii*", *P. veronii* et *P. rhodesiae* (Ivanova *et al.* 2002). L'espèce *P. constantinii* est une espèce phytopathogène pour les champignons de couche (*Agaricus bisporus*) chez qui elle provoque la maladie de tâches brunes (Munsch *et al.* 2002). L'espèce *P. salomonii* est responsable de la maladie dénommée communément "Café au lait" ; elle est phytopathogène pour l'ail. L'espèce *P. palleroniana* a été isolée à partir de plants de riz ; sa pathogénéicité est faible ou nulle pour le riz, sa réaction d'hypersensibilité aux feuilles de tabac est négative (Gardan *et al.* 2002). Les souches de l'espèce *P. lini* ont été isolées du sol, elles sont proches de *P. mandelii*. Les 8 souches constituant cette espèce se subdivisent en 2 sidérovars différents (Delorme *et al.*, 2002).

***Pseudomonas* non fluorescents**

Les espèces «non fluorescentes» sont classiquement regroupées dans 2 ensembles : le groupe «alcaligenes» et le groupe «stutzeri».

* **Le groupe «alcaligenes»**, défini par Stanier *et al.* (1966) sur la base de critères phénotypiques, comprend *P. alcaligenes* et *P. pseudoalcaligenes*. Ces auteurs ont souligné des similarités phénotypiques entre les 2 espèces, qu'ils ont rassemblées dans le sous-groupe «alcaligenes», qui sera réétudié par la suite par Ralston-Barrett *et al.* (1976). Ils sont aussi constatés des similarités entre *Comamonas (Pseudomonas) acidovorans* et *Comamonas (Pseudomonas) testosteroni* qu'ils ont dénommé sous-groupe «acidovorans». Pickett et Greenwood (1986) ont montré les difficultés du diagnostic phénotypique différentiel entre *P. alcaligenes* et *C. (Pseudomonas) testosteroni*. Ils ont noté cependant l'intérêt du type de flagellation et de l'accumulation du poly-β-hydroxybutyrate.

* **Le groupe «stutzeri»** (Palleroni *et al.*, 1970) rassemble les espèces *P. stutzeri* et *P. mendocina*. *P. stutzeri* est une espèce ubiquitaire. Elle est reconnue comme étant très hétérogène (Rossello-Mora *et al.*, 1991) et comprend 7 genomovars différents. Leur existence a été confirmée par le séquençage de l'ARN 16S et le genomovar VI a été élevé au rang d'espèce, *P. balearica* (Bennasar *et al.*, 1996). L'organisation du génome de *P. stutzeri* a été étudiée pour tenter de comprendre le processus de diversification génétique ainsi que les capacités adaptatives (niches écologiques) de l'espèce (Ginard *et al.*, 1997). L'espèce *P.*

mendocina a été isolée en Argentine par Palleroni *et al.* (1970). La couleur brun-jaune de ses colonies est associée à la présence d'un pigment caroténoïde intracellulaire.

L'espèce «non fluorescente» *P. fragi* a été isolée de viandes avariées ; elle intéresse particulièrement les microbiologistes alimentaires. Elle est caractérisée par son hétérogénéité et il est plus approprié de parler de «complexe *fragi*» (Molin et Ternström, 1982 ; Shaw *et al.*, 1982).

A ces espèces majeures, s'ajoutent d'autres espèces non fluorescentes comme "*P. ficuserectae*" qui est pathogène pour le ficus ; elle appartient au groupe 2 de Gardan *et al.* (1999) qui regroupe aussi les souches type des espèces *P. savastoni*, "*P. meliae*" et "*P. amygdali*". Ces dénominations sont synonymes, et celle de "*P. amygdali*" étant la plus ancienne est donc la plus correcte selon le code international de nomenclature. Cependant, comme la différenciation phénotypique entre les espèces mises en évidence est actuellement impossible, aucun changement nomenclatural n'a été proposé par les auteurs. *P. perfectomarina*, isolée de l'eau de mer, est assimilée à l'espèce *P. stutzeri* (Döhler *et al.*, 1987). D'autres espèces de *Pseudomonas* «non fluorescentes» ont été décrites comme *P. graminis* (isolée de la phyllosphère des graminées) qui se caractérise par la production d'un pigment jaune insoluble (Behrendt *et al.*, 1999). *P. frederiksbergensis* a été isolée du sol d'un site de gazéification ; cette espèce se distingue notamment par son pouvoir de dégrader le phénanthrène (Andersen *et al.*, 2000). L'espèce *P. alcaliphila* a été isolée de l'eau de mer ; d'après le séquençage de son ARN 16S, celle-ci est proche de *P. pseudoalcaligenes*, "*P. oleovarans*" et *P. mendocina* (Yumoto *et al.*, 2001). *P. indica* a été isolée du sol d'un champ pétrolier ; elle est capable d'utiliser le butane comme seule source de carbone et d'énergie ; son GC% est de 72% ; il est le plus élevé de toutes les espèces du genre *Pseudomonas* connues à ce jour ; cette espèce est très proche de *P. mendocina* et *P. stutzeri* (Pandey *et al.*, 2002). *P. thermotolerans* a été isolée d'une eau utilisée pour la préparation industrielle du liège. Elle se caractérise par sa capacité de croître à des températures élevées (ses températures maximale et optimale de croissance sont de 55°C et de 47°C respectivement) et d'utiliser comme source de carbone des hydrocarbures à longue chaîne (plus de 11 atomes carbonés) ; cette espèce est proche de *P. aeruginosa* (Manaia et Moore, 2002). *P. chloritidismutans* a été isolée de la boue d'un bioréacteur utilisé pour le traitement de l'eau polluée par les chlorates ; elle peut utiliser en anaérobiose les chlorates comme accepteurs finaux d'électrons ; selon des études menées à l'échelle pilote, elle présente des potentialités d'utilisation comme agent biologique de dépollution de l'eau contaminée par les chlorates (Wolterink *et al.*, 2002). Les espèces *P. parafulva* et *P. cremoricolorata* ont été isolées de rizières. En culture sur l'agar nutritif ou TSA (Tryptic Soy Agar), elles produisent un pigment jaune insoluble dans l'eau ; elles sont incapables de croître à pH 3,6 ; la première se développe à 37°C mais pas à 41°C alors que la seconde peut croître à 4°C (Uchino *et al.* 2001). L'espèce *P. mediterranea* est issue de la révision du statut taxonomique de *P. corrugata* et correspond au phénotype B des souches de *P. corrugata* (Catara *et al.*, 2002) ; les souches incluses dans ce phénotype se distinguent par leur capacité d'assimilation du *meso*-tartrate, du 2-cetogluconate et de l'histamine.

Un remaniement taxonomique d'ordre nomenclatural reste à mentionner. Holmes *et al.* (1987) ont proposé le reclassement de l'espèce *P. oryzihabitans* dans le genre *Flavimonas* et de *P. luteola* dans le genre *Chryseomonas*. Ces 2 espèces doivent être considérées de

nouveau comme des membres du genre *Pseudomonas* selon les travaux de Anzai *et al.* (1997) qui considèrent que sur le plan phylogénétique (séquençage de l'ARN 16S), il y a synonymie entre les genres *Pseudomonas*, *Flavimonas* et *Chryseomonas*. Les souches connues sous la dénomination de *P. ochracea* sont considérées comme *P. straminea* (Uchino *et al.*, 2000). De même, les différentes analyses génotypiques et phénotypiques ont montré que les dénominations *P. antimicrobica* et *Burkholderia gladioli* étaient synonymes ; comme celle de *P. antimicrobica* est postérieure, elle doit donc être rejetée, selon le code international de nomenclature et seule la dénomination de *Burkholderia gladioli* est correcte (Coenye *et al.*, 2000).

