

放線菌における形態の多様性と系統分類

工藤 卓二

独立行政法人理化学研究所バイオリソースセンター

放線菌 (actinomycetes) は従来、分岐した菌糸を形成し、あるものは分生子様の構造物 (一般に孢子と呼ばれている) を形成するなど、糸状菌様の形態をとるグラム陽性細菌に対して用いられた用語であった。その発見は 19 世紀後半に遡り、F. Cohn (1875) や C. O. Harz (1877) などが主に人畜の組織標本中に放射状に伸張する糸状の細菌を観察したことにはじまる。現存する放線菌の最古の学名は、ウシ顎放線菌症 (lumpy jaw) の原因菌に対して命名された *Actinomyces bovis* で、この属名 (actinos = ray 放射 + mykes = fungus 菌) から放線菌 (actinomycetes) という名称が生まれた。その後 20 世紀に入って Beijerinck, Krainsky, Waksman, Lieske などの土壤微生物学者によって土壤中から多くの放線菌が見いだされ、また同時に現在でも用いられる基本的な分離法、培養法、同定法などもこの時代に確立されていった。さらに 1940 年になると Waksman らのグループにより、放線菌の培養物よりアクチノマイシンやストレプトマイシンなどの抗生物質が発見され、このことが契機となって世界中の研究者が新しい抗生物質を求めて放線菌の分離を試みるようになった。その結果、放線菌の種の数は急激に増加し、また形態的にも多様な放線菌が見いだされるようになった。

放線菌は一般の細菌に比べ高度に形態分化しており、それゆえに放線菌の分類にはその形態的な多様性、特に孢子の着生様式が重要な指標として用いられてきた。孢子連鎖の有無と連鎖孢子数の個数、孢子囊の有無とその形状 (球形、棍棒状など)、孢子あるいは孢子囊の着生位置 (気菌糸上か基生菌糸上か) などは主に属を分ける指標とされ、また孢子の表面構造 (平滑、棘状、毛髪状、皺状など) や孢子連鎖の形状 (直線状、螺旋状、環状など) は種の分類指標として用いられてきた。例えば比較的長い孢子連鎖を形成する *Streptomyces* 属などに対して、4 連孢子鎖を形成する *Microtetraspora* 属、2 連孢子を形成する *Microbispora* 属、単孢子ずつ着生させる *Micromonospora* 属や *Thermomonospora* 属などは顕著な特徴を有する属として挙げる事ができる。孢子囊形成放線菌としては球形の孢子囊中に多数の孢子を形成する *Actinoplanes* 属、*Streptosporangium* 属、*Sphaerisporangium* 属、*Spirillospora* 属などがあり、また棍棒状の孢子囊中に縦に数個の孢子を有する *Dactylosporangium* 属、孢子囊中に 2 個ずつ孢子を含む *Planobispora* 属、単孢子ずつを含む *Planomonospora* 属などが挙げられる。一方、1970 年頃からは菌体成分の多様性に着目した化学分類学が放線菌の分類にも導入され、細胞壁ペプチドグリカンのアミノ酸、菌体中の還元糖、脂肪酸、メナキノン、リン脂質などの分子種が多様であり、それらの組成の差異が主に属の分類に有効であることが示されてきた。かつて形態学的特徴によってある属に帰属された種が、菌体成分組成により他の属に移されるケースが多数報告され、その課程で放線菌の属レベルの再編成がかなり進められた。

一方、近年の遺伝子、特に 16S rRNA 遺伝子配列に基づいた分子進化学の導入により、放線菌のみならず、細菌全体の分類体系の再構築が進められ、それによって放線菌の定義も従来のような形態学による定義から分子進化に基づく系統発生的な定義へと大きく変遷を遂げた。真正細菌 (ドメイン・バクテリア) は 16S rRNA 遺伝子の塩基配列によって 20 あまりの門 (phylum) に分類され⁽¹⁾、放線菌はその内の *Actinobacteria* 門に属する。*Actinobacteria* 門は綱 (class) として唯一 *Actinobacteria*

