

Rodhalsgalle, *Agrobacterium tumefaciens* (Smith og Townsend) Conn og forsøg med æbletræer angrebet af rodhalsgalle

Af Mogens H. Dahl og Anne Fønnesbech Johansen

INDHOLD

	side
I Indledning	281
II Litteraturgennemgang	281
Historisk oversigt	281
Sygdomsbillede	282
Værtplanter og udbredelse	283
Smitteoverføring	283
Galledannelse.. .. .	283
Betydning	284
III Forsøg med angrebne æbletræer	285
Forsøgsanlæggelse 1961	285
Forsøgsopgørelse 1962	286
Forsøgsopgørelse 1964	286
Forsøgsopgørelse 1966	287
IV Konklusion	287
V Summary	287
VI Litteraturliste	287

I. Indledning

Der råder uenighed om, hvilken skade-effekt overfor værtplanter man skal tillægge rodhalsgalle. I måneds- og årsoversigter fra Statens plantepatologiske Forsøg foreligger ingen meddelelser om, at konsulenter har iagttaget en påviselig vækstreduktion af rodhalsgalle-angrebne planter; derimod nævnes det som en erfaring, at hvis man på unge planter af f.eks. frugttræer afskærer rodhalsgallerne forud for plantningen, vil det ikke være muligt senere at erkende en udbyttenedgang hos sådanne planter, ligesom nydannelse af galler sjældent finder sted.

De fleste lande har i deres love vedrørende indførsel af planter bestemmelser om, at rodhalsgalle ikke må forekomme. I diskussioner om betimeligheden heraf har praktikere ofte hævdet det meningsløse i, at man vil udelukke en bakteriesygdom, der forekommer i så godt som alle implicerede lande, og som forårsager en helt uvæsentlig vækstdepression – om overhovedet nogen.

Det var derfor naturligt, at danske erhvervsorganisationer ønskede igangsat kontrollerede undersøgelser i stedet for skønsmæssige vurderinger.

II. Litteraturgennemgang

Historisk oversigt

De første plantepatogene bakterier blev iagttaget hos pæretræer i 1877-1878; opdagelsen blev gjort af en amerikansk botaniker J. Burrill (Hellmers 1958), der omtalte sygdommen som Fireblight eller Pear blight. Man var på dette tidspunkt noget skeptisk indstillet og mente ikke, at bakterier kunne være årsag til plantesygdomme; men efter en grundig undersøgelse fremkom Burrill i 1882 med en beskrivelse af bakteriosen og patogenet (Hellmers 1958).

Til trods for denne opdagelse gik der dog henved en halv snes år, før man ville anerkende de plantepatogene bakterier. Dette kan være

årsagen til, at man ikke tænkte på, at rodhalsgaller kunne være forårsaget af bakterier.

Rodhalsgaller har været kendt i Europa i mere end 100 år, men indtil 1885 troede man, at gallerne var fremkaldt af frost eller mekanisk skade. I de efterfølgende år, hvor det blev erkendt, at bakterier kunne fremkalde plantesygdomme, var der enkelte forskere ((Corvo 1885, Cuboni 1889, Trevisan 1889, Cavara 1897, Scalia 1903, Brizi 1907), Elliot 1930), der mente, at det var tilfældet med rodhalsgaller, men de kunne ikke føre bevis for deres påstand.

Som den første fandt Corvo i 1885 (Elliot 1930) bakterier i svulstvævet hos en vinplante, samme iagttagelse gjorde Cuboni i 1889 (Elliot 1930). Ingen af dem navngav den fundne bakterie; samme år (1889) gav imidlertid Trevisan (Elliot 1930) ud fra Cubonis beskrivelse bakterien navnet *Bacillus ampelopsorae*. Så fulgte slag i slag opdagelsen af bakterier i svulstvæv hos forskellige planter, Cavara 1897 (Elliot 1930) hos fersken (navn: *Clostridium persicae tuberculosis*), Scalia 1903 (Elliot 1930) hos rose (navn: *Bacillus rosarum*), Brizi 1907 (Elliot 1930) hos poppel (navn: *Bacillus populus*).

