

Bacteroides 属と類縁細菌群の分類の現状

坂本光央

独立行政法人理化学研究所 バイオリソースセンター 微生物材料開発室 (JCM)
〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

Recent classification of the genus *Bacteroides* and related taxa

Mitsuo Sakamoto

Microbe Division/Japan Collection of Microorganisms, RIKEN BioResource Center
2-1 Hirosawa, Wako, Saitama 351-0198, Japan

Organisms of the genus *Bacteroides* are part of the indigenous microbiota of the human and animal gastrointestinal tract, but different species in this group are commonly associated with a variety of human and animal infections. The genus *Bacteroides* is an important bacteria group in clinical bacteriology. In the past, because of poor definition of the genus, more than 50 species of *Bacteroides* have been included in this group. The taxonomy of the genus *Bacteroides* has undergone significant changes in the past few years. Recently, the application of molecular-biological techniques without cultivation revealed that there were large numbers of as-yet-to-be-cultured organisms that should be classified as species of the genus *Bacteroides* and related taxa in the human oral cavity or gastrointestinal tract. In this review, the recent classification of the genus *Bacteroides* and related taxa are discussed.

はじめに

Bacteroides 属は偏性嫌気性の非運動性、無芽胞性のグラム陰性桿菌で、phylum *Bacteroidetes* を構成する1つの菌群である。1980年代初めまでは属の定義が曖昧であったため、*Fusobacterium* 属あるいは *Leptotrichia* 属に分類できない偏性嫌気性、無芽胞性のグラム陰性桿菌のほとんどが *Bacteroides* 属に分類されていた (Holdeman *et al.*, 1984; Moore *et al.*, 1985)。その後、Shah と Collins (1989) は *Bacteroides* 属を基準種である *Bacteroides fragilis* とその類縁種 (*B. caccae*, *B. distasonis*, *B. eggerthii*, *B. merdae*, *B. ovatus*, *B. stercoris*, *B. thetaiotaomicron*, *B. uniformis* および *B. vulgatus*) (以後、狭義の *Bacteroides* 属とする) に限定すべきであるということ提案し、属の記載の修正を行った。この提案と前後して、糖非分解性、黒色色素産生性の *Bacteroides* である *B. asaccharolyticus*, *B. gingivalis* および *B. endodontalis* は *Porphyromonas* 属に (Shah &

Collins, 1988), 中程度の糖分解性で、主に口腔に生息し、胆汁感受性の *Bacteroides* である *B. melanogenicus*, *B. oralis* およびその類縁種 (*B. bivius*, *B. buccae*, *B. buccalis*, *B. corporis*, *B. denticola*, *B. disiens*, *B. heparinolyticus*, *B. intermedius*, *B. loescheii*, *B. oris*, *B. oulorum*, *B. ruminicola*, *B. veroralis* および *B. zooglyphiformans*) は *Prevotella* 属に分類された (Shah & Collins, 1990)。また、前述の2属以外にも数多くの新規分類群が提案され、*Bacteroides* 属の再分類がなされた (Collins *et al.*, 1985; Collins & Shah, 1986a, 1986b; Leadbetter *et al.*, 1979; Montgomery *et al.*, 1988; Shah & Collins, 1982a, 1982b, 1986; Stackebrandt & Hippe, 1986) (表1)。

細菌の分類に16S rRNA 遺伝子配列の比較という手法が本格的に導入されていなかった当時、上述の新属は、主に終末代謝産物、DNAのG+C mol%, 各種脱水素酵素 (グルコース6リン酸脱水素酵素; G6PDH, 6ホスホグルコン酸脱水素酵素; 6PGDH, リンゴ酸脱水素酵素; MDH およびグルタミン酸脱水素酵素; GDH) の有無、菌体脂肪酸組成およびメナ

表 1 Outline of the current taxonomic positions of *Bacteroides* species and related taxa