Le groupe II de Palleroni (1973) inclut des espèces rassemblant des souches phytopathogènes et des souches isolées en bactériologie médicale, qui ont été reclassées dans les genres *Burkholderia* puis *Ralstonia* (Yabuuchi *et al.*, 1990) : *R. solanaceum* et *R. pickettii*. Le groupe III de Palleroni (1973) a été particulièrement étudié par Willems *et al.* (1991). Ces auteurs ont proposé la création de la famille des *Comamonadaceae* comprenant 3 genres : *Comamonas* [*C. (Pseudomonas) acidovorans*, *C. (Pseudomonas) testosteroni*] (Tamoka *et al.*, 1987), *Acidovorax* [*A. (Pseudomonas) facilis*, *A. (Pseudomonas) delafieldii*] (Willems, 1990) et *Hydrogenophaga* [*H. (Pseudomonas) flava*, *H. (Pseudomonas) pseudoflava* et *H. (Pseudomonas) palleronii*] (Willems *et al.*, 1989). Les espèces formant le groupe IV Palleroni (1973), *P. vesicularis* et *P. diminuta* ont été transférées en 1994 dans un genre nouveau *Brevindimonas* [*B. (Pseudomonas) vesicularis* et *B. (Pseudomonas) diminuta*] par Sengers *et al.*, (1994). Le groupe V de Palleroni (1973) ne comprenait qu'une seule espèce *P. maltophilia* [dénomination nomenclaturale antérieure à celle de *P. melanogena* (Komagata *et al.*, 1974)] qui a été ensuite incluse dans le genre *Xanthomonas* sous la dénomination de *X. maltophilia* (Swings *et al.*, 1983). Toutefois, cette proposition nomenclaturale fut contestée, notamment par Van Zyl et Steyn (1990), ce qui a conduit Palleroni et Bradbury (1993) à proposer la création du genre *Stenotrophomonas* incluant initialement l'espèce *S. (Xanthomonas) maltophilia*. Depuis lors, 4 autres espèces ont rejoint le genre *Stenotrophomonas* : *S. africana* ne comprenant qu'une souche isolée dans le liquide céphalo-rachidien d'un malade atteint de SIDA (Drancourt *et al.*, 1997), *S. nitritireducens*, qui a été isolée d'un biofiltre expérimental d'ammoniac (Finkmann *et al.*, 2000), *S. acidominiphila* qui provient de la boue d'un réacteur de traitement des eaux usées d'une installation pétrochimique (Assih *et al.*, 2002) et *S. rhizophila* qui est une espèce possédant des propriétés antifongiques ; les souches ont été isolées des graines de colza et des tubercules de pomme de terre (Wolf *et al.*, 2002).

Les autres espèces appartenant au genre *Pseudomonas* «sensu lato» ont été reclassées dans d'autres genres : *Herbaspirillum* (Baldani *et al.*, 1996), *Delftia* (Yabuuchi *et al.*, 1995), *Telluria* (Anzai *et al.* 1997), *Aminobacter* (Urakami *et al.*, 1992), *Zavarzinia*, *Oligotropha* (Meyer *et al.*, 1993) et *Sphingomonas* (Denner *et al.*, 1999). Les transferts des espèces de *Pseudomonas* vers d'autres genres bactériens opérés ces dernières années concernent les espèces *P. lemoignei* [*Paucimonas lemoignei* ; (Jendrossek *et al.*, 2001)], *P. woodsii* [*Burkholderia andropogonis* ; (Coenye *et al.*, 2001)], *P. doudoroffii* [*Oceanomonas doudoroffii* ; (Brown *et al.*, 2001)] et *P. stanieri* [*Marinobacterium stanieri* (Satomi *et al.*, 2002)].

CONCLUSION

Le besoin d'une classification rationnelle des espèces du genre *Pseudomonas* s'est manifesté dès le début des années 1960 (Lyssenko, 1962 ; Davis et Park, 1962, Lizuka et Komagata, 1963 ; Jenssen 1965) ; cependant l'époque moderne débute véritablement avec la publication fondamentale du travail de Stanier *et al.* (1966). Pour la première fois, les tests d'assimilation, dont l'idée avait été émise 40 ans auparavant par Den Dooren De Jung (1926), sont utilisés par Stanier *et al.*, (1966) comme cet auteur le décrit au cours de ses réflexions sur la taxonomie du genre *Pseudomonas* (Stanier, 1976). Ceux-ci ont permis de mieux connaître la phénotypie des *Pseudomonas* (bactéries non fermentantes) alors que l'on disposait de nombreux caractères pour l'étude des *Enterobacteriaceae* (bactéries fermentantes) dont la taxonomie était plus avancée. Le travail magistral de Palleroni *et al.* (1973), fondé sur la découverte de l'extrême conservation de l'ARN ribosomal par Doi et Igarashi (1965), Dubnan *et al.* (1965) et Pace et Campbell (1971 a et b), appliquée au genre *Pseudomonas* allait souligner son extrême hétérogénéité. L'existence des 5 «groupes d'homologie d'ARNr » devait être confirmée par l'analyse numérique des caractères phénotypiques (Sneath *et al.*, 1981), l'étude des ubiquinones et l'analyse des profils des acides gras cellulaires 3-hydroxy (Moss *et al.*, 1972 ; Ikemoto *et al.*, 1978 ; Oyazu et Komagata, 1983 ; Stead, 1992 ; Vancannet *et al.*, 1996), l'étude phylogénétique de la biosynthèse des acides aminés aromatiques (Byng *et al.*, 1983) et enfin le séquençage de l'ARN 16S (Woese, 1987 ; Moore *et al.*, 1996). Actuellement, le séquençage de l'ARN 16S est poussé à l'extrême, et la description de nouvelles espèces est parfois fondée sur une seule souche ; il est permis de s'interroger comme l'ont fait Christensen *et al.* (2001) sur la validité de ces travaux. La dernière étape fut le séquençage complet du chromosome de *P. aeruginosa* par Stover *et al.* (2000). Ce travail explique la très grande capacité métabolique des espèces du genre *Pseudomonas* ; celle-ci n'est pas entièrement d'origine chromosomique ; déjà, Saylor *et al.* (1990), avaient montré que parmi toutes les espèces étudiées dans leur travail, et hébergeant ce genre de plasmides, les $\frac{3}{4}$ appartenaient au genre *Pseudomonas*. Récemment, Spiers *et al.* (2000) ont publié une étude remarquable sur la diversité des *Pseudomonas*. En conclusion, comme l'a si bien exprimé Palleroni (2003), l'histoire de la taxonomie des *Pseudomonas* reflète celle des progrès de la taxonomie bactérienne au cours du XX^{ème} siècle.