Ingen af de ovennævnte bakterier var imidlertid den svulstdannende; først i 1907 lykkedes det Smith og Townsend (1907) gennem isolation og reinfektion at påvise denne bakterie. Forsøgene var udført på *Chrysanthemum frutescens* over en 3-årig periode. Bakterierne var stavformede, ofte sammenhængende parvis. Stavene var $1\mu \times 2-3\mu$ med 1-3 polære svingtråde (cilier eller flageller). Bakterien fik navnet *Bacterium tumefaciens* Smith og Townsend 1907.

Senere undersøgelser har vist, at bakterien ikke havde 1-3 polære svingtråde, som først antaget, men 1-4 peritriche.

Conn (1942) foreslog i 1942 oprettelse af slægten *Agrobacterium* for de stavformede, plantepatogene bakterier, der er gramnegative, forsynet med 1-4 peritriche svingtråde og stimulerer plantevæv til hypertrofisk vækst. Bakterien fik da navnet *Agrobacterium tumefaciens* (Smith og Townsend) Conn 1942 med nedestående synonymmer. Navnet blev accepteret på

den 6. internationale mikrobiologiske kongres (Rom 1953).

Bacterium tumefaciens, Smith og Townsend 1907

Pseudomonas tumefaciens (Smith og Townsend) Duggar 1909

Phytomonas tumefaciens (Smith og Townsend) Bergey et al 1923

Bacillus tumefaciens (Smith og Townsend) Israily 1926*)

Polymonas tumefaciens (Smith og Townsend) Lieske 1928

Det eneste punkt, hvorved slægten *Agrobacterium* adskiller sig fra *Erwinia*, er bakteriens evne til at pirre plantevævet til svulstdannelse. Dowson (1957) har da også i sin 2. udgave af "*Plant Diseases due to bacteria*" henført bakterien til slægten *Erwinia* (*Erwinia tumefaciens*). Visse undersøgelser i den senere tid (se s. ??) kunne tyde på, at *Agrobacterium tumefaciens* ikke selv forårsager svulstdannelsen, men kun er vektor for et eller flere stoffer, der pirrer plantevævet til hypertrofisk vækst. Også dette taler for, at bakterien højst sandsynlig hører til *Erwinia*- og ikke til *Agrobacterium*slægten.

Sygdomsbillede

Et angeb af *Agrobacterium tumefaciens* kendetegnes ved gallelignende udvækster et eller andet sted på planten. Gallernes udseende og placering har givet sygdommen mange forskellige navne:

Dansk: Rodhalsgalle, krongalle

Engelsk: Crown gall

Tysk: Wurzelkropfe, Wurzelgallen, Kronengalle, Gallen, Tumoren, Krebs

Fransk: Galles de la couronne, Galles du collet, Tumeurs

Nogle af navnene hentyder til, at gallerne for det meste findes på rodhalsen; det er egentlig misvisende, da de oftest findes på rødderne. Derimod optræder de i mindre grad på overjordiske dele af planterne, som navnet kron-

*) I afhandlingen anføres kun *B. tumefaciens*, hvilket kan være en forkortelse for *Bacillus tumefaciens*, — en verificering heraf har ikke været mulig.

Tabel 1. pH's indflydelse på antallet af rodhalsgaller hos fersken (Siegler 1938)

Række	Behandling	Antal træer	Antal træer med galler	Galle %	pH
1	kalket.....	360	115	32	6,8
2	ikke kalket.....	337	12	4	5,0
3	kalket.....	452	147	33	6,8
4	ikke kalket.....	341	6	2	5,0
	Sammenlagt kalket.....	812	262	32	6,8
	» ikke kalket..	678	18	3	5,0

galle hentyder til (navnet er en fri oversættelse af det engeske Crown gall: Crown = rodhals). Det tyske navn Krebs hentyder til ligheden med den dyriske kræft.

Udvæksterne er i begyndelsen sarte, bløde, hvidlige eller lysebrune med glat overflade; de tiltager hurtigt i størrelse og får en mere eller mindre kløftet mørkebrun overflade. Gallerne kan om efteråret rådne væk for at vokse ud om foråret, eller en del kan dø bort, medens der opstår nye udvækster et andet sted.

Værtplanter og udbredelse

Ingen kendt plantepatogen bakterie har så stort et værtplanteregister som *Agrobacterium tumefaciens*, Elliot (1959) har optalt 60 familier med 140 forskellige slægter, der reagerer positivt på kunstig infektion eller optræder med spontane galler.

