

植物病原細菌の分類体系の変化とその経緯

静岡大学農学部植物病理学研究室 ^た 瀧 ^か 川 ^ゆ 雄 ^い 一

はじめに

植物病原細菌を扱ういろいろな分野で、近年目新しい学名が次々と登場し、特に細菌分類以外の分野を専門とされる研究者から、どうも新しい分類はよくわからない、などの言葉を聞くようになった。分類の考え方や命名のしかたについては、時間の流れとともに少しずつ進歩を繰り返してきており、ある日突然に今までの方式が変更されたというわけではない。しかし、その結果としての学名の変更は、ある日突然論文などとして発表されるものであり、その学名を使う立場の者にとってみれば突然変わったととられかねないものがあるであろう。

植物病原細菌の学名の変化については、Review of Plant Pathology 誌に最新情報をリストアップして公表されているのであるが (YOUNG et al., 1996)、かならずしも専門外の人にまで周知しているとはいいがたい。また、このリストは最新の情報を提示することを主眼に置いており、どの分類や命名のしかたが望ましいものであるのかについては触れていない。そこで、このリストや、その後紹介された最新情報について解説を行うこととした。

私は1997年の第19回細菌病談話会において本原稿の元になった総説を発表したのであるが (瀧川, 1997)、さらに多くの研究者にもお知らせできるようにして欲しいとの要望を受けていた。また、植物病理学会の新病名目録編集のための筆頭学名を決定する作業を、病原体名検討小委員会細菌部会長としてたずさわることになった。その過程を含め、今回本誌「植物防疫」に書かせていただく機会を得て、あらためて加筆訂正の上ご披露してみたい。

I 新たなリストの公表とそれまでの経緯

細菌の命名規約が改定され、その新たな出発点となった Approved List of Bacterial Names (SKERMAN et al., 1980) が発表されたのが1980年。その同じ年に植物病原細菌に病原型 (pathovar) のシステムが導入され、命名基準とリストが発表された (DYE et al., 1980)。以

来、既に19年が経過し、この間に様々な新種・新病原型の命名や、分類法の変化が行われてきた。国際植物病理学会 (ISPP) の下部組織である植物病原細菌分類小委員会では、このような状況を周知させるべく、1991年にそれまでに新たに命名された植物病原細菌とその分類の変更点、および命名基準の改正点を公表した (YOUNG et al., 1991)。さらにそれから6年が経過し、その間にも新種新病原型の記載が行われたが、特にこの間新属の提案が相次いだ。これにより植物病原細菌の全体の枠組みが従来の6属 (*Agrobacterium*, *Corynebacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Streptomyces*) から20近い属に細分されることとなった。これらはいずれも独立した報告としてなされたため、専門分野以外の研究者には必ずしも知られていなかった。この間、小委員会の有志が今後の分類の変化を予想する総説をまとめたが (YOUNG et al., 1992)、改めて小委員会では1995年の時点でそれまでに提案されたすべての植物病原細菌の学名をリスト化し、それを公表すると同時に、データベースを作成し、今後の対応が迅速に行えるようにすることとした (YOUNG et al., 1996)。また、このリストはインターネット上の ISPP のホームページ (<http://www.bspp.org.uk/ispp/nppb.html>) においても公開されている。ただ、現在 update が不十分で、いくつかの発見された誤りなどもまだ未訂正である。

このリストを参照するに当たってはいくつかの注意点があり、特に前文のところをよく読んでいただきたい。その最重要点は、このリストは必ずしも望ましい名前を挙げているわけではない、ということである。今回のリストは、従前の Pathovar List のように、ここにあるもの以外は認めないといったような絶対的な基準を提示するものではなく、あくまでも新しい名前を採録、公表する目的に向かって作られたものである。よって、どの名前を使用するかは使用者の判断にゆだねられているわけである。

II 各分類群の解説

以下、永らく慣れ親しんだ旧来の属あるいはグループに基づいて、それらがどのように変化しつつあるのかを解説したい (図-1, 2)。

Taxonomy of Plant Pathogenic Bacteria: Recent Changes and Their Circumstances. By Yuichi TAKIKAWA

(キーワード: 植物病原細菌, 分類, 学名)