Species	Type strain	Cited in (2000-)	Taxonomic status and/or comment	Normal site of isolation
<i>Bacteroides</i>				
<i>Bacteroides acidifaciens</i>	JCM 10556	Miyamoto and Itoh 2000		Mouce cecum
<i>Bacteroides caccae</i>	JCM 9498			Human feces
<i>Bacteroides coprocola</i>	JCM 12979	Kitahara <i>et al.</i> 2005		Human feces
<i>Bacteroides coprosuis</i>	JCM 13475	Whitehead <i>et al.</i> 2005		Swine manure
<i>Bacteroides barnesiiae</i>	JCM 13652	Lan <i>et al.</i> 2006		Chicken cecum
<i>Bacteroides dorei</i>	JCM 13471	Bakir <i>et al.</i> 2006		Human feces
<i>Bacteroides eggertii</i>	JCM 12986			Human feces
<i>Bacteroides finnegoldii</i>	JCM 13345	Bakir <i>et al.</i> 2006		Human feces
<i>Bacteroides fragilis</i>	JCM 11019			Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides gallinarum</i>	JCM 13658	Lan <i>et al.</i> 2006		Chicken cecum
<i>Bacteroides intestinalis</i>	JCM 13265	Bakir <i>et al.</i> 2006		Human feces
<i>Bacteroides massiliensis</i>	JCM 13223	Fenner <i>et al.</i> 2005		Human feces
<i>Bacteroides nordii</i>	JCM 12987	Song <i>et al.</i> 2005	Formerly <i>Bacteroides stercoris</i> -like strains	Clinical specimens of human intestinal origin
<i>Bacteroides onatus</i>	JCM 5824			Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides plebeius</i>	JCM 12973	Kitahara <i>et al.</i> 2005		Human feces
<i>Bacteroides salanitronis</i>	JCM 13657	Lan <i>et al.</i> 2006		Chicken cecum
<i>Bacteroides salyersiae</i>	JCM 12988	Song <i>et al.</i> 2005	Formerly <i>Bacteroides uniformis</i> -like strains	Clinical specimens of human intestinal origin
<i>Bacteroides stercoris</i>	JCM 9496			Human feces
<i>Bacteroides thetaotaomicron</i>	JCM 5827			Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides uniformis</i>	JCM 5828			Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides vulgatus</i>	JCM 5826			Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides capillosus</i>	CCUG 15402 A		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Mouth and colon of humans and animals
<i>Bacteroides cellulosolvens</i>	DSM 2933		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Sewage sludge
<i>Bacteroides coagulans</i>	JCM 12528		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Intestinal and urogenital tract
<i>Bacteroides galacturonicus</i>	DSM 3978		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Human intestinal tract
<i>Bacteroides helcogenes</i>	JCM 6297		Related to <i>B. fragilis</i> group	Swine intestinal tract
<i>Bacteroides pectinophilus</i>	ATCC 43243		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Human feces
<i>Bacteroides polypragmatus</i>	NRC 2288		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Sewage sludge
<i>Bacteroides pyrogenes</i>	JCM 6294		Related to <i>B. fragilis</i> group	Swine intestinal tract
<i>Bacteroides splanchnicus</i>	CCUG 21054 A		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Human feces and clinical specimens
<i>Bacteroides suis</i>	JCM 6292		Related to <i>B. fragilis</i> group	Swine intestinal tract
<i>Bacteroides tectus</i>	JCM 10003		Related to <i>B. fragilis</i> group	Oral cavity (cats and dogs)
<i>Bacteroides ureolyticus</i>	CCUG 7319		Related to <i>Campylobacter</i>	Respiratory, intestinal, and genital tracts
<i>Bacteroides xylanolyticus</i>	DSM 3808		Suspected to be not the genus <i>Bacteroides</i>	Fermenting cow manure
<i>Barnesiella</i>				
<i>Barnesiella viscericola</i>	JCM 13660	Sakamoto <i>et al.</i> 2007 Sakamoto <i>et al.</i> 2007		Chicken cecum

Parabacteroides					
<i>Parabacteroides distasonis</i>	JCM 5825	Sakamoto and Benno 2006	Formerly <i>Bacteroides distasonis</i>	Human feces and clinical specimens	
<i>Parabacteroides goldsteinii</i>	JCM 13446	Sakamoto and Benno 2006	Formerly <i>Bacteroides goldsteinii</i> , <i>Bacteroides merdae</i> -like strains	Clinical specimens of human intestinal origin	
<i>Parabacteroides johnsonii</i>	JCM 13406	Sakamoto <i>et al.</i> 2007	Formerly <i>Parabacteroides merdae</i> -like strain	Human feces	
<i>Parabacteroides merdae</i>	JCM 9497	Sakamoto and Benno 2006	Formerly <i>Bacteroides merdae</i>	Human feces	
Porphyromonas					
<i>Porphyromonas asacharolytica</i>	JCM 6326		Formerly <i>Bacteroides asacharolyticus</i>	Periodontal pocket	
<i>Porphyromonas cangingivalis</i>	CCUG 47700			Subgingival plaque	
<i>Porphyromonas canoris</i>	JCM 11138			Subgingival plaque	
<i>Porphyromonas cansulci</i>	CCUG 47702			Subgingival plaque	
<i>Porphyromonas catoniae</i>	CCUG 41358		Formerly <i>Oribaculum catoniae</i>	Gingival crevice	
<i>Porphyromonas circumdentaria</i>	CCUG 41934			Gingival margins of mouth	
<i>Porphyromonas erevoricanis</i>	CCUG 47794			Gingival crevicular fluids	
<i>Porphyromonas endodontalis</i>	ATCC 35406		Formerly <i>Bacteroides endodontalis</i>	Dental root canals	
<i>Porphyromonas gingivalis</i>	JCM 12257		Formerly <i>Bacteroides endodontalis</i>	Gingival sulcus	
<i>Porphyromonas gingivicanis</i>	ATCC 55562		Formerly <i>Porphyromonas gingivalis</i> (catalase-positive strains)	Gingival crevicular fluids	
<i>Porphyromonas gulae</i>	CCUG 47701	Fournier <i>et al.</i> 2001	Formerly <i>Porphyromonas gingivalis</i> (catalase-positive strains)	Gingival sulcus	
<i>Porphyromonas levii</i>	CCUG 21027		Formerly <i>Bacteroides levii</i>	Bovine rumen	
<i>Porphyromonas macacae</i>	CCUG 47703		Formerly <i>Bacteroides macacae</i> , <i>Porphyromonas salinosa</i>	Periodontal pocket (cats and monkeys)	
<i>Porphyromonas somerae</i>	CCUG 51464	Summanen <i>et al.</i> 2006	Formerly <i>Porphyromonas levi</i> -like strains	Clinical specimens of human intestinal origin	
<i>Porphyromonas uenonis</i>	CCUG 48615	Finegold <i>et al.</i> 2005	Formerly <i>Porphyromonas endodontalis</i> -like strains	Human feces and clinical specimens	
Prevotella					
<i>Prevotella albensis</i>	JCM 12258		Formerly <i>Bacteroides ruminicola</i> subsp. <i>ruminicola</i> biovar 7	Rumen	
<i>Prevotella baroniae</i>	JCM 13447	Downes <i>et al.</i> 2005		Oral cavity	
<i>Prevotella bergensis</i>	JCM 13869	Downes <i>et al.</i> 2006		Human clinical specimens	
<i>Prevotella binia</i>	JCM 6331		Formerly <i>Bacteroides bivius</i>	Human clinical specimens	
<i>Prevotella brevis</i>	CIP 105473		Formerly <i>Bacteroides ruminicola</i> subsp. <i>brevis</i> biovars 1 and 2	Rumen	
<i>Prevotella bryantii</i>	CIP 105474		Formerly <i>Bacteroides ruminicola</i> subsp. <i>brevis</i> biovar 3	Rumen	
<i>Prevotella buccae</i>	JCM 12245		Formerly <i>Bacteroides buccae</i>	Oral cavity	
<i>Prevotella buccalis</i>	JCM 12246		Formerly <i>Bacteroides buccae</i>	Oral cavity	
<i>Prevotella copri</i>	JCM 13464		Formerly <i>Bacteroides buccalis</i>	Human feces	
<i>Prevotella corporis</i>	JCM 8529	Hayashi <i>et al.</i> 2007	Formerly <i>Bacteroides corporis</i>	Human clinical specimens	
<i>Prevotella dentalis</i>	JCM 13448		Formerly <i>Mitsuokella dentalis</i>	Dental root canals	
<i>Prevotella denticola</i>	JCM 13449		Formerly <i>Bacteroides denticola</i>	Oral cavity	
<i>Prevotella disiens</i>	JCM 6334		Formerly <i>Bacteroides distens</i>	Human clinical specimens	
<i>Prevotella enoea</i>	JCM 12259			Gingival crevice	
<i>Prevotella heparinolytica</i>	CCUG 27827		Formerly <i>Bacteroides heparinolyticus</i> , related to <i>B. fragilis</i> group	Oral cavity	
<i>Prevotella intermedia</i>	JCM 11150 = JCM 12248		Formerly <i>Bacteroides intermedium</i>	Oral cavity	
<i>Prevotella loeschii</i>	JCM 8530 = JCM 12249		Formerly <i>Bacteroides loeschii</i>	Oral cavity	
<i>Prevotella marshii</i>	JCM 13450	Downes <i>et al.</i> 2005		Oral cavity	
<i>Prevotella massiliensis</i>	CIP 107630	Berger <i>et al.</i>	Non valid name	Human blood	
<i>Prevotella melaninogenica</i>	JCM 6325		Formerly <i>Bacteroides melaninogenicus</i>	Oral cavity	