Sygdommen forekommer overalt på jorden. Om bakteriosens oprindelse kan man kun gætte. Stapp (1958) mener, det er sandsynligt, den stammer fra Asien, hvor vinen er en af de ældste kulturplanter.

Smitteoverføring

Agrobacterium tumefaciens kan leve saprofytisk i jorden op til 14 måneder og stadig være patogen (Banfield 1934), apatogene stammer forefindes. Den er modstandsdygtig over for temperaturer ned til frysepunktet, og den spredes med jordvandet over betydelige strækninger (Reddick og Stewart 1923).

På kunstigt næringssubstrat har *Agrobacterium tumefaciens* sin optimale vækst ved pH 7, med pH-grænser ved 9,6 til 5,2 ((Quirk), Siegler

1938) eller 4,4 ((Riker et al 1930) Siegler 1938). Siegler (1938) har efterprøvet teorien, om relativ alkalisk eller neutral jord skulle være en prædisponerende faktor for infektion med *Agrobacterium tumefaciens* se tabel 1.

Forsøget viser, at en forskydning til den sure side pH 5,0 giver en betydelig nedgang i antallet af galler (her fra 32 % - 3 %). Derimod viser forsøget ikke, om ændringen af pH forårsager: en ændring i værtplanternes modtagelighed, en ændring af bakteriens vækstforhold, eller om det er et samspil af begge faktorer.

Agrobacterium tumefaciens er en typisk sårparasit, der kun trænger ind i rodsystemet eller rodhalsen efter såring af vævet (Stapp 1958); den mindste lille frostrevne er en udmærket indgangsport for bakterien. Temperaturen under inkubationen er af stor vigtighed, således vil urteagtige planter kun danne galler, hvis temperaturen er under 30° C, medens træagtige planter giver galledannelse helt op til 37° C; inkubationstiden i første tilfælde 4 dage i andet 4-6 dage (Deep og Hussin 1965).

Inkubationstiden er desuden stærkt afhængig af årstiden; forsøg viser, at den er længst forår og efterår og kortest om sommeren (Riker et al 1930).

Galledannelse

Dame (1938) viste med *Helianthus annuus gigantea* som forsøgsplante, at først pirres den inficerede celle til uhammet, uregelmæssig vækst, og senere forplanter pirringen sig til de omkringliggende celler. De første 4-5 dage deler cellerne sig adskillige gange, og allerede efter 5-6 dage kan man i mikroskopet se begyndende

galledannelse, der i løbet af 14 dage er synlig for det blotte øje. Den fortsætter med at vokse og kan blive 12-15 cm i diameter.

Gallens væv har den særlige egenskab, at når celledelingen først er påbegyndt, fortsætter den af sig selv (autonomt) uden tilstedeværelse af bakterier. Således vil der ved transplantation af sterilt væv til en anden plante af samme art udvikles nye bakteriefrie udvækster. Der kan også inden for den samme plante opstå sekundære bakteriefrie galler i betydelig afstand fra den primære. Yderligere kan bakteriefrit væv fra galler dyrkes på næringssubstrater, hvor der udvikles nye galledannelser (vævskulturer).

Vævskulturerne har gennem mange år været undersøgt med stor interesse, og bliver det stadig. Man ved endnu ikke, hvorledes bakterierne er i stand til at forårsage et så stort antal unormale celledelinger, eller hvordan vævet er i stand til at fortsætte delingerne uden bakteriernes tilstedeværelse.

Forskellige forskere (Braun 1947, Gautheret 1959, Manigault og Stoll 1960, Bieber og Sarfert 1968, Lippincott et al 1968, El Khalifa og Lippincott 1968) har gennem de sidste årtier forsøgt at finde årsagen til omdannelsen af de normale planteceller til rodhalsgallens uregelmæssige celler (the tumor-inducing principle = TIP). Man ved nu ((Manigault og Salmon 1956) Stapp 1958), at bakterierne lever intercellulært i vævet og kun er nødvendige i en kort tid. I løbet af denne udsendes en særlig slags impuls til de nydannede celler i det sårede område, hvorefter disse påbegynder en abnorm deling; hvad disse impulser består af, har man endnu ikke fundet ud af.