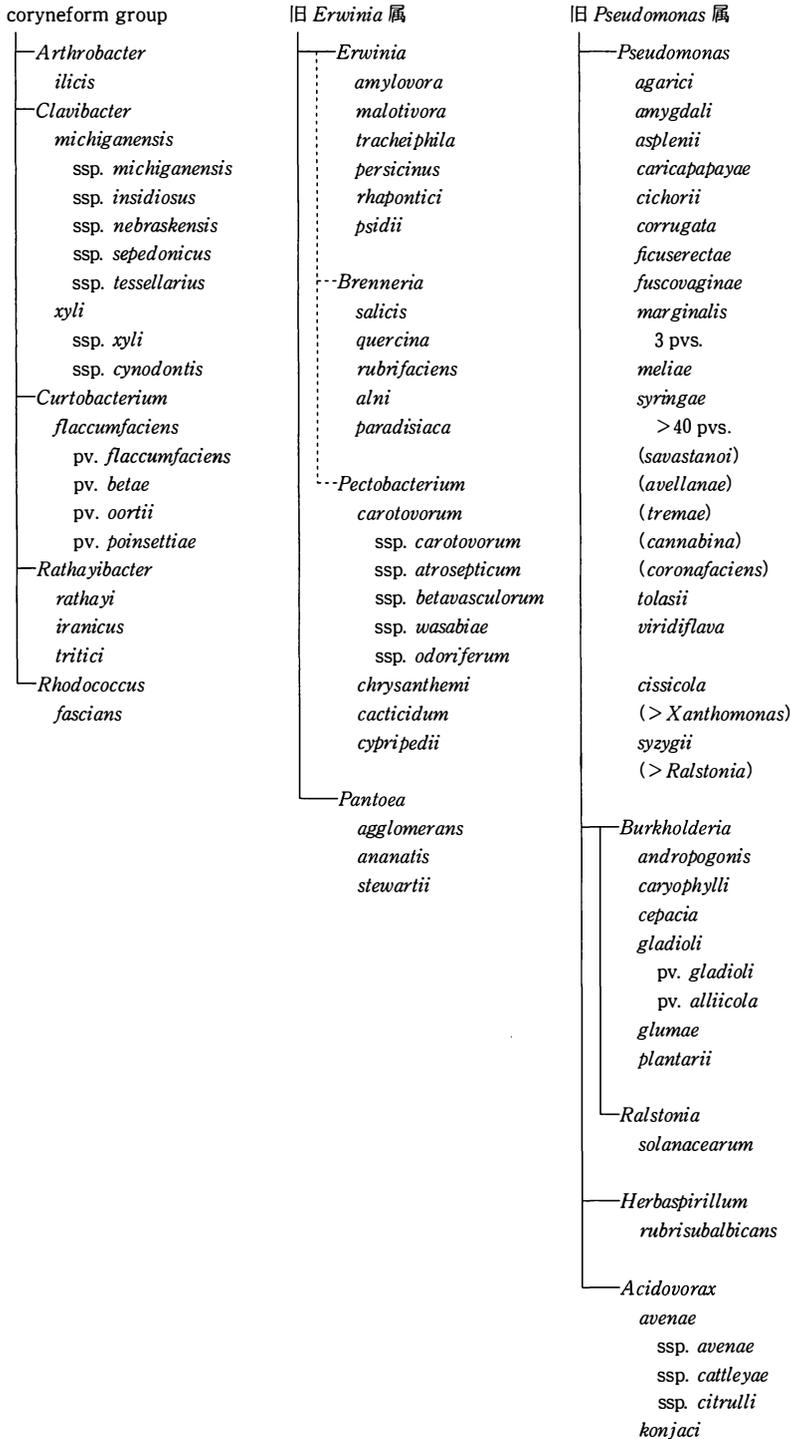


図-1 近年提案された新しい分類 I
coryneform group, 旧 Erwinia 属, 旧 Pseudomonas 属

1 *Agrobacterium* 属

本属については、外見上は大きな変化はないのである

が、リストでは種の定義が病原性によらないものを採用している。したがって、従来 biovar 1, 2, 3 とされてきたものが病原性に関係なく *tumefaciens*, *rhizogenes*, *vitis* と表記されており、*rubi* はそのまま残されたが *radiobacter* は採用していない。ただし、シノニム関係にある *tumefaciens* と *radiobacter* のいずれが正統性があるのかはいまだに解決されていない。しかし、この分類のしかたについて多くの研究者が承知しているとは思えない。旧来どおり、病原性によってそれぞれ種名を記しているのが大方の論文であろう。純粋に分類学の立場から考えれば、病原性とは切り離れた種分類の立場をとるべきだと考えられるが、従来の種名はあまりにも病原性を直接的にイメージさせるものとなっており、この種名を使う限り問題は避けられそうにない。むしろ、本属に関しては例外的措置として種名を全く新しいものにしてしようという意見もある。あるいは病原性を示すあらたな種以下の形容語が提案されるべきとも考えられる。これに関しては今後研究者の広範な合意や、国際細菌分類委員会の裁定委員会での裁定が必要になる。また、属そのものも *Rhizobium* に統合すべきであろうとの意見も強くなってきており、簡単には決着のつかない問題である。よって当面はいずれの方式をとっても誤りとはいえないが、どちらの分類方式をとった場合の学名であるのか、明記する必要があるであろう。

2 coryneform group

以前、植物病原 *Corynebacterium* 属と呼ばれたこのグループ

の細菌の5属 (*Arthrobacter*, *Clavibacter*, *Curtobacterium*, *Rhodococcus*) への細分については、特に矛盾点

Vauterinら (1995) による新しい分類と主な病原型		新しい種に入れられなかった主な病原型	
<i>Xanthomonas</i>			
<i>albilineans</i>	<i>cassavae</i>		pv. <i>cannabis</i>
<i>arboricola</i>	<i>codiae</i>		pv. <i>gummisudans</i>
pv. <i>corylina</i>	<i>cucurbitae</i>		pv. <i>malloti</i>
pv. <i>juglandis</i>	<i>fragariae</i>		pv. <i>mangiferaeindicae</i>
pv. <i>pruni</i>	<i>hortorum</i>		pv. <i>nigromaculans</i>
<i>axonopodis</i>	pv. <i>carotae</i>		pv. <i>phormicola</i>
pv. <i>alfalfae</i>	pv. <i>hederae</i>		pv. <i>sesami</i>
pv. <i>begoniae</i>	pv. <i>pelargonii</i>		pv. <i>syngonii</i>
pv. <i>citri</i>	pv. <i>vitians*</i>		pv. <i>tardicrescens</i>
pv. <i>dieffenbachiae</i>	<i>hyacinthi</i>		pv. <i>zanthedeschiae</i>
pv. <i>erythrinae</i>	<i>melonis</i>		pv. <i>zimtae</i>
pv. <i>glycines</i>	<i>oryzae</i>		他多数
pv. <i>malvacearum</i>	pv. <i>oryzae</i>	1995年までの分類	
pv. <i>manihotis</i>	pv. <i>oryzicola</i>	旧 <i>Xanthomonas</i> 属	
pv. <i>phaseoli</i>	<i>psii</i>		
pv. <i>physalidicola</i>	<i>populi</i>		
pv. <i>vesicatoria*</i>	<i>sacchari</i>		
pv. <i>vitians*</i>	<i>theicola</i>		
<i>bromi</i>	<i>translucens</i>		
<i>campestris</i>	pv. <i>cerealis</i>		
pv. <i>aberrans</i>	pv. <i>graminis</i>		
pv. <i>armoraciae</i>	pv. <i>poae</i>		
pv. <i>barbareae</i>	pv. <i>secalis</i>		
pv. <i>campestris</i>	pv. <i>translucens</i>		
pv. <i>incanae</i>	pv. <i>undulosa</i>		
pv. <i>plantaginis</i>	<i>vasicola</i>		
pv. <i>raphani</i>	<i>vesicatoria*</i>		