<i>Prevotella multiformis</i>	JCM 12541	Sakamoto <i>et al.</i> 2005	Oral cavity
<i>Prevotella multisaccharivorax</i>	JCM 12954	Sakamoto <i>et al.</i> 2005	Oral cavity
<i>Prevotella nigrescens</i>	JCM 6322 = JCM 12250	Formerly <i>Prevotella intermedia</i> (some strains)	Oral cavity
<i>Prevotella oralis</i>	JCM 12251	Formerly <i>Bacteroides oralis</i>	Oral cavity
<i>Prevotella oris</i>	JCM 8540 = JCM 12252	Formerly <i>Bacteroides oris</i>	Oral cavity
<i>Prevotella outorum</i>	CCUG 20177	Formerly <i>Bacteroides outorum</i>	Oral cavity
<i>Prevotella pallens</i>	JCM 11140	Formerly <i>P. intermedia/P. nigrescens</i> -like organism (PINLO)	Oral cavity
<i>Prevotella pleuritidis</i>	JCM 14110	Non valid name	Pleural fluid
<i>Prevotella ruminicola</i>	JCM 8958	Formerly <i>Bacteroides ruminicola</i>	Rumen
<i>Prevotella salivae</i>	JCM 12084		Oral cavity
<i>Prevotella shahii</i>	JCM 12083		Oral cavity
<i>Prevotella stercorea</i>	JCM 13469		Human feces
<i>Prevotella tannerae</i>	CCUG 34292		Gingival crevice
<i>Prevotella veroralis</i>	JCM 6290	Formerly <i>Bacteroides veroralis</i>	Oral cavity
<i>Prevotella zoogloeiformans</i>	CCUG 20495	Formerly <i>Bacteroides zoogloeiformans</i> , related to <i>B. fragilis</i> group	Gingival crevice
Tannerella			
<i>Tannerella forsythensis</i>	JCM 10827	Sakamoto <i>et al.</i> 2002	Subgingival plaque
Other new species			
<i>Alistipes putredinis</i>	CIP 104286	Formerly <i>Bacteroides putredinis</i>	Colon of humans and animals
<i>Anaerorhabdus furcosa</i>	ATCC 25662	Formerly <i>Bacteroides furcosus</i>	Colon of humans and animals
<i>Campylobacter gracilis</i>	JCM 8538	Formerly <i>Bacteroides gracilis</i>	Oral cavity
<i>Capnocytophaga ochracea</i>	CCUG 9716	Formerly <i>Bacteroides ochraceus</i>	Oral cavity
<i>Dialister pneumosintes</i>	JCM 10004	Formerly <i>Bacteroides pneumosintes</i>	Naso-pharyngeal, gingival crevice
<i>Dichelobacter nodosus</i>	CCUG 27824	Formerly <i>Bacteroides nodosus</i>	Infected hoofs of sheep and goats
<i>Fibrobacter succinogenes</i>	ATCC 19169	Formerly <i>Bacteroides succinogenes</i>	Rumen of sheep, cattle and other ruminants
<i>Megamonas hypermegale</i>	CCUG 5856	Formerly <i>Bacteroides hypermegas</i>	Intestinal tract of poultry
<i>Mitsuokella multiaida</i>	JCM 2054	Formerly <i>Bacteroides multiaidus</i>	Colon of humans and pigs
<i>Rikenella microfusis</i>	JCM 2053	Formerly <i>Bacteroides microfusis</i>	Ceca of poultry
<i>Ruminobacter amylophilus</i>	DSM 1361	Formerly <i>Bacteroides amylophilus</i>	Rumen contents of cattle
<i>Sebadella termitidis</i>	NCTC 11300	Formerly <i>Bacteroides termitidis</i>	Intestinal contents of termites
<i>Tissierella praecacuta</i>	CCUG 27825	Formerly <i>Bacteroides praecacutus</i>	Intestinal tract