RÉFÉRENCES

- Achouak, W., Sutra, L., Heulin, T., Meyer, J.M., Fromin, N., Degraeve, S., Christen, R. and Gardan, L. 2000. *Pseudomonas brassicacearum* sp. nov. and *Pseudomonas thivervalensis* sp. nov., two root-associated bacteria isolated from *Brassica napus* and *Arabidopsis thaliana*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 9-18.
- Ahmad, S., Selvapandiyar, A. and Bhatnagar, R.K. 2000. A protein-based phylogenetic tree for gram-positive bacteria derived from hcrA, a unique heat-shock regulatory gene. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 1761-1766.
- Ajithkumar, B., Ajithkumar, V. P. and Iriye, R. 2003. Degradation of 4-aminophenol and 4-hexylphenol by a new activated sludge of *Pseudomonas veronii* and proposal for a new subspecies status. *Res. Microbiol.*, 154: 17-23.
- Akkermans, *et al.* 1996. Reclassification of *Pseudomonas syringae* pv. *avellanae* as *Pseudomonas avellanae* (spec. nov), the bacterium causing canker of hazelnut (*Corylus avellana* L.). *Syst Appl. Microbiol.*, 19: 589-595.

- Alquati, C., De Gioia, L., Santarossa, G., Alberghina, L., Fantucci, P., Lotti, M. 2002. The cold-active lipase of *Pseudomonas fragi*. Heterologous expression, biochemical characterization and molecular modeling. *Eur. J. Biochem.*, 269: 3321-3328.
- Andersen, S. M., Johnsen, K., Sorensen, J., Nielsen, P. and Jacobsen, C. S. 2000. *Pseudomonas frederiksbergensis* sp. Nov., isolated from soil at a coal gasification site. *Inter. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 1957-1964.
- Anzai, Y., Kudo, Y. and Oyaizu, H. 1997. The phylogeny of the genera *Chryseomonas*, *Flavimonas* and *Pseudomonas* supports synonymy of these three genera. *Int. Syst. Bacteriol.*, 47: 249-251
- Anzai, Y., Kim, H., Park, J.Y., Wakabayashi, H. and Oyaizu, H. 2000. Phylogenetic affiliation of the pseudomonads based on 16S rRNA sequence. *J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50:1563-1589.
- Assih, E.A., Ouattara, A.S., Thierry, S., Cayol, J.L., Labat, M. and Macarie, H. 2002. *Stenotrophomonas acidaminiphila* sp. nov., a strictly aerobic bacterium isolated from an upflow anaerobic sludge blanket (UASB) reactor. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 559-668.
- Baida, N., Yazourh, A., Singer, E. and Izard, D. 2001. *Pseudomonas brenneri* sp. nov. species isolated from natural mineral waters. *Res. Microbiol.*, 152: 493-502.
- Baida, N., Yazourh, A., Singer, E. and Izard, D. 2002. *Pseudomonas grimontii* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 1497-1503.
- Baldani, J. I., Baldani, V.L.D., Olivares, F.L., Kichhof, G., Hartmann, A., Pot, B., Hoste, B., Falsen, E., Kersters, K., Gillis, M. and Dobereiner, J. 1996. Emended description of *Herbaspirillum* inclusion of *Pseudomonas rubisubalbicans* comb. nov. and mild plant pathogen as *Herbaspirillum rubisubalbicans* comb. nov., and classification of a group of clinical isolates (EF group 1) as *Herbaspirillum* species 3. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 46: 802-810.
- Behrendt, U., Ulrich, A., Schumann, P., Erler, W., Burghardt, J. and Seyfarth, W. 1999. A taxonomic study of bacteria isolated from grasses: a proposed new species *Pseudomonas graminis* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 49: 297-308.
- Bennasar, A., Rosselo-Mora, R., Lalucat, J. and Moore, E.R.B. 1996. 16S rRNA gene sequence analysis relatives to genomovars of *Pseudomonas stutzeri* and a proposal of *Pseudomonas balearica* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 46: 200-205.
- Bocchetta, M., Ceccarelli, E., Creti, R., Sanangelantoni, A.M., Tiboni, O. and Cammarano, P. 1995. Arrangements and nucleotide sequence of the gene (fus) encoding elongation factor G (EF-G) from the hyperthermophilic bacterium *Aquifex pyrophilis* : phylogenetic depth of hyperthermophilic bacteria inferred from analysis of the EF-G/fus sequence. *J. Mol. Evol.*, 41: 803-812.
- Bocchetta, M., Gribaldo, S., Sanangelantoni, A.M. and Cammarano, P. 2000. Phylogenetic depth of bacterial *Aquifex* and *Thermogata* inferred from analysis of ribosomal protein, elongation factor and RNA polymerase subunit sequences. *J. Mol. Evol.*, 50: 366- 380.
- Bossis, E., Lemanceau, P., Latour, X. and Gardan, L. 2000. The taxonomy of *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas putida* : current status and need for revision. *Agronomie*, 20: 51-63.
- Bouchez, M., Blanchet, D. and vandeCastele, J.-P. 1995. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by pure strains and by defined strain associations: inhibition phenomena and cometabolism. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 43: 156-164.

- Brown, G.R., Sutcliffe, I.C. and Cummings, S.P. 2001. Reclassification of [*Pseudomonas*] *doudoroffii* (Baumann *et al.* 1983) into the genus *Oceanomonas* gen. nov. as *Oceanomonas doudoroffii* comb. nov., and description of a phenol-degrading bacterium from estuarine water as *Oceanomonas baumannii* sp. nov. *International J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 67-72.
- Bustard, K. and Gupta, R.S. 1997. The sequences of heat shock protein 40 (DnaJ) homologs provide evidence for a close evolutionary relationship between the *Deinococcus-thermus* group and cyanobacteria. *J. Mol. Evol.*, 45: 193-205.
- Byng, G.S., Whitaker, R.J., Gherna, R.J. and Jensen, A. 1980. Variable enzymological patterning in tyrosine biosynthesis as a mean of determining natural relatedness among the *Pseudomonadaceae*. *J. Bacteriol.*, 144: 247-257.
- Byng, G.S., Whitaker, R.J., Jensen, R.A. 1983. Evolution of L-phenylalanine biosynthesis in rRNA homology group I of *Pseudomonas*. *Arch Microbiol.*, 136: 163-168.
- Campbell, J. I. A., Jacobsen C. S., and Sorensen J. 1995. Species variation and plasmid incidence among fluorescent *Pseudomonas* strains isolated from agricultural and industrial soils. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 18: 51-62.
- Catara, V., L. Sutra, A. Morineau, W. Achouak, Christen, R. and Gardan, L. 2002. Phenotypic and genomic evidence for the revision of *Pseudomonas corrugata* and proposal of *Pseudomonas mediterranea* sp. nov. *J. Syst. Evol. Microbiol.* 52, 1749-1758.
- Champion, A.B., Barrett, E.L., Palleroni, N.J., Soderberg, R.L., Kunisawa, R., Contopoulou, R., Wilson A.C. and Doudorff, M. 1980. Evolution in *Pseudomonas fluoreescens*. *J. Gen. Microbiol.*, 120: 485-511.
- Christensen, H., Bisgaard, M., Frederiksen, W., Mutters, R., Kuhnert, P., Olsen, J.E. 2001. Is characterization of a single isolate sufficient for valid publication of a new genus or species? Proposal to modify recommendation 30b of the Bacteriological Code (1990 Revision). *Int J Syst Evol Microbiol.*, 51: 2221-2225.
- Clarke, P. H. and Richmond, M. H. 1975(ed.). *Genetics and biochemistry of Pseudomonas*. John Wiley and Sons. London.
- Coenye, T., Gillis, M. and Vandamme, P. 2000. *Pseudomonas antimicrobica* Attafuah and Bradbury 1990 is a junior synonym of *Burkholderia gladioli* (Severini 1913) Yabuuchi *et al.* 1993. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 2135-2139.
- Coenye, T., Laevens, S., Gillis, M. and Vandamme, P. 2001. Genotypic and chemotaxonomic evidence for the reclassification of *Pseudomonas woodsii* (Smith 1911) Stevens 1925 as *Burkholderia andropogonis* (Smith 1911) Gillis *et al.* 1995. *J. Syst. Evol. Microbiol.*, 51: 183-185.
- Colwell, R. R. and Mandel, M. 1964. Adansonian analysis and desoxyribonucleic acid base composition some Gram negative bacteria. *J. Bacteriol.*, 87: 1412-1422.
- Colwell, R. R., Citarella, R.V. and Ryman, I. 1965. Desoxyribonucleic acid base composition and adansonian analysis of heterotrophic aerobic Pseudomonads. *J. Bacteriol.*, 90: 1148-1161.
- Coroler, L., Elomari, M., Hoste, B., Gillis, M., Izard, D. and Leclerc, H. 1996. *Pseudomonas rhodesiae*, a new species isolated from natural mineral waters. *Syst. Appl. Microbiol.* 19, 600-607. [Validation list n° 61. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1997, 47: 601-602].
- Dabboussi, F., Hamze, M., Elomari, M., Baida, N., Izard, D. and Leclerc, H. 1999a. Taxonomic study of bacteria isolated from Lebanese spring waters : a proposal of *Pseudomonas cedrella* sp. nov., and *Pseudomonas orientalis* sp nov.