*: 複数種にまたがるもの

図-2 近年提案された新しい分類II
旧 *Xanthomonas* 属

もなく、既に提案されてから時間が経過していることもあり、広く受け入れられているとよいだろう。既知の菌であれば細菌学的性状および病原性を調べれば現行の種、亜種あるいは病原型に同定することはさほど難しくないのであろう。しかし、このグループにも問題がないわけではない。例えば *Clavibacter* 属では subspecies が用いられているが、*Curtobacterium* 属では pathovar が用いられている。これは本当に妥当なのだろうか。また *Curtobacterium* 属からは近年 *Rathayibacter* 属が分離されたが (ZGURSKAYA et al., 1993)、さらにこのグループの属を細分すべきという意見もあり (LEE et al., 1997)、属の定義は流動的である。属レベルの同定は細菌学的性状だけでは難しいものがある。このことは新病原や病原性のない菌株の同定は容易ではないことを示している。同様なことは他の属についてもいえるが、polyphasic な分類は分類としては妥当性が高くても同定に問題があることを示しているように思える。

3 *Erwinia* 属

本属では *Pantoea* 属の分離以後、しばらく目立った動きはなかったが、ごく最近、rRNA のシーケンスから本属が他の腸内細菌の属と同じレベルでいくつかのグループに分かれることが示され (KWON et al., 1997)、そしてそれぞれのグループに対して *Erwinia*, *Brenneria*, *Pectobacterium* の各属名が提案された (HAUBEN et al., 1998)。

Erwinia に残されたのは *E. amylovora*, *E. mallotivora*, *E. rhapontici* など、*Brenneria* に入れられたものは *B. salicis*, *B. niglistuens* など、多く樹木由来の種、*Pectobacterium* は軟腐性の *P. carotovorum*, *P. chrysanthemi*, *P. cypripedii* などである。しかし、これらの属はほとんど rRNA シーケンスのデータにのみ基づいて類別されたものであり、生理生化学的な性質からのみで新属を同定することはほぼ不可能である。種レベルの同定については、従来からも細菌学的性状や DNA 相同性などでほぼ間違いなく可能であった。よって、既知の細菌であれば種がわかれば新属に移すことは容易であるが、rRNA データによって創設された属が本当に妥当であるのか検証が必要である。少なくとも宿主植物や病徴の違いなどとは一致しておらず、他の腸内細菌の属と比べてわかりにくいものとなっている。しかし、今後この新しい

類別はシーケンシングなどが容易になるにつれて広く利用されるようになるのではないかとと思われる。

一方、すでに黄色の *herbicola* 群と言われた菌種の多くが *Pantoea* 属に移された (GAVINI et al., 1989; MERGAERT et al., 1993)。この中には本邦未記載であるが トウモロコシの重要病原である *Pantoea stewartii*, フジのこぶ病菌 *P. agglomerans* pv. *milletiae*, 日和見病原あるいは腐生菌として知られる *P. ananas* (この学名は命名のしかたがおかしいことが最近指摘された (TRUPER and De'CLARI, 1997)), *P. agglomerans* などが含まれる。しかし、*Pantoea* 属への同定に当たっては、黄色色素生産以外の有力な判別性状はなく、種間の判別も必ずしも容易でないことから、この学名を使う人、使わない人相半ばするといったところが現状である。この学名の功を挙げるとすれば、研究分野によって同じ細菌が *Erwinia* 属あるいは *Enterobacter* 属と、別の名前と呼ばれていたものを同じ土俵に乗せたところにあろう。なお、このグループのなかで、カスミソウこぶ病菌 *Erwinia her-*

bicola pv. *gypsophilae* のみは, *Pantoea* 属のどの種に属するの客観的な証拠がないため (*E. herbicola* がすべて *Pantoea agglomerans* に移されたわけではない), 旧来の学名のまま残されており, 今後の検討課題となっている。

上記のほか, 旧 *Erwinia* 属ではいくつかの植物病原としてはあやしい種 (*E. dissolvens*, *E. carnegiana*) が *Enterobacter* 属に移され整理されたことや (BRENNER et al., 1986), 新種 (ALCORN et al., 1991; HAO et al., 1990; SURICO et al., 1996; MERGAERT et al., 1999; KIM et al., 1999), 新亜種 (GALLOIS et al., 1992) の記載が続いていることを知っておく必要がある。

なお, リストでは *E. chrysanthemi* については病原型名を挙げてあるが, この菌群については病原型で類別するのはふさわしくないという意見も強い (YOUNG et al., 1992; 水野ら, 1993)。経験的にも病原性だけで区別することは極めて難しく, 今後整理が必要になりそうである。

4 旧 *Pseudomonas* 属

近年最も激しい変化を見せたのがこの *Pseudomonas* に属していた菌種である。とはいっても分類学的にはこの属が極めてヘテロであり, いくつかに分けられるべきことはすでに十数年来言われてきたことであるので, 分類研究者としてはむしろ整理がついてありがたいところである, というのが率直なところである。というのは新しく提案された新属の分類が, 従来いろいろ考えられてきたグループ分けとほぼ一致しており, しかも種そのものの記載に関してはほとんど変更がないからである。だから, 属名がどう変わろうと同定自体にはほとんど支障がないのである。以下, 新しく作られた属ごとに解説したい。