綱を含み、本綱はさらに 4 つの亜綱 (subclass)、*Acidimicrobidae* 亜綱、*Coriobacteridae* 亜綱、*Rubrobacteridae* 亜綱、*Actinobacteridae* 亜綱に分けられる⁽²⁾。前三者は、現在のところ構成する属がそれぞれ 1~8 属と比較的小さな分類群であるが、*Actinobacteridae* 亜綱は *Actinomycetales* 目と *Bifidobacteriales* 目からなり、前者は 200 あまりの属を含んでいる。*Actinobacteria* 門全体で約 220 属が知られているので、属レベルで約 90%が *Actinomycetales* 目に属していることになる。*Bifidobacteriales* 目は *Bifidobacterium* 属、*Gardnerella* 属、*Scardovia* 属などから構成されるが、これらの属は通常放線菌として扱われず、その意味で放線菌という用語を *Actinomycetales* 目と同義に用いられることが多い。これに対し、*Actinobacteria* 門全体を表す用語としては一般名詞の「アクチノバクテリア (actinobacteria)」あるいは「放線菌関連細菌」などが用いられる。

Actinomycetales 目は 16S rRNA 遺伝子の塩基配列解析で得られる系統群に相当する 11 亜目 (suborder)、約 40 科 (family) に分類され、形態的には菌糸形をとる従来の意味での放線菌から桿菌 (*Corynebacterium* 属や *Arthrobacter* 属など) や球菌 (*Micrococcus* 属や *Dermatococcus* 属など) をも含む。つまりこの時点で放線菌の定義から菌糸形成という形態学的な概念は排除された。また特徴的に DNA の GC 含量が高いものが多く (55~75%)、もう一つの主要なグラム陽性細菌の系統群である *Firmicutes* 門 (*Bacillus* 属や *Clostridium* 属などが含まれる) の 50%以下とは対照的である。このため、かつて放線菌群は「高 GC 含量グラム陽性細菌群」、*Firmicutes* 門は「低 GC 含量グラム陽性細菌群」などと呼ばれた。科以上の高次分類群は 16S rRNA 遺伝子に基づいて再構築がなされたため、形態、化学分類学的性状、あるいは生理生化学的性状などの表現形の類似性でそれぞれの高次分類群を定義することは困難であり、それゆえ科、亜目、目、亜綱、綱の記載 (description) には、それぞれの分類群を特徴づける 16S rRNA 遺伝子の塩基とその位置 (signature nucleotides) が記される。一方、属以下の分類には 16S rRNA 遺伝子のデータに加え、表現形は現在においても重要な分類指標であり、主に属レベルの分類指標としては形態と化学分類学的性状が、種レベルの指標としては培養性状 (コロニーの色調や色素産生など) や生理生化学性状 (生育至適温度や pH、炭素源の資化性など) などが用いられる⁽³⁾。また、DNA-DNA 交雑実験から得られるデータ (DNA 相同性) は、同種か異種かの判定に用いられ、また表現形による種の分類の遺伝子からの検証の意味も合わせ持つ。

以上のように、放線菌の定義ならびに分類体系の構築において、16S rRNA 遺伝子による系統分類が現時点で最も有効かつ普及した方法であることは疑いがなく、また既に膨大なデータの蓄積もあり、未知の放線菌の分類学的位置を類推する場合でもこの遺伝子の塩基配列を解析することが最も近道であろう。ただし、16S rRNA 遺伝子の進化がその生物の進化とパラレルであるという確証は残念ながらなく、16S rRNA 遺伝子だけでその生物のすべてが理解できるわけではない。他の遺伝子も系統進化を類推する分子時計として検討されてはいるが、データの蓄積とその評価にはまだまだ時間がかかると思われる。一方、生物を観察する上で形態観察は最も基本的な手法であり、その生物の理解には欠かせない情報である。また、分子による系統解析には現れない進化の情報をその形から見てとることもあり得るかもしれない。したがって、放線菌の分類では現在においても系統解析と同等に形態やその他化学分類学的性状などの表現形も重要視され、いわゆる多相分類学的な考え方が取り入れられている。

参考文献

- 1) Garrity, G.M. et al. (2006): Taxonomic outline of the bacteria and archaea, Release 7.7, Okemos, MI, Michigan State University Board of Trustees. (<http://www.taxonomicoutline.org/>).
- 2) Stackebrandt, E. et al. (1997): Proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria* classis nov. Int. J. Syst. Bacteriol. 47, 479-491.
- 3) 日本放線菌学会編 (2001): 放線菌の分類と同定, 東京, 日本学会事務センター.