- Res. Microbiol.*, 150: 303-316. [Validation list n° 87. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2002, 52, 1437-1438].
- Dabboussi, F., Hamze, M., Elomari, M., Verhille, S., Baida, D., Izard, D. and Leclerc, H. 1999b. *Pseudomonas libanensis* sp. nov., a new species of the genus *Pseudomonas* isolated from Lebanese spring waters. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 49: 1091-1101.
- Dabboussi, F., Hamze, M., Elomari, M., Verhille, S., Baida, D., Izard, D. and Leclerc, H. 1998. A numerical study of fluorescent *Pseudomonas* strains isolated from Lebanese spring waters. *J. Europ. Hydrol.*, 28: 325-338.
- Dabboussi, F., Hamze, M. and Izard, D. 2000. Analyse de la virulence de trois nouvelles espèces bactériennes du genre *Pseudomonas* isolées d'eaux de sources libanaises. *J. Europ. Hydrol.*, 31: 239-247.
- Dabboussi, F., Hamze, M., Singer, E., Geoffroy, V., Meyer, J. M. and Izard, D. 2002. *Pseudomonas mosselii* sp. nov., a novel species isolated from clinical specimens. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 363-376.
- Dainty, R.H., Shaw, B.G., Roberts, T.A. 1983. Microbial and chemical changes in chill-stored red meats. *Soc. Appl. Bacteriol. Symp Ser.*, 11: 151-78.
- Danel, F., Hall, L.M., Gur, D. and Livermore, M.D. 1995. OXA 14, another extended-spectrum variant of CXA-10 (PSE-2) β -lactamase from *Pseudomonas aeruginosa*. *Antimicrob. Agents Chemother.*, 39: 1881-1884.
- Davis, G.H.G. and Park, R.W.A. 1962. A taxonomic study of certain bacteria currently classified as *Vibrio* species. *J. Gen. Microbiol.*, 27: 101-119.
- De Ley, J. 1992. The Proteobacteria : ribosomal RNA cistron similarities and bacterial taxonomy. In *The Prokaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria.* vol. II pp. 2109-2140. Edited by A. Balows, H. G. Truper, M. Dworkin, W. Harder and H. G. Schlegel. Berlin: Springer-Verlag.
- De Ley, J. and De Smedt, J. 1975. Improvements of the membrane filter method for DNA:rRNA hybridation. *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol.*, 41: 287-307.
- De Vos, P., Goor, M., Gillis, M. and De Ley, J. 1985. Ribosomal RNA cistron similarities of phytopathogenic *Pseudomonas* species. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 35: 169-184.
- De Vos, P. and De Ley, J. 1983. Intra- and intergeneric similarities of *Pseudomonas* and *Xanthomonas* ribosomal ribonucleic acid cistrons. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 33: 487-509.
- De Vos, P., Goor, M., Gillis, M. and De Ley, J. 1985. Ribosomal ribonucleic acid cistrons similarities of phytopathogenic *Pseudomonas* species. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 35: 169-184.
- De Vos, P., van Landschoot, A., Segers, P., Tytgat, R., Gillis, M., Bauwens, M., Rossau, R., Goor, M., Pot, B., Kersters, K., Lizzaraga, P. and De Ley, J. 1989. Genotypic relationships and taxonomic localization of unclassified *Pseudomonas* and *Pseudomonas*-like strains by deoxyribonucleic acid: ribosomal ribonucleic acid hybridizations. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 39: 35-49.
- Delorme, S., Lemanceau, P., Christen, R., Corberand, T., Meyer, J. M. and Gardan, L. 2002. *Pseudomonas lini* sp. nov., a novel species from bulk and rhizospheric soils. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 513-523.
- den Dooren de Jung, L.E. 1926. *Bijdrage tot de kennis van het mineralisatieproces.* Nigh and Van Ditmar. 200 pages, Rotterdam.