新 *Pseudomonas* 属

旧来の *Pseudomonas* 属のうち, *P. aeruginosa* や *P. fluorescens* 等を含むいわゆる蛍光色素産生群が本来の *Pseudomonas* であるとしてその属名を維持した。植物病原細菌では *P. syringae*, *P. viridiflava*, *P. cichorii*, *P. marginalis* など主要な種が含まれる。また, 蛍光色素を生産しない *P. corrugata*, *P. ficuserectae*, *P. meliae*, *P. amygdali* などについては, その細菌学的性状や化学分類, rRNA の相溶性などから, 蛍光色素産生群に類似していることが指摘されてきたが, その成果をふまえ, やはり *Pseudomonas* 属に残されている。昨年, このグループの菌種の分類を総合的に見直した研究が続けて発表された (System. Appl. Microbiol. (1996) 19: 465~595)。それによれば, この新 *Pseudomonas* 属菌の中

もいくつかのサブグループに細分化されるが, そのわけ方は用いた手法によって必ずしも一致せず, 今後の分類の方向に大きな問題を投げかけている。

なお, この群の代表的植物病原である *P. syringae* は, 従来 40 以上の病原型に類別されてきたが, 主に DNA の相溶性からいくつかの種に再分類しようという動きがあり, 既に *P. savastanoi* (GARDAN et al., 1992), *P. avellanae* (JANSE et al., 1996) が新たに提案されており, さらに今年になって少なくとも八つの genomospecies に分けられること, そのうちの二つに *P. tremae*, *P. cannabina* の新種名が提案された (GARDAN et al., 1999)。しかし, このグループ分けについては以下に述べる *Xanthomonas* 属菌の分類と全く同じ問題点を抱えており, 現在のところあまり受け入れられているとはいえない。

Burkholderia 属

蛍光色素非産生群とされた種の大部分がこの *Burkholderia* 属に移された (YABUCHI et al., 1992; URAKAMI et al., 1994; GILLIS et al., 1995)。このグループは poly- β -hydroxy butyrate 顆粒の蓄積が陽性であるとか, 40°C で生育できるものが多いとかの特徴はあるが, 細菌学的性状だけでこの属かどうかを判定するのは容易ではない。しかし, 種そのものは細菌学的性状だけでもほぼ完全に同定が可能なので, 既存種への同定は容易であり, 自動的に属も決まる。脂肪酸組成など化学分類の指標や rRNA 相溶性・塩基配列からは属としてのまとまりは明瞭である。*Pseudomonas* とは別属に分けられたことによって, 病原菌としての性質の違いもより明らかになると期待される。

Ralstonia 属

各種植物青枯病の病原である青枯病菌は, 従来 *P. solanacearum* とされてきたが, 他の *Pseudomonas* 属菌とは大きく異なることは以前から知られていた。化学分類や rRNA の研究から, この菌は上記の *Burkholderia* 属に入れられた種とともに一つの大きなグループを形成するが, 若干離れた位置にサブグループを形成していることが知られていた。当初は類似点を重視して *Burkholderia* 属へ入れられたのであるが, その後あらためて特異性を重視して新属を立てて分類し直されたのである (YABUCHI et al., 1995)。この点に関しては属をどうとらえるかという主観的な問題である。しかし, 結果として青枯病菌の特異性が際立ち, しかも種の同定に関しては当面変更がないことから, この新属はおそらく広く受け入れられるものと思われる (HAYWARD, 1996)。ただし, 文献の検索などでは三つの学名で調べなければならない

ことになり、若干の不便さは残る。なお、クローブのスマトラ病の病原体 *P. syzygii* (本邦未記載) も、その性状から *Ralstonia* 属に所属すると思われるが、いまだに改名されていない。

Acidovorax 属

旧来 *P. avenae* と呼ばれた種とその仲間からなる。 *P. alboprecipitans* と呼ばれてきた時代から蛍光色素非産生群であることは明らかであったが、現在の *Burkholderia* のグループとの関係は明らかではなかった。その後、化学分類と rRNA の研究から、独自の群を形成していることが明らかになった。やがて、サトウキビの *P. rubrilineans* が同種異名であること、ランの病原の *P. cattleyae* も極めて近縁であること、以前 *P. pseudoalcaligenes* の亜種とされた *citrulli* や *konjaci* も同一グループであること等がわかってきた (*P. pseudoalcaligenes* 自身は *Pseudomonas* 属にとどまっている) (Hu et al., 1991; WILLEMS et al., 1992)。このグループはあまりグルコースが好きではなく、OFtest で酸を産生しない O/- になるなどの特徴があるが、植物病原性を除くと同定は容易ではない。また、種の分類も異説があり、何を亜種にするかなどは必ずしも合意があるわけではない。

その他の *Pseudomonas* 属菌

研究の不十分ないくつかの種は *Pseudomonas* のままで残されているが、そのうちヤブガラシの病原 *P. cissicola* は *Xanthomonas* 属とすべきことが知られている (Hu et al., 1997)。サトウキビ疑似赤条病菌 *P. rubrisubalbicans* は *Herbaspirillum* という窒素固定をする共生細菌の属に所属替えを行うことが提案された (BALDANI et al., 1996)。この属は *Burkholderia* や *Ralstonia* に比較的近い。ちなみに *rubrisubalbicans* 自身も窒素固定をするし、*Burkholderia* 属にも能力のあるものが知られている。

5 *Spiroplasma* 属

植物病原として知られる *Spiroplasma* には、 *S. citri*, *S. kunkelii*, *S. phoeniceum* の3種がある。本属では近年昆虫からの分離株に対し、次々と新種名が記載されている。これらの詳細については、その専門家に譲る。

6 *Streptomyces* 属

ジャガイモなどのそうか症状の病原などとして近年多くの *Streptomyces* 属菌が記載されつつある。放線菌においても分類の基準が DNA や化学分類学的指標が多く取り入れられるようになったが、その詳細も放線菌の専門家にゆずることとして、ここでは省略する。