I 1947 opstillede Braun (1947) følgende 5 punkter, som hver især kunne tænkes at virke galleinducerende (TIP):

- a) Bakteriens åndingsprodukter.
- b) Bakteriens omdannelse af normalt celleindhold til en substans, der forårsager en arvelig galledannelse.
- c) Kemisk indvirkning fra bakterien på værtcellens arveanlæg.
- d) Bakterien som virusvektor (overfører).
- e) En morfologisk og fysiologisk forandring

af bakteriecellen i den sårede celle, således at bakterien hverken kan isoleres eller farves.

Punkt c og d menes efter nedenstående forskere at være de mest sandsynlige, og der er da også foretaget en hel del forsøg, uden at man dog er kommet til et endeligt resultat (Manigault og Stoll 1960, Lippincott et al 1968, El Khalifa og Lippincott 1968, Bieber og Sarfert 1968).

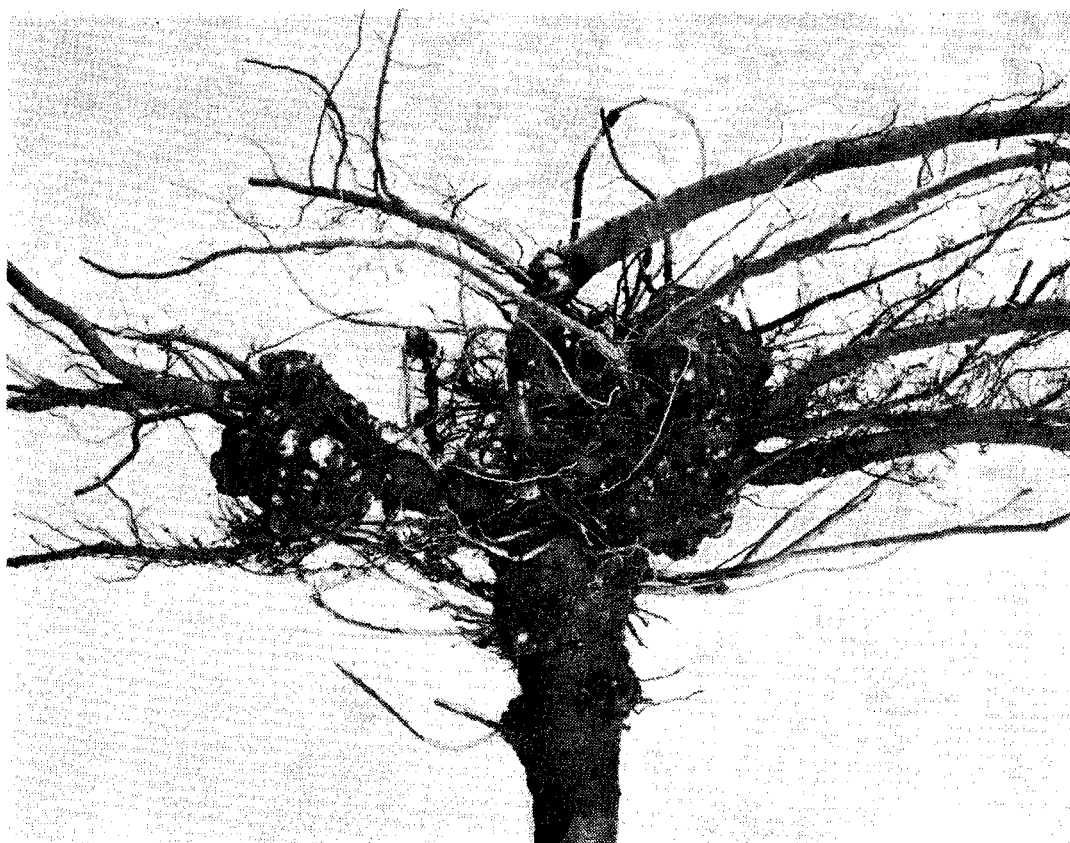
Lippincott et al (1968), El Khalifa og Lippincott (1968) har fra galleangrebne bønneblade udvundet en ekstrakt, der fremmer gallevæksten (gallens diameter) fra 25-60 %, dersom det inokuleres 3-6 dage efter inokulation med *Agrobacterium tumefaciens*. I ekstrakten menes den aktive del at være identisk med mindst et af planternes vækststoffer.