- Denner, E.B.M., Kampfer, P., Busse, H.J. and Moore, E.R.B. 1999. Reclassification of *Pseudomonas echinoides* Heumann 1962, 343(AL), in the genus *Sphingomonas* as *Sphingomonas echinoides*. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 49: 1103-1109.
- Döhler, O.R., Huss, V.A.R., and Zumft, W.G. 1987. Transfer of *Pseudomonas perfectomarina* Baumann, Bowditch, Baumann and Beaman 1983 to *Pseudomonas stutzeri* (Lehmann and Neumann 1896, Sijderius 1946). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 37: 1-3.
- Doi, R.H. and Igarashi, R.T. 1965. Conservation of ribosomal and messenger ribonucleic acid cistrons in *Bacillus* species. *J. Bacteriol.*, 90: 384-390.
- Doudoroff, M. and Palleroni, J. 1974. *Pseudomonas*, pp. 217-243. In R. E. Buchanan and N. E. Gibbons (Ed.) *Bergey's manual of systematic bacteriology*, 8th Ed. The Williams and Wilkins Co, Baltimore.
- Drancourt, M., Bollet, C., Raoult, D. 1997. *Stenotrophomonas africana* sp. nov., an opportunistic human pathogen in Africa. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47: 160-163.
- Duban, D., Smith, I., Porell, P. and Marmur, J. 1965. Genetic conservation in *Bacillus* species and nucleic acid homologies. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 54: 491-498.
- Elomari, M., Coroler, L., Hoste, B., Gillis, M., Izard, D., Leclerc, H. 1996. DNA relatedness among *Pseudomonas* strains isolated from natural mineral waters and proposal of *Pseudomonas veronii* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 46: 1138-1144.
- Elomari, M., Coroler, L., Izard, D. and Leclerc, H. 1995. A numerical study of fluorescent *Pseudomonas* strains isolated from natural mineral waters. *J. Appl. Bacteriol.*, 78: 71-81.
- Elomari, M., Coroler, L., Izard, D. and Leclerc, H. 1997. *Pseudomonas monteilli* sp. nov. isolated from clinical specimens. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47: 846-852.
- Fendrich, C. 1989. *Halovibrio variabilis* gen. nov. sp. nov., *Pseudomonas halophila* sp. nov. and a new halophilic aerobic coccoid *Eubacterium* from Great Salt Lake, Utah, USA. *Syst. Appl. Microbiol.*, 11: 36-43. [Validation list n° 29. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1989, 39, 205-206]
- Finkmann, W., Altendorf, K., Stackebrandt, E. and Lipski, A. 2000. Characterization of N₂O-producing *Xanthomonas*-like isolates from biofilters as *Stenotrophomonas nitritireducens* sp. nov., *Luteimonas mephitis* gen. nov., sp. nov. and *Pseudoxanthomonas broegbernensis* gen. nov., sp. nov. *Int J Syst Evol Microbiol* 50: 273-282.
- Gardan, L., Bollet, C., Abu Ghorrah, M., Grimont, F. and Grimont, P.A.D. 1982. DNA relatedness among the pathovar strains of *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* Janse (1982) and proposal of *Pseudomonas savastanoi* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1992, 42: 606-612.
- Gardan, L., Bella, P., Meyer, J. M., Christen, R., Rott, P., Achouak, W. and Samson, R. 2002. *Pseudomonas salomonii* sp. nov., pathogenic on garlic, and *Pseudomonas palleroniana* sp. nov., isolated from rice. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 2065-2074.
- Gardan, L., Shafik, H. Belouin, S. Broch, R. Grimont, F. and Grimont, P.A.D. .1999. DNA relatedness among the pathovars of *Pseudomonas syringae* and description of *Pseudomonas tremae* sp. nov. and *Pseudomonas cannabina* sp. nov. (ex Sutic and Dowson 1959). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 49: 469-478.
- Ginard, M., Lalucat, J., Tummeler, B. and Romling, U. 1997. Genome organization of *Pseudomonas stutzeri* and resulting taxonomic and evolutionary considerations. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47: 32-43.

- Hansen, W. 1991. *Pseudomonas* aspects microbiologiques et cliniques. *L'eurobiologiste* (T XXV), 193 : 125-148.
- Hildebrand, D.C., Palleroni, N.J., Hendson, M., Toth, J. and Johnson, J.L. 1994. *Pseudomonas flavescens* sp. nov., isolated from walnut blight cankers. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44: 410-415.
- Hildebrand, D.C., Palleroni, N.J., Hendson, M., Toth, J. and Johnson, J.L. 1994. *Pseudomonas flavescens* sp. nov., isolated from walnut blight cankers. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44: 410-415.
- Holmes, B., Steigerwalt, A.G., Weaver, R.E., Brenner, D.J. 1987. *Chryseomonas luteola* comb. nov. and *Flavimonas oryzihabitans* gen. nov., *Pseudomonas* like species from human clinical specimens and formerly known, respectively, as groups Ve-1 and Ve-2. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 37: 245-250.
- Ikemoto, S., Kuraishi, H., Komagata, K., Azuma, R., Suto, T. and Murooka, H. 1978. Cellular fatty acid composition in *Pseudomonas* species. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 24: 199-213.
- International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2002. Validation list n°48. *Int. J. Evol. Microbiol.*, 52: 1437-1438.
- Ivanova, E. P., Gorshkova, N. M., Sawabe, T., Hayashi, K., Kalinovskaya, N. I., Lysenko, A. M., Zhukova, N. V., Nicolau, D. V., Kuznetsova, T. A., Mikhailov, V. V. and Christen, R. 2002. *Pseudomonas extremorientalis* sp. nov. isolated from a drinking water reservoir. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52 : 2113-2120.
- Janse, J.D., Rossi, P., Angelucci, L., Scortichini, M., Derks, J.H.J., Akkermans, A.D.L., De Vrijer, R. and Psallidas, P.G. 1996. Reclassification of *Pseudomonas syringae* pv. *avellanae* as *Pseudomonas avellanae* (spec. nov.), the bacterium causing canker of hazelnut (*Corylus avellana* L.) *Syst. Appl. Microbiol.*, 19 : 589-595 [Validation list n° 61. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1997, 47, 601-602]
- Jendrossek, D. 2001. Transfer of [*Pseudomonas*] *lemoinei*, a Gram-negative rod with restricted catabolic capacity, to *Paucimonas* gen. nov. with one species, *Paucimonas lemoinei* comb. nov. *J. Syst. Evol. Microbiol.*, 51: 905-908.
- Jessen, O. 1965. *Pseudomonas aeruginosa* and other green fluorescent pseudomonads. *A taxonomy study*. pp. 1-244. Copenhagen, Munksgaard.
- Johnsen, K., Andersen, S. and Jacobsen, C. S. 1996. Phenotypic and genotypic characterization of phenanthrene-degrading fluorescent *Pseudomonas* biovars. *Appl. Environ. Microbiol.*, 62: 3818-3825.
- Johnson, J.L. and Palleroni, N.J. 1989. Deoxyribonucleic acid similarities among *Pseudomonas* species. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 39: 230-235.
- Kerstens, K., Ludwig, W., Vancanneyt, M., De Vos, P., Gillis, M., Schleifer, K.H. 1996. Recent changes in the classification of the Pseudomonads: an overview. *Syst. Appl. Microbiol.*, 19: 465-477.
- Kesseru, P., Kiss I., Bihari Z., Poluák, B. 2003. Biological denitrification in a continuous-flow pilot bioreactor containing immobilized *Pseudomonas butanovora* cells. *Bioresource Technol.*, 87: 75-80.
- Kodama, K., Kimura, N. and Komagata, K. 1985. Two new species of *Pseudomonas*: *P. oryzihabitans* isolated from rice paddy and clinical specimens and *P. luteola* isolated from clinical specimens. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 35: 467-474.
- Komagata, K., Yabuuchi, E., Tamagawa, Y. and Ohyama, A. 1974. *Pseudomonas melanogena* (Zuka and Komataga) a later subjective synonym of *Pseudomonas maltophila* Hugh and Rychenkov 1960. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 24: 242-247.