表2 Differential characteristics of the genus *Bacteroides* and some related taxa

Characteristic	<i>Bacteroides</i>	<i>Barnesiella</i>	<i>Parabacteroides</i>	<i>Porphyromonas</i>	<i>Prevotella</i>	<i>Tannerella</i>
Growth in bile	+	-	+	-	-	-
NAM required	-	-	-	-	-	+ ^a
α -Fucosidase produced	V	+	-	- ^b	+	+
Catalase produced	V	-	V	V	V	V
Indole produced	V	-	-	V	V	V
Esculin hydrolyzed	V	+	+	-	V	+
Pigment produced	-	-	-	+ ^c	V	-
Metabolism	F	F	F	NF ^d	MF	NF
Major end products	A, S	A, S	A, S	A, B, IV, P, PA, S	A, S	A, B, IV, P, PA
Presence of :						
G6PDH	+	NT	+	V	-	+
6PGDH	+	NT	+	V	-	+
Proteolytic activity	-	-	-	V	V	+
Major cellular fatty acids	anteiso-C ₁₅₀	anteiso-C ₁₅₀	anteiso-C ₁₅₀	iso-C ₁₅₀ ^e	anteiso-C ₁₅₀	anteiso-C ₁₅₀
Ratio of anteiso-C ₁₅₀ to iso-C ₁₅₀	1.9-8.2	2.3-2.5	3.1-10.3	<1	1.2-11.3	22.8-95.2
Predominant menaquinones	MK-10, MK-11	MK11, MK-12	MK-9, MK-10	MK-9, MK-10	MK10, MK-11, MK-10, MK-11 MK-12, MK-13 ^f	
G+C content (mol %)	40-49	52	43-46	40-55	40-60	44-48
Principal habitat	Feces	Feces	Feces	Oral cavities	Oral cavities	Periodontal pockets

Abbreviations: NF, non-fermentative; F, fermentative; MF, moderately fermentative; A, acetic acid; B, butyric acid; IV, isovaleric acid; L, lactic acid; P, propionic acid; PA, phenylacetic acid; S, succinic acid; NT, not tested; V, variable. Symbols: +, positive; -, negative.

^a The bite wound isolates do not require *N*-acetylmuramic acid (NAM) for the growth.

^b *P. asaccharolytica* produces α -fucosidase.

^c *P. catoniae* does not produce a black pigment on blood agar.

^d Some species are weakly saccharolytic.

^e *P. catoniae* contains approximately equal amounts of iso- and anteiso-C₁₅₀ as the predominant fatty acids.

^f *P. dentalis* lacks menaquinones.

キノン組成などの違い (Shah & Collins, 1983) に基づいて創設された。特に *Porphyromonas* 属の創設は、狭義の *Bacteroides* 属との比較において、終末代謝産物 (*Porphyromonas* 属は酪酸が主)、各種脱水素酵素 (G6PDH および 6PGDH の欠如) および菌体脂肪酸組成 (iso-C₁₅₀ が主) の違いが重要なポイントとなった (Shah & Collins, 1988)。同様に *Prevotella* 属の創設は、G6PDH および 6PGDH の欠如が重要なポイントとなった (Shah & Collins, 1990)。後述する *Barnesiella* 属 (Sakamoto *et al.*, 2007b), *Parabacteroides* 属 (Sakamoto & Benno, 2006) および *Tannerella* 属 (Sakamoto *et al.*, 2002) においても、今日多用されている 16S rRNA 遺伝子配列の比較だけでなく、Shah と Collins (1983) の考え方が参考にされ、メナキノン組成や菌体脂肪酸組成などの化学分類学的性状に基づいて新属の提案がなされた。

本総説では、我々の研究を中心に *Bacteroides* 属と類縁細菌群の特徴、分類の問題点、今後の分類の動向

について概説したい。

***Bacteroides* 属**

Bacteroides 属は主にヒトなどの動物の腸管内に棲息し、腸内細菌叢を構成する主要な構成菌群である。本属には胆汁に対して抵抗性を示し (表2)、また胆汁存在下においてその生育が促進される菌種が数多く含まれている。1989年の本属の記載の修正 (Shah & Collins, 1989) により、狭義の *Bacteroides* 属から除外され、再分類が示唆された菌種のうち、*B. gracilis* は *Campylobacter gracilis* (Vandamme *et al.*, 1995) へ、*B. nodosus* は *Dichelobacter nodosus* (Dewhirst *et al.*, 1990) へ、*B. pneumosintes* は *Dialister pneumosintes* (Moore & Moore, 1994) へ、*B. putredinis* は *Alistipes putredinis* (Rautio *et al.*, 2003) へと再分類された (表1)。