Imidlertid har Bieber og Sarfert (1968) vist, at galler ikke kan induceres hverken med sterilt filtrat af mekanisk sønderdelte celler af *Agrobacterium tumefaciens*, eller med Desoxy-Ribonucleinsyre (DNA) udvundet med et relativt højt indhold af protein (ca. 6 %). En tilsætning af vækstfremmende substanser til DNA gav heller ikke positivt resultat. De to ovennævnte forskere er af den mening, at TIP er afhængig af levende *Agrobacterium tumefaciens* cellers tilstedeværelse.

Betydning

Adskillige inokulationsforsøg er blevet foretaget med *Agrobacterium tumefaciens* for at undersøge bakteriens eventuelle skadelige virkning. Wormald og Grubb (1922), Reddick og Stewart (1923) og mange andre fandt, at rodhalsgaller kun forårsager lidt eller slet ingen skade. Det var i intet af disse tilfælde bevist, at tilstedeværelsen af galler på rødderne forstyrrede planternes vækst.

Greene og Melhus (1919) konkluderer ud fra et forsøg, at rodhalsgaller forsinket vækstaktiviteten hos unge æbletræer. Forsinkelsen medførte en reduktion af stammediameter, antallet af grene, deres længde, tykkelse og vækst. Muncie og Berkhout (1924) viser tillige, at æbletræers saftstrøm formindskes. Wormald (1945)



Æbletræ angrebet af rodhalsgalle

meddeler, at rodhalsgalleangreb på pære- og stikkelsbær-aflæggere er direkte skadelig, da knopperne udvikles til galler i stedet for skud.

På East Malling (Wormald 1945) har man imidlertid i nogle forsøg fundet de største galler på de kraftigste træer. Russiske observationer (Jaczewski 1935) angiver, at træer med rodhalsgalle til tider er kraftigere end træer uden galler. Harris og Pearse (1938) har fundet, at inokulation med *Bacterium tumefaciens* (*Agrobacterium tumefaciens*) har en stimulerende effekt på træernes vækst.

III. Forsøg med angrebne æbletræer

Forsøgsanlæggelse 1961

I samarbejde med Fællesudvalget for fremavl og

sundhedskontrol med havebrugsplanter, Dansk Planteskoleejerforening og Danmarks Erhvervsfrugtavlereforening har Statens plantepatologiske Forsøg i 1961 anlagt et forsøg med rodhalsgalle på æbletræer.

Forsøgsplanterne var 1-års æbletræer af sorten Golden Delicious på grundstamme E. M. II tiltrukket på et areal, hvor æbletræer erfaringsmæssigt angribes kraftigt af rodhalsgalle.

Behandlingen var:

1. Ingen fjernelse af knolde, ingen kemikalier.
2. Ingen fjernelse af knolde, dypning af roden i vand, tilsat 250 g Tillantin vådbejdse (2,5 % Hg) pr. 100 liter.
3. Fjernelse af knolde, ingen kemikalier.
4. Fjernelse af knolde, kemikalier som nr. 2.

5. Fjernelse af knolde, dypning af roden i lervælling, tilsat 250 g Tillantin pr. 100 liter.

Efter den oprindelige plan skulle der efter 2 og 4 års forløb opgraves et vist antal træer til bedømmelse og måling. Eftersom der viste sig mulighed for at forlænge forsøgsperioden det ene forsøgssted, udstraktes undersøgelsesperioden til i alt 6 år.

Behandlingen blev foretaget d. 18. april 1961.

Træerne blev fordelt i de enkelte parceller, således at angrebsgraden så vidt gørligt var ens, idet det dog skal fremhæves, at træerne var overordentlig stærkt angrebet.

De to forsøgssteder var Osted, Sjælland og Søhus, Fyn, med henholdsvis 23 og 20 træer pr. forsøgsled (ingen fællesparceller). Udplantningsdatoerne var henholdsvis 18. april 1961 og 20. april 1961.

Ved forsøgsopgørelserne i 1962 blev der i begyndelsen gjort notater om antal af nye galler forårsaget af bakteriesygdommen. Det viste sig imidlertid meget hurtigt, at disse iagttagelser var betydningsløse og tilmed usikre. Langt de fleste træers rodnet havde overhovedet ingen galler og kun på meget få træer kunne konstateres op til 5 nye galler.