7 *Xanthomonas* 属

Xanthomonas 属では、従来 *campestris* の病原型に分類されてきた多くのグループをいくつかの種に再編することが提案されている (VAUTERIN et al., 1995)。種の数には従来から種とされてきた *campestris*, *fragariae*, *al-bilineans*, *axonopodis*, それに近年追加された *oryzae* (SWINGS et al., 1990) を含め、さらに追加があつて 20 である。この編成は主に DNA の相同性に依存したものである。それに伴い、従来 150 以上もあつた病原型の多くがこれらの種に再配属させることが提案されている。その具体例を図-2 に示した。

この新しい提案の問題点は、以下のようなものが指摘される。(1)細菌学的性状で判別できるものもあるができないものもある。VAUTERIN らは Biolog のデータを付けているが、これは先に種があつてそれぞれの種ごとの結果を並べたもので、細菌学的性状からも類別されることを客観的に示すというものではない。(2)全体像がわかっていない。未調査の病原型が多数残されている。また、彼らの調査した菌株が本当に pathovar の代表か病原性の試験がないのでわからない。(3)一つの病原型名が複数の種に所属している場合がある。こうなると病原型がわかっていてもどの種に属するかは自動的に決まらないことになる。(4)DNA 以外では疑いなく一つの種に含めることは難しい。(5) *X. axonopodis* という従来別種として扱われその性状から明確に区別されていた種に、多くの病原型が移されたことにより、従来の同定法が全く通用しない事態が生じてしまった。

この結果、VAUTERIN らが調査した以外の、現在筆者らの手元にある菌株が本当は何という種名なのかをこのシステムに基づいて確定することは大変難しい。また VAUTERIN らは、種が確定しない病原型に対して *Xanthomonas* sp. pv. xxxx というシステムを提案しているが、未同定の種名に病原型名をつけるということ自体が病原型の定義に反し容認できないうえ、未同定種を生み出したのは不完全な分類体系を提案した側に責任があるのであつて、菌自体がわけのわからないものではないのであるから、それをいきなり未同定種とする前にそれらを包括した命名を提案しておくべきであつた。

以上のような理由から、筆者としてはこの新しい *Xanthomonas* 属の命名に関する提案をそのまま無批判に受け入れるわけにはいかないのである。筆者ならばむしろ、同じデータに対して新種の提案は取り下げ、学名は従来のままとし、そのなかで例えば genomic group 1, 2, ... などとしたであろう。例えば、新方式でも多くの病原型を含んでいる *X. axonopodis* の基準株を含む

原型 pv. *axonopodis* は、従来はその細菌学的性状から他の *Xanthomonas* 属細菌とは明瞭に区別されてきたのである。それにもかかわらず、DNA の相同性が高いというだけでむりやり他の病原型と同一のグループに入れられ、しかもその名前を規約に従って残すことになったので、いわば代表的でない代表にさせられたのである。このようになったのも新しい提案を無理に旧来の *campestris* の病原型の分類と一致させようとしたから問題が生ずるのである。むしろ、種を新しく分けるならば、従来の種小名や宿主植物を連想させる種小名を排除し、規約に違反する例外を作っても新しい名前をつけるべきであったと思う。

それにしても、改めて考えてみると *Xanthomonas* 属のこの遺伝的多様性は何を意味するのであろうか。DNA の相同性のレベルではヘテロであることはかなり以前から指摘がある (MURATA and STARR, 1973; HILDEBRAND et al., 1990)。しかし、表現型としてはほとんど区別ができないものが多いのも事実である。ごく最近 rRNA のシークエンスデータが発表されたが、今度は *X. albilineans* などの一部の種を除いてやはり極めて近い関係にあることが示された (HAUBEN et al., 1997)。このことは rRNA の RFLP や他のシークエンスデータなどからも支持されている。ではいったいどの遺伝子が、遺伝子のどの部分がヘテロなのであろうか。このことを追求するのが *Xanthomonas* 属の分類における大きな課題となるであろう。

Xylophilus 属

Xanthomonas 属のなかでも、旧来から atypical とされてきたものに *X. ampelina* があった。これは我が国には未記載のブドウの病原で、黄色だが xanthomonadin を作らないことなど、多くの点で非典型的であった。この菌の再検討の結果、rRNA の系統などから *Acidovorax* などに近縁であることがわかり、*Xylophilus* 属を新設してそこに移された (WILLEMS et al., 1987)。

8 その他の新属

Rhizomonas suberifaciens (VAN BRUGGEN et al., 1990), *Rhizobacter dauci* (GOTO and KUWATA, 1988), *Xylella fastidiosa* (WELLS et al., 1987) の新病原菌名が命名されている。*X. fastidiosa* は以前 *Rickettia* Like Organism (RLO) と呼ばれていた培養困難な微生物を含んでいる。

培養が不可能であるが、16 sRNA のデータなどから、系統が推定されるグループに対して仮の名前を付けようということで *Candidatus* (candidate name) を用いた

表記のしかたが提案されており、植物病原では以下の二つの仮の属が提案されている。

“*Candidatus Liberobacter*” (カンキツグリーンング病原) (JAGOUËIX et al., 1997)

“*Candidatus Phytoplasma*” (MLO) (ZREIK et al., 1995; DAVIS et al., 1997)

その他 *Enterobacter*, *Acetobacter*, *Bacillus*, *Nocardia* などの属の種が植物病原として記載されているが、真の病原体かどうかは怪しく、ここではふれない。

III なぜこのように分類の激しい変化がおきたか

分類の変化のしかたには二通りある。一つは新種、新属などの新しい菌種が発見され、従来の分類基準では対処しきれなくなった場合、もう一つは分類手法の発達により、分類の基準に対する見解が変化した場合である。近年の変化は、主に後者の理由によっている。