B. splanchnicus は主にヒトの糞便および臨床材料から分離される。本菌種は胆汁に対して抵抗性を示

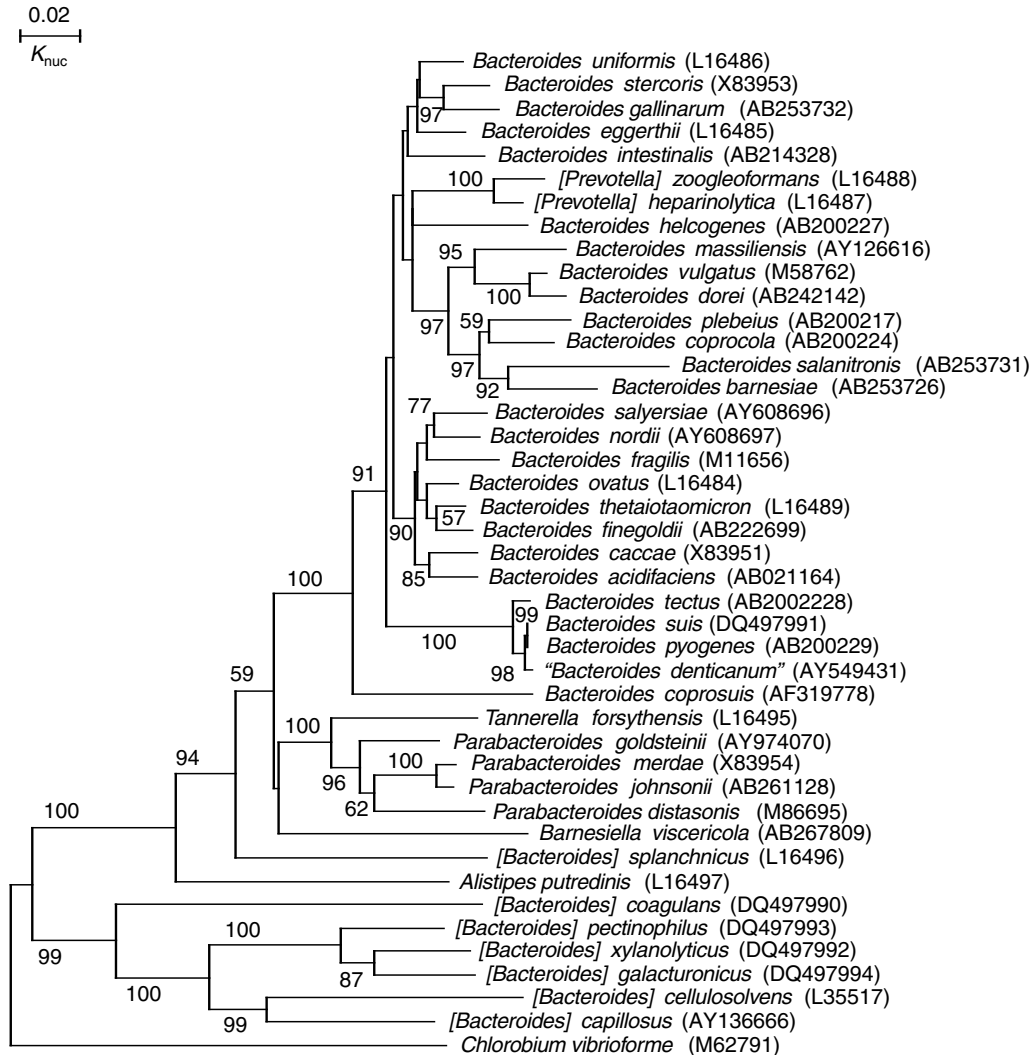


図1 Phylogenetic tree showing the relationship between the genus *Bacteroides* and some related taxa. The tree was constructed by the neighbor-joining method based on 16S rRNA gene sequences. Numbers at nodes indicate the percentage bootstrap values of 1000 replicates. Bar, 0.02 substitutions per nucleotide position. Accession numbers for 16S rRNA gene sequences are given for each species.

す点や G6PDH および 6PGDH を有する点など (Shah & Collins, 1983), 狭義の *Bacteroides* 属との共通点が多い。しかし, 終末代謝産物として多量の酪酸を産生し, また, 主要な菌体脂肪酸およびメナキノンとして iso-C_{15:0} (Miyagawa *et al.*, 1979; Shah & Collins, 1983) および MK-9 (Collins & Jones, 1981; Shah & Collins, 1983) を有している点で, 狭義の *Bacteroides* 属とは明らかに異なっている。さらに本菌種は 16S rRNA 遺伝子配列による解析から, その他の *Bacteroides* 属菌種と系統学的に離れており, *Porphyromonas* クラ

スターに近い位置にあるが, それとは独立して新しいブランチを形成し, 新属の可能性が示唆されている (Paster *et al.*, 1994) (図1)。近い将来 *Bacteroides* 属から外れ, 新属として独立するであろう (Hardham *et al.*, in press) (2005 年 1 月 28 日に Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 誌に新属・新組み合わせ “*Odoribacter splanchnicus*” として提案が受理されたが, 2006 年末現在, この提案は未だ正式に発表されていない。事務局によると基準株の証明書の問題で出版が遅れているとのことである)。

B. capillosus は主にヒトや動物の糞便から分離され、狭義の *Bacteroides* 属とは異なり、20%の胆汁存在下でその生育が阻害される。また、糖非分解性で、終末代謝産物として微量の酢酸とコハク酸を産生し、DNAのG+C mol%が狭義の *Bacteroides* 属(40-48%)と比べて60%と極めて高いのが特徴である(Cato *et al.*, 1979)。本菌種は系統学的にもその他の *Bacteroides* 属菌種とは明らかに離れており(図1)、新属への提案が待たれるところである。