En vurdering af, hvorvidt træerne svækkedes af bakterieangrebet, blev derfor udført ved hjælp af vejetal for opgravede træer og – for første forsøgsperiodes vedkommende – tillige for længdemål af årstilvæksten.

I forsøgsled 1 og 2, hvor rødderne ikke var skåret rene for galler, kunne der i 1962 endnu ses enkelte galler, men der var ikke nyvækst i dem, og deres overflade var mørkebrun.

Forsøgsopgørelse 1962

Opgravningen fandt sted d. 29. november i Osted og d. 10. december i Søhus.

I tabel 2 er anført den samlede vægt inden for de enkelte forsøgsled for henholdsvis 8 og 6 træer fra de anførte forsøgssteder.

Da der muligvis kunne påvises en forskel mellem behandlingerne ved at måle længden af sommerskudene, foretoges for hvert træ en opmåling af 5 hovedgrene bortset fra topskud

og nedadbøjede grene. Resultaterne fremgår af tabel 3.

Tabel 2. Vægt i kg efter 2 vækstsæsoner, 1962

Osted	Forsøgsled				
	1	2	3	4	5
Vægt i kg af 6 træer	10,2	7,8	10,5	8,8	9,0
Gns. i kg pr. træ..	1,70	1,30	1,75	1,47	1,50
Søhus	Forsøgsled				
	1	2	3	4	5
Vægt i kg af 8 træer	9,6	9,0	10,0	10,8	10,6
Gns. i kg pr. træ..	1,20	1,13	1,25	1,35	1,33

Tabel 3. Længde i cm for 5 grene af hvert opgravet træ, 1962

Osted	Parcelnumre				
	1	2	3	4	5
Træ nr. 1.....	69,2	50,8	55,8	66,6	72,8
2.....	65,6	54,6	63,6	59,8	66,0
3.....	49,2	75,0	75,8	75,4	69,4
4.....	62,6	53,8	59,8	60,4	60,4
5.....	61,4	55,0	70,6	52,0	70,0
6.....	61,2	72,2	62,4	76,6	56,0
Gennemsnitstilv. i cm pr. forsøgsled..	61,5	60,3	64,7	65,1	65,8
Søhus	Parcelnumre				
	1	2	3	4	5
Træ nr. 1.....	64,2	67,8	52,0	46,4	57,6
2.....	64,2	54,0	44,4	55,8	54,4
3.....	62,4	47,4	46,6	62,8	41,8
4.....	65,2	52,4	50,0	64,4	50,2
5.....	54,8	58,6	63,6	48,0	52,2
6.....	55,2	42,6	52,4	47,2	57,6
7.....	47,6	47,0	53,2	53,4	46,8
8.....	40,6	42,2	48,0	66,4	55,6
Gennemsnitstilv. i cm pr. forsøgsled .	56,8	51,5	51,3	55,6	52,0

Forsøgsopgørelse 1964

Anden forsøgsopgørelse fandt sted i Søhus d. 14. november og i Osted d. 8. december.

Træerne var vokset godt til og havde båret frugt. Det var ikke muligt at foretage en pålidelig opmåling af skudtilvækst, hvorfor begge forsøgsopgørelser gik ud på iagttagelse af galler samt vejning af træerne. På Søhus blev de resterende 10 træer opgravet, hvorimod man i Osted nøjedes med at opgrave 5 træer. På begge

forsøgssteder fragår 1 træ på grund af kræftsår og mekanisk beskadigelse.

Tabel 4 viser vægten for de to forsøgssteder omregnet til henholdsvis 10 træer og 5 træer pr. parcel.

Tabel 4. Vægt af træer, 1964

Osted	Forsøgsled				
	1	2	3	4	5
5 træer pr. forsøgsled	23,6	28,0	25,9	29,8	34,2
Gns. pr. træ.....	4,72	5,60	5,18	5,96	6,84
Søhus	Forsøgsled				
	1	2	3	4	5
10 træer pr. forsøgsled	31,5	34,2	33,4	32,7	34,5
Gns. pr. træ.....	3,15	3,42	3,34	3,27	3,45

Forsøgsopgørelse 1966

Tredie opgørelse, der kun fandt sted i Osted, blev foretaget d. 9. december 1966.