- Kwon, S.W., Kim, J.S., Park, I.C., Yoon, S.H., Park, D.H., Lim, C.K. and Go, S.J. 2003. *Pseudomonas koreensis* sp. nov., *Pseudomonas umsongensis* sp. nov. and *Pseudomonas jinjuensis* sp. nov., novel species from farm soils in Korea. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 53: 21-27.
- Lizuka, H. and Komagata, K. 1963. An attempt at grouping of the genus *Pseudomonas*. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 9 : 73-82.
- Lyssenko, O. 1962. *Pseudomonas*- An attempt at a general classification. *J. Gen. Microbiol.*, 25: 379-408.
- MacGowan, AP, Rogers, CA, Holt, HA, Bowker, KE. 2003. Activities of Moxifloxacin against, and Emergence of Resistance in, *Streptococcus pneumoniae* and *Pseudomonas aeruginosa* in an *in-vitro* Pharmacokinetic Model. *Antimicrob Agents Chemother.*, 47: 1088-1095.
- Manaia, C.M. and Moore, ERB. 2002. *Pseudomonas thermotolerans* sp. nov., a thermotolerant species of the genus *Pseudomonas* «*sensu stricto*». *J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 2203-2209.
- Mandel, M. 1966. Desoxyribonucleic acid base composition in the genus *Pseudomonas*. *J. Gen. Microbiol.*, 43: 273-292.
- Meyer, J. M. 1977. *Pigment fluorescent et métabolisme du fer chez Pseudomonas fluorescens*. Thèse de Doctorat d'Etat, Strasbourg.
- Meyer, J. M. and Abdallah, A. 1978. The fluorescent pigment of *Pseudomonas fluorescens* : biosynthesis, purification and physico-chemical properties. *J. Gen. Microbiol.*, 107: 310-328.
- Meyer, J. M., Mock, M. and Abdallah, A. 1979. Effect of iron on the protein composition of the outer membrane of fluorescent pseudomonads. *FEMS Microbiol. Lett.*, 5: 395-523.
- Meyer, J. M., Stintzi, A., Devos, D., Cornelis, P., Tappe, R., Taraz, K. and Budzikiewicz, C. 1997. Use of siderophores to type pseudomonads: the three *Pseudomonas aeruginosa* pyoverdine systems. *Microbiology*, 143 : 35-43.
- Meyer, JM, Geoffroy, V.A., Baida, N., Gardan, L., Izard, D., Lemanceau, P., Achouak, W., Palleroni, N.J. 2002. Siderophore typing, a powerful tool for the identification of fluorescent and nonfluorescent pseudomonads. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68: 2745-2753.
- Meyer, O., Stackbrandt, E. and Auling, G. 1993. Reclassification of ubiquinone Q-10 containing carboxydophilic bacteria : tranfer of (*Pseudomonas*) *carboxydovorans* OM5T to *Oligotropha* gen. nov., as *Oligotropha carboxydovorans* comb. nov., transfer of (*Alcaligenes*) *carboxydus* DSMZ 1086T to *Carboxyphilus carboxydus* comb. nov., *Carboxyphilus* gen. nov., as (*Pseudomonas*) *compranosis* DSMZ 1231T to *Zavarzina compranosis* comb. nov., and emended descriptions of the new genera. *System. Appl. Microbiol.*, 16: 390-395.
- Miyajima, K., Tani, A. and Akita, T. 1983. *Pseudomonas fuscovaginae* sp. nov., nom. rev. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 33: 656-657.
- Mohn, W.W., Wilson, A.E., Bicho, P. and Moore, E.R.B. 1999. Physiological and phylogenetic diversity of bacteria growing on resin acids. *Syst. Appl. Microbiol.*, 22 : 68-78. [Validation list n° 70. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1999, 49, 935-936].
- Molin, G. and Ternström, A. 1982. Numerical taxonomy of psychrotrophic *Pseudomonads* *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 128: 1249-1264.
- Molin, G. and Ternström, A. 1986. *Pseudomonas lundensis*, a new bacterial species isolated from meat. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 36: 339-342.

- Moore, E. R. B., Mau, M., Arnscheidt, A., Bottger, C. E., Hutson, A. R., Collins, D. M., Van De Peer, Y., De Wachter, R. and Timmis, N. K. 1996. The *Pseudomonas* (*sensu stricto*) and estimation of the natural intrageneric relationships. *System. Microbiol.*, 19: 478-492.
- Morita, Y., Kimura, N., Mima, T., Mizushima, T., Tsuchiya, T. 2001. Roles of MexXY- and MexAB-multidrug efflux pumps in intrinsic multidrug resistance of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 47: 27-32.
- Morse, R., O'Hanlon, K., Collins, M.D. 2002. Phylogenetic, amino acid content and indel analyses of the β -subunit of DNA-dependent RNA polymerase of gram-positive and gram-negative bacteria. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 1477-84.
- Moss, C.W., Samuels, S.B. and Weaver, R.E. 1972. Cellular fatty acid composition of selected *Pseudomonas* species. *Appl. Microbiol.*, 24: 596-598.
- Munsch, P. and Alatosava, T. 2002. Several pseudomonads, associated with the cultivated mushrooms *Agaricus bisporus* or *Pleurotus* sp., are hemolytic. *Microbiol. Res.*, 157: 1-5.
- Munsch, P., Alatosava, T., Martinen, N., Meyer, J.-M., Christen, L. and Gardan, L. 2002. *Pseudomonas costantinii* sp. Nov. another causal agent of brown disease, isolated from cultivated mushroom sporophores in Finland. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 1973-1983.
- Nielsen, M.N., Sorensen, J., Fels, J. and Pedersen, H. C. 1998. Secondary metabolite -and endochitinase- dependent antagonism toward plant -pathogenic microfungi of *Pseudomonas fluorescens* isolates from sugar beet rhizosphere. *Appl. Environ. Microbiol.*, 64: 3563-3569.
- Nishimori, E., Kita-Tsukamoto, K. and Wakabayashi, H. 2000. *Pseudomonas plecoglossicida* sp. nov., the causative agent of bacterial haemorrhagic ascites of ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 83-89.
- Oyazu, H. and Komagata, K. 1983. Grouping of *Pseudomonas* species on the basis of cellular fatty acid composition and the quinone system with special references to the existence of 3-hydroxy fatty acids. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 29: 17-40.
- Pace, B. and Campbell, L.L. 1971a. Homology of ribosomal ribonucleic acid of *Desulfovibrio vulgaris*. *J. Bacteriol.*, 106: 717-719.
- Pace, B. and Campbell, L.L. 1971b. Homology of ribosomal ribonucleic acid of diverse bacterial species with *Escherichia coli* and *Bacillus stearothermophilus*. *J. Bacteriol.*, 106: 543-547.
- Palleroni, N.J. and Bradbury, J.F. 1993. *Stenotrophomonas*, as a new bacterial genus for *Xanthomonas maltophilia* (Hugh 1980) Swings et al. 1983, *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 43: 606-609.
- Palleroni, N. J. 1992. Present situation of the taxonomy of aerobic pseudomonads. P. 105-115. In E. Galli, S. Silver and B. Witholt (eds), *Pseudomonas molecular biology and biotechnology*, American Society for Microbiology, Washington, D. C.
- Palleroni, N. J., Doudoroff, M., Stanier, R. Y., Solanes, R. E. and Mandel, M. 1970. Taxonomy of the aerobic pseudomonads : the properties of the *Pseudomonas stutzeri* group. *J. Gen. Microbiol.*, 60 : 215-231.
- Palleroni, N. J., Kunisawa, R., Contopoulou, R., Doudoroff, M. 1973. Nucleic acid homologies in the genus *Pseudomonas*, *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 23: 333-339.
- Palleroni, N.J. 1984. Section 4. Gram-negative aerobic rods and cocci. Family I ; *Pseudomonadaceae*. p. 162-187. In N.R. Krieg and J.G. Holt (eds), *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Vol 1, The Wilimas and Wilkins Co., Baltimore.