B. pyrogenes, *B. suis* および *B. helcogenes* (Benno *et al.*, 1983) はブタの糞便や膿瘍から分離された菌種であり、前述の *B. capillosus* と同様に、狭義の *Bacteroides* 属とは異なり、20%の胆汁存在下でその生育が阻害される。これらの菌種は狭義の *Bacteroides* 属から除外された当時(Shah & Collins, 1989)、16S rRNA 遺伝子配列に基づく系統解析が行われておらず、分類学的位置が明確ではなかった。しかし、最近になって16S rRNA 遺伝子配列が決定され、それに基づいて系統解析が行われた結果、*B. pyrogenes*, *B. suis* および *B. helcogenes* の3菌種は明らかに *Bacteroides* クラスタに含まれることが示された(図1)。従って、今後 *Bacteroides* 属の大きな特徴である“20%の胆汁存在下での生育”という本属の記載の一部を修正しなければならないと考えられる。また、系統解析の結果、*B. pyrogenes*, *B. suis*, *B. tectus* (ネコやイヌの口腔から分離された菌種で、20%の胆汁存在下で良好に生育する)(Love *et al.*, 1986) および “*B. denticanum*” (Hardham *et al.*, in press) (イヌの口腔から分離された菌種で、2005年1月28日に Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 誌に *Bacteroides* 属の新種として提案が受理されたが、2006年末現在、この提案は未だ正式に発表されていない、事務局によると基準株の証明書の問題で出版が遅れているとのことである)はお互いに非常に近縁(16S rRNA 遺伝子配列の類似度が98%以上)で1つのクラスタを形成しており、今後詳細な検討が必要である。

B. ureolyticus は、*B. gracilis* の *Campylobacter* 属への移籍時に Vandamme ら (1995) によって分類学的検討が加えられた。本菌種はメナキノン組成やDNAのG+C mol%などの点で *Campylobacter* 属と類似しているものの、菌体脂肪酸組成や尿素を加水分解する能力などの点で *Campylobacter* 属と異なっている。また系統学的には *Campylobacter* クラスタに近縁であるものの、アウトグループによって系統樹が変化する (*B. ureolyticus* が *Campylobacter* クラス

ターの外側に位置する場合は新属として、また、内側に位置する場合は *Campylobacter* 属の1菌種として考えられる)。Vandamme らは以上のような点を考慮して、*B. ureolyticus* の *Campylobacter* 属への移籍を保留にした。今後 *B. ureolyticus* 様菌株を収集し、より多くの分類学的データを蓄積して分類学的位置を決定すべきであろう。その他の残された菌種 (*B. cellulosolvens*, *B. coagulans*, *B. galacturonicus*, *B. pectinophilus* および *B. xylanolyticus*) も未だ分類学的位置が明確ではないが、系統学的にはその他の *Bacteroides* 属菌種とは明らかに離れており(図1)、近い将来 *Bacteroides* 属から外れ、他属に移籍されるものと考えられる。*B. polypragmatus* については未だに16S rRNA 遺伝子配列が決定されていない。

近年の分子生物学的手法を用いた(培養を介さない)腸内細菌叢の解析によって、ヒトや動物には未だ多くの *Bacteroides* 属に属する未知種が存在することが示唆された(Eckburg *et al.*, 2005; Hayashi *et al.*, 2002a, 2002b; Hold *et al.*, 2002; Kibe *et al.*, 2004; Lan *et al.*, 2002; Ozutsumi *et al.*, 2005; Suau *et al.*, 1999)。またこのことを裏付けるかのように数多くの新菌種の提案がなされた(Bakir *et al.*, 2006a, 2006b, 2006c; Fenner *et al.*, 2005; Kitahara *et al.*, 2005; Lan *et al.*, 2006; Miyamoto & Itoh, 2000; Whitehead *et al.*, 2005)。*B. dorei* (JCM 13471^T), *B. finegoldii* (JCM 13345^T) および *B. intestinalis* (JCM 13265^F) (Bakir *et al.*, 2006a, 2006b, 2006c) はポリアミン欠乏培地を用いて健康成人の糞便より分離された。ポリアミンは有用な腸内細菌の代謝産物の1つとして考えられており(松本, 2005)、今後、上述のポリアミンを産生すると考えられる3菌種とポリアミンとの関連性が詳細に解析されることが期待される。

アメリカの Finegold らのグループは、これまでに生理・生化学的性質に基づいて同定されていた臨床分離株のうち、特に *B. stercoris* 様菌株、*B. uniformis* 様菌株および *B. merdae* 様菌株について、16S rRNA 遺伝子配列に基づく系統解析などを行い、それぞれを *B. nordii*, *B. salyersae* (*B. salyersae* はラテン語文法的に誤っており、新しい修正名は *B. salyersiae*) (Song *et al.*, 2004) および *B. goldsteinii* (Song *et al.*, 2005b) として提案した。また彼らは、臨床的に重要な *Bacteroides* 属菌種を同定するために、16S rRNA 遺伝子配列の解析結果に基づいた簡単な同定スキームを提案している(Song *et al.*, 2005a)。今後、生理・生化学的性質に基づいて同定された分離株について、