Vejetallene for hver enkelt af de 5 træer pr. forsøgsled fremgår af tabel 5.

Tabel 5. Vægt kg pr. træ, 1966

Osted	Forsøgsled				
	1	2	3	4	5
Træ 1.....	13,4	14,2	12,0	20,2	9,4
2.....	12,0	11,7	19,3	11,0	13,3
3.....	8,0	14,3	18,8	12,9	15,0
4.....	÷	11,2	15,0	14,8	17,8
5.....	6,7	8,0	10,8	10,0	16,6
I alt.....	40,1	59,4	75,9	68,9	72,1
Gennemsnit.....	10,02	11,88	15,18	13,78	14,42

IV. Konklusion

Æbletræer angrebet af rodhalsgalle har i løbet af den 6-årige forsøgsperiode opnået så godt som samme tilvækst målt i kilo pr. træ, uanset om rødderne forinden plantningen er skåret rene for galler, og om der har været anvendt kemikalier.

En fortsat udvikling af rodhalsgaller synes ikke at være betinget af, om plantematerialet er inficeret i stærkere eller svagere grad, men åbenbart udelukkende af, om den pågældende jord disponerer for bakteriernes vækst.

Forsøgene har ikke kunnet påvise en vækst-depression forårsaget af rodhalsgalle og har således støttet den praktiske erfaring om, at angreb af rodhalsgalle forårsaget af *Agrobacterium tumefaciens* er betydningsløse, og at inficerede planter opnår normal tilvækst.

V. Summary

Crown gall (Agrobacterium tumefaciens), (Smith and Townsend)

The present paper comprises partly a survey of the literature on the bacterial disease called Crown gall (*Agrobacterium tumefaciens*) from the first discovery of the bacterium in 1907 up to our time and, partly, a report on the results from experiments with apple trees attacked by Crown gall made during a six-year period.

There has been some disagreement about the effects of Crown gall on the host plants. Thus, some experiments seem to have proved that attacks of Crown gall may have a stimulating effect on the trees whereas other experiments seem to have proved a reduction of the growth activity to such an extent that buds may even turn into galls instead of shoots.

It is now known that the bacteria live intercellularly in the tissue, and only a short period, during which impulses are sent out, is needed for them to transform the normal tissue cells into abnormal Crown gall cells. The bacteria send out some impulses, the nature of which is unknown.

In the experiments made here, apple trees attacked by Crown gall have had practically the same increment measured in kg per tree, irrespective of whether the galls were cut away from the roots before the planting or the roots were given chemical treatment. The experiments have not proved any growth depression caused by Crown gall, which has supported the practical experience, namely, that attacks of Crown gall caused by *Agrobacterium tumefaciens* are without importance and that the infected plants will get the normal increment.

VI. Litteraturliste

- Banfield, W. M., 1934: Life history of the crown-gall organism in relation to its pathogen on the red raspberry. *Journal of Agricultural Research* 48: 761-787.
- Bergey et al., 1923: *Manual of Determinative Bacteriology*: 189-190.
- Bergey et al., 1957: *Manual of Determinative Bacteriology*: 289.