- Palleroni, N.J. 2003. Prokaryote taxonomy of the 20th century and the impact of studies on the genus *Pseudomonas*: a personal view. *Microbiology*, 149: 1-7.
- Pandey, K. K., Mayilraj, S. and Chakrabarti, T. 2002. *Pseudomonas indica* sp. nov., a novel butane-utilizing species. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 1559-1567.
- Pecknold, P. C. and Grogan, R. G. 1973. Deoxyribonucleic acid homology groups among phytopathogenic *Pseudomonas* species. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 23: 111-121.
- Pickett, M. J. and Greenwood, R. J. 1986. *Pseudomonas alcaligenes* and *Pseudomonas testosteroni*: characterization and identification. *Curr. Microbiol.*, 13: 197-201.
- Ralston-Barett, E., Palleroni, N. J. and Doudoroff, N. 1976. Phenotypic characterization and deoxyribonucleic acid homologies of the *Pseudomonas alcaligenes* group. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 26: 421-426.
- Roberts, S.J., Eden-Green, S.J., Jones, P. and Ambler, D.J. 1990. *Pseudomonas syzygii* sp. nov., the cause of Sumatra disease of cloves. *Syst. Appl. Microbiol.*, 13 : 34-43. [Validation list n° 34. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 40, 320-321].
- Rodhes, M. E. 1959. The characterization of *Pseudomonas fluorescens*. *J. Gen. Microbiol.*, 21: 221-263.
- Rossello-Mora, R., Garcia-Valdes, E., Lalucat, J. and Ursing, J. 1991. genotypic and phenotypic diversity of *Pseudomonas stutzeri*. *Syst. Appl. Microbiol.*, 14: 150-157.
- Satomi, M., Kimura, B., Hamada, T., Harayama, S. and Fujii, T. 2002. Phylogenetic study of the genus *Oceanospirillum* based on 16S rRNA and gyrB genes: emended description of the genus *Oceanospirillum*, description of *Pseudospirillum* gen. nov., *Oceanobacter* gen. nov. and *Terasakiella* gen. nov. and transfer of *Oceanospirillum jannaschii* and *Pseudomonas stanieri* to *Marinobacterium* as *Marinobacterium jannaschii* comb. nov. and *Marinobacterium stanieri* comb. nov. *Int. J. System. Evol. Microbiol.*, 52: 739-747.
- Sayler, G.S., Hooper, S.W., Layton, A.C. and King, J.M.F. 1990. Catabolic plasmids of environmental and ecological significance (Mini Review). *Microbiol. Ecol.*, 19: 1-20.
- Scarlett, C.M., Fletcher, J.T., Roberts, P. and Lelliott, R.A. 1978. Tomato pith necrosis caused by *Pseudomonas corrugata* n. sp. *Ann. Appl. Biol.*, 88: 105-114. [Validation list n° 6. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1981, 31, 215-218].
- Segers, P., Vancanneyt, M., Pot, B., Hoste, B., Dewettinck, D., Falsen, E., Kersters, K. and De Vos, P. 1994. Classification of *Pseudomonas diminuta* Leifson and Hugh 1954 and *Pseudomonas vesicularis* Büsing, Döll and Freytag 1953 in *Brevundimonas vesicularis* comb. nov., respectively. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44: 499-510.
- Shaw, B. G. and Latty, J. B. 1982. A numerical study of *Pseudomonas* strains from spoiled meat. *J. Appl. Bacteriol.*, 52: 219-228.
- Sikorski, J., Stackebrandt, E. and Wackernagel, W. 2001. *Pseudomonas kilonensis* sp. nov., a bacterium isolated from agricultural soil. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 51: 1549-1555.
- Skerman, V.B.D., McGowan, V. and Sneath, P.H.A.(editors) 1980. Approved Lists of Bacterial Names. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 30: 225-420.
- Sneath, P.H.A., Stevens, M. and Sackin, M.J. 1981. Numerical taxonomy of *Pseudomonas* based on published records of substrate utilization. *Antonie van Leeuwenhoek*, 47: 423-448.
- Sokatch, J. R. 1986. *The bacteria*. Volume X : The biology of *Pseudomonas*. Academic Press, Orlando.

- Spiers, A.J., Buckling, A., Rainey, P.B. 2000. The causes of *Pseudomonas* diversity. *Microbiology*, 146: 2345-2350.
- Stanier, R. Y., Palleroni, N. J. and Doudoroff, N. 1966. The aerobic pseudomonads : taxonomic study. *J. Gen. Microbiol.*, 43 : 159-271.
- Stanier, R.Y. 1976. Reflexions sur la taxonomie des *Pseudomonas*. *Bull. Inst. Pasteur*, 74: 225-270.
- Stanier, R.Y., Wachter, D., Gasser, C. and Wilson, A.C. 1970. Comparative immunological studies of two enzymes from *Pseudomonas*. *J. Bacteriol.*, 102: 351-362.
- Stead, D.E. 1992. Grouping of plant-pathogenic and some other *Pseudomonas* spp. By using cellular fatty acid profiles. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 42 : 218-295.
- Stover, C.K., Pham, X.Q., Erwin, A.L., Mizoguchi, S.D., Warrenner, P., Hickey, M.J., Brinkman, F.S., Hufnagle, W.O., Kowalik, D.J., Lagrou, M., Garber, R.L., Goltry, L., Tolentino, E., Westbrook-Wadman, S., Yuan, Y., Brody, L.L., Coulter, S.N., Folger, K.R., Kas, A., Larbig, K., Lim, R., Smith, K., Spencer, D., Wong, G.K., Wu, Z., Paulsen, I.T., Reizer, J., Saier, M.H., Hancock, R.E., Lory, S., Olson, M.V. 2000. Complete nucleotide sequence of *Pseudomonas aeruginosa* PAO, an opportuniste pathogen. *Nature*, 406: 959-964.
- Sutra, L., Siverio, F., Lopez, M.M., Hunault, G., Bollet, C. and Gardan, L. 1997. Taxonomy of *Pseudomonas* strains isolated from tomato pith necrosis: emended description of *Pseudomonas corrugata* and proposal of three unnamed fluorescent *Pseudomonas* genomospecies. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47: 1020-1033.
- Suzuki, K., Goodfellow, M. and O'Donnell, A.G. 1993. Cell envelopes and classification. In *Handbook of new bacterial systematics*. pp. 195-250. Edited by M. Goodfellow and A.G. O'Donnell. London: Academic Press.
- Swings, J., De Vos, P., Van Den Mooter, M. and De Ley, J. 1983. Transfer of *Pseudomonas maltophilia* Hugh 1981 to the genus *Xanthomonas* as *Xanthomonas maltophilia* (Hugh 1981) comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 33: 409-413.
- Tamaoka, J., Ha, D.M., Komagata, K. 1987. reclassification of *Pseudomonas acidovorans* den Dooren Jung 1926 and *Pseudomonas testosteroni* Marcus and Talalay 1956 as *Comamonas acidovacrans* comb. nov. and *Comamonas testosteroni* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 37: 52-59.
- Tryfinopoulou, P., Tsakalidou, E., Nychas, G.J. 2002. Characterization of *Pseudomonas* spp. associated with spoilage of gilt-head sea bream stored under various conditions. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68 : 65-72.
- Uchino, M., Kosako, Y., Uchimura, T., Komagata, K. 2000. Emendation of *Pseudomonas straminea* Iizuka and Komagata 1963. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50: 1513-1519.
- Uchino, M., Shida, O., Uchimura, T. and Komagata, K. 2001. Recharacterization of *Pseudomonas fulva* Iizuka and Komagata 1963, and proposals of *Pseudomonas parafulva* sp. nov. and *Pseudomonas cremoricolorata* sp. nov. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 47: 247-261.
- Ukarami, T., Araki, H., Oyanagi, H., Suzuki, K.I. and Komagata, K. 1992. Transfer of *Pseudomonas aminovorans* (Den Dooren De Jung 1926) to *Aminobacter* gen. nov. As *Aminobacter aganoensis* sp. nov. and *Aminobacter niigataensis* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 42: 84-92.
- Van Zyl, E. and Steyn, P.L. 1990. Differentiation of phytopathogenic *Pseudomonas* and *Xanthomonas* species and pathovars by numerical taxonomy and protein gel electrophoregrams. *Syst. Appl. Microbiol.*, 13 : 60-71.