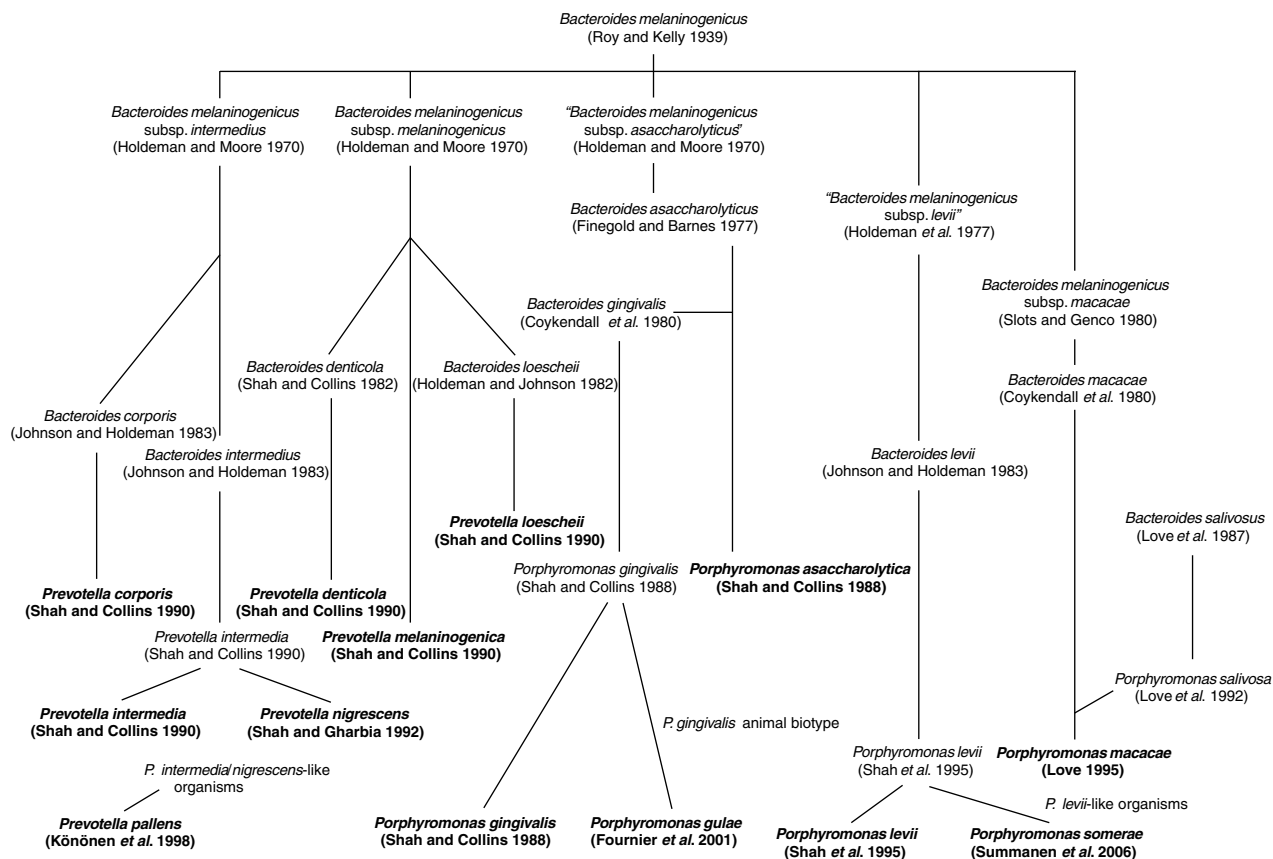


図2 Current status of isolates that previously belonged to *Bacteroides melaninogenicus*
Boldface letters indicate current species names validly published.

改めて16S rRNA 遺伝子配列に基づく系統解析などを行い、*Bacteroides* 属の分類を整理していかなければならないであろう。

Porphyromonas 属

Porphyromonas 属が提案された1988年には3菌種であったが、2006年末で*Porphyromonas* 属には15菌種が正式に承認されている。*Porphyromonas* 属には、*P. gingivalis* や *P. endodontalis* などのヒト歯周病と関連する重要な菌種も存在するが、近年本属の新菌種として提案されているのはネコやイヌなど動物由来が多い (Collins *et al.*, 1994; Hirasawa & Takada, 1994; Love *et al.*, 1992, 1994)。

B. salivus (Love *et al.*, 1987) はネコの口腔から分離された菌種で、糖非分解性、黒色素産生性 *Bacteroides* の新菌種として当初提案された。しかしその後、本菌種は20%の胆汁存在下でその生育が阻害される点や、G6PDH および 6PGDH の欠如および菌体脂肪酸組成 (iso-C_{15:0} が主) の違いを考慮して

Porphyromonas 属 (*P. salivosa*) に移籍された (Love *et al.*, 1992)。この移籍は16S rRNA 遺伝子配列に基づく系統解析によっても支持された (Paster *et al.*, 1994)。また同時にこれまでその系統学的位置が明確ではなかったサルの口腔から分離された *B. macacae* (Coykendall *et al.*, 1980) が *Porphyromonas* クラスタに入るとともに、その16S rRNA 遺伝子配列の類似度が *P. salivosa* と99.5%と非常に近縁であることが明らかとなった。Loveらは *P. salivosa* (ネコ由来) と *B. macacae* (サル由来) はDNA 相同性試験で差が認められず、両菌種を統合して命名上の優先権のある *B. macacae* にすべきであるとし、またその結果 *B. macacae* を *Porphyromonas* 属 (*P. macacae*) に移籍した (Love, 1995) (図2)。従って、現在では *P. macacae* にはネコ型とサル型の2つの生物型が存在することになる。

16S rRNA 遺伝子配列に基づく系統解析が進み、分類群が整理されると、*Porphyromonas* 属の記載もそれにともない修正された (Willems & Collins,