細菌は、他の真核生物と異なり、形態において大きな差がないので、従来よりその分類の基準は、生理生化学的なものに重点がおかれ、また、その選び方も人為的なものにならざるを得ない状態であった。また、交配現象もまれなことから、高等動植物のように、遺伝的に種などの分類群を決定することも困難であった。その状況は、1980年に学名の整理が行われたときも基本的には変わっていなかった。当時はようやく、DNA-DNA 相同性の研究や rRNA-DNA 相同性の研究が始まり遺伝子が分類の基準になりえるであろうことが示されつつあったほか、数値分類をはじめとする多数の性状を客観評価することにより、より自然な分類群を知ろうとする試みが始まっていた。ところが、この10年ぐらいで状況は大いに变化した。前者では rRNA のシークエンス解析が始まり、それは細菌では不可能と考えられてきた系統進化の解析を可能にするものであった。また、後者では脂肪酸分析、タンパクの SDS-PAGE 分析、細胞壁成分分析などの化学分類学的な新しい評価基準が次々に開発され、それらを総合評価する、いわゆる polyphasic taxonomy に発展していった。その結果、従来の生理生化学的表現形質を主としたいわゆる細菌学的性状では区別しえなかったものが、より細分化されるものが急速に増えてきた。同時に、従来判然としなかった属以上の上位分類群の系統関係が徐々に明らかになってきた (図-3, 4)。そのなかで、例えば、原核生物は大きく二つの系統 (真正細菌と古細菌) に分かれること、従来二大別の基準になっていたグラム反応のうち、グラム陽性菌は真正細菌の中の進化した一群であり、細胞壁を欠

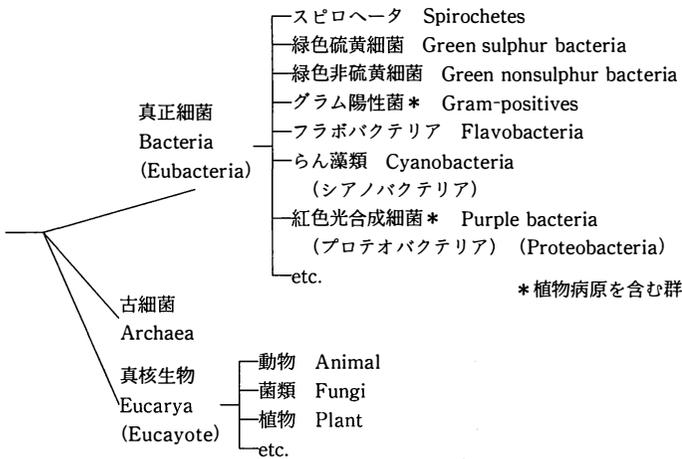


図-3 生物界の大分類と植物病原細菌の位置づけ

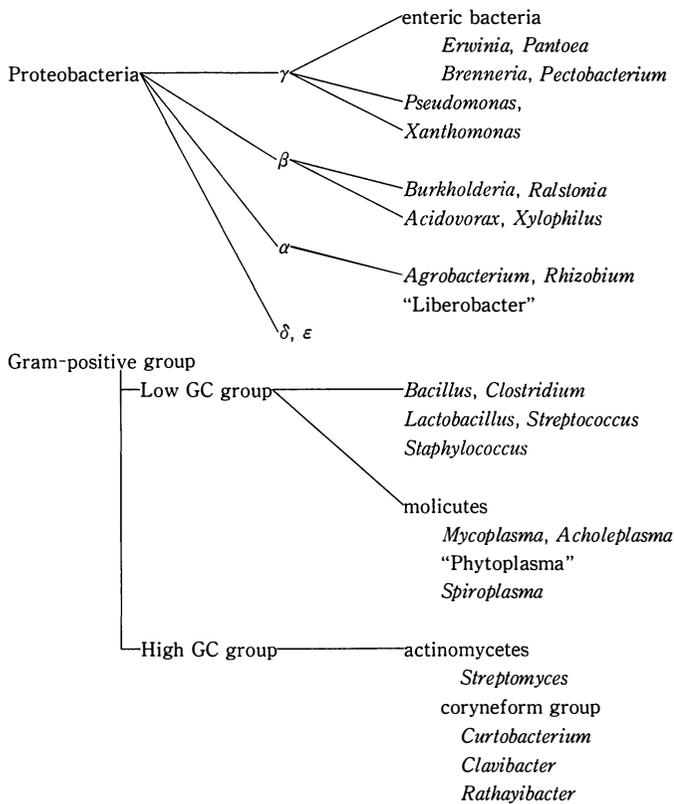


図-4 主要な細菌系統内での植物病原細菌各属の位置づけ

βとγの両方に属するものがあることなどがわかってきた (OLSEN et al., 1994)。こういったことからみて、たとえば *Pseudomonas* をいくつかの属に分割することは妥当ではないかと思われるのである。

IV 問題点

このような分類の急変が起こった背景にあるのは、分類の基準は遺伝子であり、それによって跡づけられる系統進化に基づいた系統分類そのものが自然分類の目指すものである、という考え方である。しかし、この考えには前提がある。それは、細菌の遺伝子のなかでもタンパク合成系やDNAの複製系など、生存に必須の基本遺伝子群はほとんど入れ替えがなく、お互いにクロスすることなしに進化をとげてきた、つまり、どの遺伝子をとってもほぼ同じ系統がたどれるのであり、それに外れるものは生存に必須でない^{きまつ} 瑣末な遺伝子であろう、という考えである。たしかに現在まで調べられた多くの遺伝子では系統関係は大筋一致している。しかし、例外も見られる。それではその必須な遺伝子と瑣末な遺伝子はどれくらいの割合で存在しているのだろうか。瑣末な遺伝子がゲノムの大部分を占めていることはないのだろうか。瑣末な大部分の遺伝子が同一で必須の遺伝子が異なった場合や、必須の遺伝子同士で系統関係に矛盾が生じたときにはどう考えるのか。

また、近年の進歩は目覚ましいものの、いまだすべての菌株について全塩基配列を決定するのは困難であることから、近縁な菌の類縁関係を直接比較する唯一絶対(的なものと信じている人が多い)の尺度としてDNA-DNA相対性値が求められている。しかし、これとても常に相対的なもので、理論的な絶対値が存在するものではなく、また、その中身についての意味付けはほとんどわかっていないのが実状ではないか。例えば相対値