- Vancannety, M., Witt, S., Abraham, W-R., Kersters, K. and Frederickson, H.L. 1996. Fatty acid content in whole-cell hydrolysates and phospholipid fractions of pseudomonads : a taxonomic evaluation. *Syst. Appl. Microbiol.*, 19: 528-540.
- Vandamme, P., Pot, B., Gillis, M., De Vos, P., Kersters, K. and Swings, J. 1996. Polyphasic taxonomy, a consensus approaches to bacterial systematics. *Microbial. Reviews*, 60: 407-438.
- Verhille, S., Baida, N., Dabboussi, F., Hamze, M., Izard, D. and Leclerc, H. 1999a. Taxonomic study of bacteria isolated from natural mineral waters : proposal of *Pseudomonas jessenii* sp. nov. and *Pseudomonas mandelii* sp. nov. *Syst. Appl. Microbiol.*, 22 : 45-58. [validation list N° 70. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1999, 49, 935-936]
- Verhille, S., Baida, N., Dabboussi, F., Hamze, M., Izard, D. and Leclerc, H. 1999b. *Pseudomonas gessardii* sp. nov. and *Pseudomonas migulae* sp. nov. two species isolated from natural mineral waters. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 42: 1559-1572.
- Wang, Y., Ha, U., Zeng, L., Jin, S. 2003. Regulation of Membrane Permeability by a Two-Component Regulatory System in *Pseudomonas aeruginosa*. *Antimicrob. Agents. Chemother.*, 47: 95-101.
- Whitaker, R. J., Byng, G.S., Gherna, R. J. and Jensen, A. 1981. Comparative allostery of 3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate synthetase as an indicator of taxonomic relatedness in *Pseudomonadaceae* genera . *J. Bacteriol.*, 145: 752-759.
- Willems, A., De Ley, J., Gillis, M., Kersters, K. 1991. *Comamonadaceae* a new family encompassing the Acidovorans rRNA complex including *Variovorax paradoxus* gen. nov., comb. nov., for *Alcaligenes paradoxus* (Davis 1969). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41: 445-450.
- Willems, A., Falsen, E., Pot, B., Jantzen, E., Hoste, B., Vandamme, P., Gillis, M., Kersters, K. and De Ley, J. 1990. *Acidovorax*, a new genus of for *Pseudomonas facilis*, *Pseudomonas delafieldii*, E. Falsen (EF) group 13, EF group 16, and several clinical isolates, with the species *Acidovorax facilis* com. nov., *Acidovorax delafieldii* comb. nov. and *Acidovorax temperans* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 40: 384-398.
- Willems, A., Falsen, E., Pot, B., Jantzen, E., Hoste, B., Vandamme, P., Gillis, M., Kersters, K. and De Ley, J. 1989. *Hydrogenophaga* a new genus of hydrogen-oxidizing bacteria that includes *Hydrogenophaga flava* comb. nov. (formerly *Pseudomonas flava*), *Hydrogenophaga palleronii* (formerly *Pseudomonas palleronii*), *Hydrogenophaga pseudoflava* (formerly *Pseudomonas pseudoflava* and *Pseudomonas carboxydoflava*) and *Hydrogenophaga taeniospiralis* (formerly *Pseudomonas taeniospiralis*). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 39: 319-333.
- Woese, C.R. 1987. Bacterial evolution. *Microbiol. Rev.*, 51: 221-271.
- Wolf, A., Fritze, A., Hagemann, M. and Berg, G. 2002. *Stenotrophomonas rhizophila* sp. nov., a novel plant-associated bacterium with antifungal properties. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 1937-1944.
- Wolterink, A.F.W.M., Jonker, A. B., Kengen, S.W.M. and Stams, A.J.M. 2002. *Pseudomonas chloritidismutans* sp. nov., a non-denitrifying, chlorate-reducing bacterium. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 2183-2190.
- Yabuuchi, E., Kosako, Y., Oyaisu, H, Yano, I., Hotta, I. and Nishiuchi, Y. 1995. Transfer of two *Burkholderia* and *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.*, 34: 99-119.
- Yabuuchi, E., Yano, I., Oyaisu, H., Hashimoto, Y., Ezaki, T. and Yamamoto, H. 1990. Proposals of *Sphingomonas paucimobilis* gen. nov. and comb. nov., *Sphingomonas parapaucimobilis* sp. nov., *Sphingomonas yanoikuyae* sp. nov., *Sphingomonas adhaesiva* sp. nov., comb. nov., and *Sphingomonas capsulata* two genospecies of the genus *Sphingomonas*. *Microbiol. Immunol.*, 34: 99-119.
- Yamamoto, S., Harayama, S. 1998. Phylogenetic relationships of *Pseudomonas putida* strains deduced from the nucleotide sequences of *gyrB*, *rpoD* and 16S rRNA genes. : *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 48: 813-819.
- Young, J. M. 1991. Pathogenicity and identification of the lalac pathogen, *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* van Hall 1902. *Ann. Appl. Biol.*, 118: 283-298.
- Young, J. M., Dye, D. W., Bradbury, J. F., Panagopoulos, G. G. and Robbs, G. F. 1978. A proposed nomenclature and classification for plant pathogenic bacteria. *N. Z. J. Agric. Res.*, 21: 153-177.
- Young, J.M., Saddler, G.S., Takikawa, Y., De Boer, S.H., Vauterin, L., Gardan, L., Gvozdyak, R.I. and Stead, D.E. 1996. Names of plant pathogenic bacteria 1864-1995. *Review of Plant Pathology*, 75: 721-763.
- Yumoto, I., Kusano, T., Shingyo, T., Nodasaka, Y., Matsuyama, H. and Okuyama, H. 2001. Assignment of *Pseudomonas* sp. strain E-3 to *Pseudomonas psychrophila* sp. nov., a new facultatively psychrophilic bacterium. *Extremophiles*, 5: 343-349. [Validation list n° 85. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2002, 52, 685-690].
- Yumoto, I., Yamazaki, K., Hishinuma, M., Nodasaka, Y., Suemori, A., Nakajima, K., Inoue, N. and Kawasaki, K. 2001. *Pseudomonas alcaliphila* sp. nov., a novel facultatively psychrophilic alkaliphile isolated from seawater. *J. Syst. Evol. Microbiol.*, 51 : 349-355.