- Bieber, J.* og *E. Sarfert*, 1968: Zur Frage der Tumorbildung durch Desoxyribonukleinsäure aus *Agrobacterium tumefaciens* (Smith og Townsend) Conn. Phytopathologische Zeitschrift 62(4): 323-326.
- Braun, A. C.*, 1947: Thermal studies on the factors responsible for tumor initiation in crown gall. American Journal of Botany 34(4): 234-240.
- Brizi, U.*, 1907: Ricerche su alcune singolari neoplasie del pioppo e sul bacterio che le produce. Atti del Congr. dei Nat. Ital. Prom. della Soc. Ital. di Sci. Nat. Milano 1906: 376-392.
- Cavara, F.*, 1897: Intorno alla eziologia di alcune malattie di piante coltivate. Staz. sperim. Agrar. Ital. Modena 30: 483-487.
- Conn, H. J.*, 1942: Validity of the Genus *Alcaligenes*. Journal of Bacteriology 44(3): 353-360.
- Corvo, A.*, 1885: Sur le role des bacilles, dans les ravages attribues au *Phylloxera vastatrix*. Comp. Rend. Acad. Sci. (Paris) 101: 528-530.
- Cuboni, G.*, 1889: Sui bacteri della rognia della vite. Atti. R. acad. Naz. Lincei rend. Cl. Sci. Fis., Mat. e Nat. 5: 571-573.
- Dame, F.*, 1938: *Pseudomonas tumefaciens* (Smith og Townsend) Stevens. The agent of crown-gall in its relation to the host. Zentralblatt f. Bakt. 98(2124): 385-429.
- Downson, W. J.*, 1957: Plant Diseases due to bacteria: p. 180.
- Deep, I. W.* og *H. Hussin*, 1965: Influence of temperature on initiation of crown gall in woody hosts. Plant Disease Reporter 49(9): 734-735.
- Duggar, B. M.*, 1909: Fungus Diseases of Plants, p. 114.
- Elliot, Ch.*, 1930: Manual of Bacterial Plant Pathogens: 234-253.
- Elliot, Ch.*, 1959: Manual of Bacterial Plant Pathogens: 5-12.
- El Khalifa M. D.* og *J. A. Lippincott*, 1968: Extraction Assay and Partial Purification of a Factor from Tumorous Leaves that Promotes Crown-gall Tumor Growth. Physiologia Plantarum 21: 742-753.
- Greene, L.* og *I. E. Melhus*, 1919: The effect of crown-gall upon a young apple orchard. Res. Bull. 50 Agric. Exp. Sta., Iowa Coll.: 147-176.
- Gautheret, R. J.*, 1959: La culture des tissus vegetaux: 746-787.
- Harris, R. V.* og *H. L. Pearse*, 1938: The crown-gall disease of nursery stocks. Rep. of East Malling Res. Sta. for 1937: 187-193.
- Hellmers, E.*, 1958: Bakteriesygdomme hos danske kulturplanter, p. 120.
- Israily, W. P.*, 1926: Bakteriophagie und Pflanzenkrebs. Zentralbl. f. Bakt. 67: 236-242.
- Jaczewski, A.*, 1935: Crown gall. Bacterial Plant Diseases: 457-492.
- Lieske, R.*, 1928: Untersuchungen über die Krebskrankheit bei Pflanzen, Tieren und Menschen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, 108: 118-146.
- Lippincott, J. A., Barbara B. Lippincott* og *M. D. El Khalifa*, 1968: Evidence for a Tumor-associated Factor Active in the Promotion of Crown-gall Tumor Growth on Primary Pinto Bean leaves. Physiologia Plantarum 21: 731-741.
- Manigault, P.* og *Ch. Stoll*, 1960: Induction et croissance de tumeurs vegetales exemptes de Bacteries. Phytopathologische Zeitschrift 38: 1-12.
- Muncie, J. H.* og *C. Berkhout*, 1924: Waterconduction in apple-trees affected with crown-gall. Proc. Iowa Sci, 31: 143-147.
- Reddick, D.* og *V. B. Stewart*, 1923: Crown-gall of apple and peach with notes on the biology of *Bacterium tumefaciens*. Memoir: 68-69.
- Riker, A. J., E. M. Hildebrand* og *G. Keitt*, 1930: Seasonable development of crown-gall and hairy root. Phytopathology 20: 124 II 4b.
- Scalia, G.*, 1903: Bacteriosi delle rose. L'Agric. Calabro-Siculo 28: 75-78.
- Siegler, E. A.*, 1938: Relation between crown-gall and pH of the soil. Phytopathology 28: 858-895.
- Smith, E. F.* og *C. O. Townsend*, 1907: A plant tumor of bacterial origin. Zentralbl. f. Bakt. II abt.: 89-91.
- Smith, E. F.* m. fl., 1911: Crown-gall of plants, its cause and remedy. U. S. Dept. Agr. Bur. Plant Industr. Bull. 213, 1911.
- Stapp, C.*, 1958: Pflanzenpathogene Bakterien, Barye: 68-101.
- Wormald, H.* og *N. H. Grubb*, 1922: An experiment on the control on nursery stock against crown-gall. Gdnrs. Cron. 71: 198.
- Wormald, H.*, 1945: Physiologic races of the crown-gall organism in Britain. The British Mycological Society 28: 134-147.