く Mollicutes はさらにその中の進化した一群であること、腸内細菌や *Pseudomonas* など筆者らが普段おめにかかるグラム陰性菌の多くはプロテオバクテリアという一群をなし、そのなかにはα, β, γなど四~五つの系統があること、*Erwinia* や *Xanthomonas* 属はγグループ、*Agrobacterium* 属はαグループ、*Pseudomonas* 属には

70%だったとき、70という数字にどのような意味があるのか、全遺伝子の7割が同じで3割は全く違うということでも、またすべての遺伝子のシークエンスが平均7割一致していたということでももちろんないであろう。

さらに、遺伝子に違いが認められたとして、それが表現形質に現れてくるかどうかは別問題である。過去には

遺伝的相違が必ずや何らかの形で表現形質の差として現れ、それが分類・同定の基準になるであろうという楽観的な暗黙の了解があった。だからこそ、WAYNEらはDNA相同性で違いがあっても表現形質の差異の記載がなければ種とすべきではない、と述べたのであり(WAYNE et al., 1987), つまり表現形質の差異が必ず見つかるはずだからそれを採りなさいということである。また表現形質の差異が見つからなければそれに対して genomovar という位置づけも提案されたのであった(URSING et al., 1995)。しかし、近年の論議は、まず遺伝子レベルの違いがあり、それに従った区分ごとに性質を調べるところこうでした、という記載のしかたが増えている。これは本末転倒ではあるまいか。

以上のような構造的な問題点に加え、細菌の種とは何か、属とは何かといった根元的定義の問題がまだ解決されていないことに留意すべきである。ウイルスにおいても全塩基配列が明らかになったところでその類別のしかたに万人が納得する法則が明らかになったわけではない。ましてやゲノムサイズの大きい細菌に関しては、さらにいろいろな意見があって当然であろう。そもそも細菌に属、種といった階層分類をあてはめることそのものの妥当性すら今後問われていくであろう(一方で、国際的に動物、植物、細菌の統一した命名規約を作成する動きがすでにスタートしている)。

分類学(taxonomy)は分類(classification)、命名(nomenclature)、同定(identification)の三者が混然一体に調和したものでなくてはならない。使えない分類体系は分類体系としては不完全なものである。これからも学問的な系統解析と実用性の接点を求めた追求がなされるべきであり、それに従って学名も変化し続けるであろう。また同時に利用する立場からすれば学名は安易には変化しないことが望ましく、新しい分類体系による新しい学名の提案にはより一層の慎重な態度が要求される。

V 今後我々は具体的にどのように対処したらよいのか

では、具体的には今後どのように対処したらよいのであろうか。現時点での私見からすると、*Pseudomonas* 属菌に関しては、新しく創設された新属 *Burkholderia*, *Acidovorax*, *Ralstonia* についてはその使用は問題ないと思う。というのもこれらの属に関しては属はともかく旧 *Pseudomonas* のグループであるということがわかりさえすれば各種のレベルまで同定することは容易で間違いようがなく、属の分けかたも妥当なもの判断される

からである。すなわち、使用に当たっては今までの学名の組み合わせを単に変更するだけでよい。一方、問題なのは *Xanthomonas* 属である。*X. oryzae* の復活が提案されたときには、まあ同定上も問題ないと思われたので今後はこの方針に従おうと考えた。しかし、上述のように20以上の新種が提案され、しかも種に未分類の病原型が50以上も残されるという事態が提案されるに至っては、とてもこのままでは受け入れることは難しいと考えられる。また、旧来の学名との整合性が失われ、同時に使われると激しい混乱が予想される。このようなごく一部の専門家にのみ使用できるような分類は、受け入れられがたい。*P. syringae* に関しても、既に一部が *P. savastanoi* に移されるなど、同様な問題が起こりつつあることは既に述べたとおりである。このような状態では旧名を主に用いるのが無難ではなかろうか。*Pantoea* の使用も、まだ新旧名を併記したほうがよいであろう。

近年の分類の変化は、以前の Pathovar が作られたときは状況が違う。1980年のときは、認められた学名以外のすべての旧名が無効となり、使用することが誤りであることになった。ところが、現在進行中の変化はいずれも新しい意見の提案であり、古い学名でもそれなりの古い基準で正式に認められた学名であるから、それを使っても誤りではない。よって誰かが音頭をとってある特定の名前の使用を推奨する必要はなく、やがておのずと形成されるであろう合意に合わせていけばよい。しかし、この合意はそう簡単にはできないかもしれない。合意が早く形成されるように、われわれが世界に向かって要求を発信していく必要がある。

VI 新病名目録のための筆頭学名の選定について

上述のように、新しい学名提案が必ずしも唯一の正しい学名であるとは言えないのであって、どの学名を使うのかは、個々の研究者の分類に対する考え方によって決まってくるのである。しかし、病名目録のような出版物については、当面その中でのみ通用する基準を設けなければ、いたずらに混乱を招くだけである。そこで、病原体名検討小委員会細菌部会(瀧川雄一・畔上耕児・木嶋利男・西山幸司・奥田誠一)で検討して、命名法上の正当な学名のうち、広く定着していると考えられる学名を選定する作業を行った。その提案は日本植物病理学会報65巻220~225に掲載され、ここにはあえて繰り返さない。ただし、その中では、おおよそ以下のような方針で選定を行った。

① *Agrobacterium* 属は見かけ上変化がないので、旧

来の名前は変えない。② *coryneform* 群細菌は、*Clavibacter*, *Curtobacterium*, *Rathayibacter* などいずれも広く受け入れられており読み換えに当たっても問題がないので採用する。③ *Erwinia* 属については、*Pantoea* の属名は広く使用されているとはいいがたいので、*Erwinia* のままとする。*Brenneria*, *Pectobacterium* なども提案されたばかりで採用しない。④ 旧 *Pseudomonas* 属については *Acidovorax*, *Burkholderia*, *Ralstonia* に移行さすべきものは既にその名前が定着しつつあると判断し、新属名を使用する。ただし、*P. syringae* 内の種の細分すなわち *P. savastanoi* などの種名はいまだに定着していないと判断し採用しない。*P. rublisubalbicans* の *Herbaspirillum* への移行も早尚であり見送る。⑤ *Streptomyces* 属は従来発表されてきたとおり。⑥ *Xanthomonas* 属は *X. axonopodis* pathovars などの VAUTERIN らの新分類は採用しない。ただし、*X. oryzae* については既に広く使用されているのでこれは例外的に使用する。残りは *X. campestris* の pathovar のままとする。⑦ 旧来のマイコプラズマ様微生物はファイトプラズマ (*Phytoplasma*) とする。⑧ カンキツグリーニング病の病原は細菌の一種とし、備考に ("*Liberobacter asiaticum*" と仮の学名が提案されている) とする。

このなかで、*X. oryzae* を採用して他の *Xanthomonas* の新種を採用しないというのは分類のつまみ食いになるのではないかと、との意見も出た。しかし、*X. oryzae* は他の種とは独立に提案されていること、既に広く利用されておりまた同定上も誤ることはないであろうとの判断から、ある種の妥協として採用したわけであり、病原体名検討小委員会細菌部あるいは病理学会がこの分類が唯一 '正しい' として認めたというわけではない。

引用文献

- 1) ALCORN, S. M. et al. (1991): Int. J. Syst. Bacteriol. 41: 197~212.
- 2) BALDANI, J. I. et al. (1996): ibid. 46: 802~810.
- 3) BRENNER, D. J. et al. (1986): J. Clin. Microbiol. 23: 1114~1120.
- 4) DAVIS, R. E. et al. (1997): Int. J. Syst. Bacteriol. 47: 262~269.
- 5) DYE, D. W. et al. (1980): Rev. Plant Pathol. 59: 153~168.
- 6) GALLOIS, A. et al. (1992): Int. J. Syst. Bacteriol. 42: 582~588.
- 7) GARDAN, L. et al. (1992): ibid. 42: 606~612.
- 8) ——— et al. (1999): ibid. 49: 469~478.
- 9) GAVINI, F. et al. (1989): ibid. 39: 337~345.
- 10) GILLIS, M. et al. (1995): ibid. 45: 274~289.
- 11) GOTO, M. and H. KUWATA (1988): ibid. 38: 233~239.
- 12) HAO, M. V. et al. (1990): ibid. 40: 379~383.
- 13) HAUBEN, L. et al. (1997): ibid. 47: 328~335.
- 14) ——— et al. (1998): System. Appl. Microbiol. 21: 384~397.
- 15) HAYWARD, A. C. (1996): Bacterial Wilt News Letter 13: 10
- 16) HILDEBRAND, D. C. et al. (1990): J. appl. Bacteriol. 68: 263~269.
- 17) HU, F. -P. et al. (1991): Int. J. Syst. Bacteriol. 41: 516~525.
- 18) ——— et al. (1997): ibid. 47: 228~230.
- 19) JAGOUEIX, S. et al. (1997): ibid. 47: 224~227.
- 20) JANSE, J. D. et al. (1996): Syst. Appl. Microbiol. 19: 589~595.
- 21) KIM, W. -S. et al. (1999): Int. J. Syst. Bacteriol. 49: 899~906.
- 22) KWON, S. -W. et al. (1997): ibid. 47: 1061~1067.
- 23) LEE, I. -M. et al. (1997): Appl. Env. Microbiol. 63: 2631~2636
- 24) MERGAERT, J. et al. (1993): Int. J. Syst. Bacteriol. 43: 162~173.
- 25) ——— et al. (1999): ibid. 49: 377~383.
- 26) 水野明文ら (1993): 日植病報 59: 702~708.
- 27) MURATA, N. and M. P. STARR (1973): Phytopathol. Z. 77: 285~323.
- 28) OLSEN, G. J. et al. (1994): J. Bacteriol. 176: 1~6.
- 29) SKERMAN, V. B. D. et al. (1980): Int. J. Syst. Bacteriol. 30: 225~420.
- 30) SURICO, G. et al. (1996): ibid. 46: 720~726.
- 31) SWINGS, J. et al. (1990): ibid. 40: 309~311.
- 32) 瀧川雄一 (1997): 第19回植物細菌病談話会講演要旨集, p. 9~23.
- 33) TRUPER, H. G. and L. DE'CLARI (1997). Int. J. Syst. Bacteriol. 47: 908~909.
- 34) URAKAMI, T. (1994): ibid. 44: 235~245.
- 35) URSING, J. B. et al. (1995): ibid. 45: 604.
- 36) VAN BRUGGEN, A. H. C. et al. (1990): ibid. 40: 175~188.
- 37) VAUTERIN, L. et al. (1995): ibid. 45: 472~489.
- 38) WAYNE, L. G. et al. (1987): ibid. 37: 463~464.
- 39) WELLS, J. M. et al. (1987): ibid. 37: 136~143.
- 40) WILLEMS, A. et al. (1987): ibid. 37: 422~430.
- 41) ——— et al. (1992): ibid. 42: 107~119.
- 42) YABUUCHI, E. et al. (1992): Microbiol. Immunol. 36: 1251~1275.
- 43) ——— et al. (1995): ibid. 39: 897~904.
- 44) YOUNG, J. M. et al. (1996): Rev. Plant Pathol. 75: 721~763.
- 45) ——— et al. (1991): ibid. 70: 211~221.
- 46) ——— et al. (1992): Ann. Rev. Phytopathol. 30: 67~105.
- 47) ZGURSKAYA, H. I. et al. (1993): Int. J. Syst. Bacteriol. 43: 143~149.
- 48) ZREIK, L. et al. (1995): ibid. 45: 449~453.