1995a). *Oribaculum catoniae* (Moore & Moore, 1994) はヒト口腔から分離される糖分解性の菌種で、当初“*Bacteroides* D26”と呼ばれていた。しかしその後、本菌種は20%の胆汁存在下でその生育が阻害され(表現形質では *Prevotella* 属に類似している)、また、*Prevotella* 属と異なり終末代謝産物として多量のプロピオン酸を産生し、特徴的な菌体脂肪酸組成を示すことから新属・新菌種として提案された。このような分類学的経緯がある菌種であるが、系統解析の結果 *Porphyromonas* 属に入ることが明らかとなり、*Porphyromonas* 属 (*P. catoniae*) に移籍された (Willems & Collins, 1995a)。また1989年の *Bacteroides* 属の記載の修正 (Shah & Collins, 1989) により、狭義の *Bacteroides* 属から除外され、その分類学的位置が明確ではなかった弱い糖分解性を示す色素産生性の *B. levii* (Johnson & Holdeman, 1983) も系統解析の結果、*Porphyromonas* 属 (*P. levii*) に移籍された (Shah *et al.*, 1995) (図2)。なお、*P. levii* 様菌株は現在 *P. levii* から *P. somerae* として独立している (図2)。従って、現在 *Porphyromonas* 属のほとんどの菌種は糖非分解性であるが、その一部に糖分解性の菌種が含まれることになる。また、“糖非分解性”とともに *Porphyromonas* 属の分類のポイントである“G6PDHおよび6PGDHの欠如”も現在では完全なものではない (Collins *et al.*, 1994; Love *et al.*, 1994)。 *Bacteroides* 属、*Prevotella* 属および *Porphyromonas* 属内の菌種における G6PDH および 6PGDH 活性の有無は分光光度的に詳細に調べられている (Bailey & Love, 1995)。

P. gingivalis は代表的な歯周病原性細菌である。これまで本菌種は、カタラーゼ活性 (Laliberté & Mayrand, 1983) および抗原特異性 (Parent *et al.*, 1986) の相違などから種内に2つの生物型(ヒト型および動物型)が存在すると考えられていた。しかし2001年にDNA相同性試験などの結果から *P. gingivalis* の動物型は *Porphyromonas* 属の新しい菌種、*P. gulae* として提案、承認された (Fournier *et al.*, 2001) (図2)。なお *P. gingivalis* と *P. gulae* は16S rRNA 遺伝子配列の類似度が98%で、DNAの相同性が60%以下と比較的高く、遺伝的に両菌種が非常に近縁であることが分かっている。上述の提案はITS領域による解析においても支持されている (Conrads *et al.*, 2005)。 *Porphyromonas* 属も *Bacteroides* 属と同様に遺伝子レベルでの分類の見直しが行われ、整理されつつある (Finegold *et al.*, 2004; Summanen *et al.*,

2005)。

分子生物学的手法を用いたヒト口腔細菌叢の解析によって、口腔には多くの *Porphyromonas* 属に属する未知種が存在することが明らかとなっているが (Paster *et al.*, 2001)、未だ1菌種も新菌種として提案されていないのが現状である。近い将来、*Porphyromonas* 属に属する多くの新菌種が提案されると考えられる。また、これにより本属と歯周病との関連性がより明確にされることが期待される。

Prevotella 属

Prevotella 属が提案された1990年には、本属は *Bacteroides* 属と同様に比較的多くの菌種から構成されており、16菌種であった。その後多くの菌種の提案がなされ (Berger *et al.*, 2005; Downes *et al.*, 2005, 2006; Hayashi *et al.*, 2007; Moore *et al.*, 1994; Sakamoto *et al.*, 2004, 2005a, 2005b, in press)、現在、本属には35菌種(2菌種は非承認)が含まれる。

P. intermedia は *P. gingivalis* と同様に黒色色素を産生する代表的な歯周病原性細菌である。本菌種は以前から種内多様性があることが指摘されていたが (Dahlen *et al.*, 1990; Gmur & Guggenheim, 1983)、それら菌株の分類学的位置は明確にはされていなかった。Shah と Gharbia (1992) はこれら菌群に対してDNA相同性試験を行い、*P. intermedia* 種内に遺伝子レベルで2つのグループが存在することを明らかにした。また、彼らはペプチダーゼおよびリパーゼ活性やMDH およびGDHの電気泳動パターンの点でも両グループ間に相違があることを示し、*P. intermedia* から黒色色素を産生する *Prevotella* 属の新菌種として *P. nigrescens* を独立させた (Shah & Gharbia, 1992) (図2)。この提案は様々な実験結果によって支持されている (Frandsen *et al.*, 1995)。その後、*P. intermedia* あるいは *P. nigrescens* と同定されない両菌種に類似した菌株の存在も明らかとなった (Könönen *et al.*, 1998a)。 *P. intermedia/nigrescens* 様菌株はリパーゼ活性を示さず、色素産生能が弱いのが特徴である。これらの菌株は遺伝子レベルでの詳細な検討が行われ、現在では *P. intermedia* および *P. nigrescens* とともにインドール陽性の *Prevotella* 属の新菌種、*P. palens* として承認されている (Könönen *et al.*, 1998b) (図2)。これら3菌種は系統的に近縁な関係を示すことが明らかとなっており、色素産生性、インドール陽性の *Prevotella* 属菌種を同定する場合は注意が必要である。

Mitsuokella dentalis (Haapasalo *et al.*, 1986) はヒトの歯の根管から分離された菌種で、いくつか *Bacteroides* 属と類似した特徴を示すが、DNA の G+C mol% が 56-60% と高く、またメナキノンが欠如している点で狭義の *Bacteroides* 属とは明らかに異なっている。これらの点を考慮して当初 *Mitsuokella* 属の新菌種として提案されたが、その後の 16S rRNA 遺伝子配列の解析結果に基づいて *Prevotella* 属 (*P. dentalis*) に移籍され、またそれとともない *Prevotella* 属の記載の修正が行われた (Willems & Collins, 1995b)。従って、現在 *Prevotella* 属にはその一部にメナキノンが欠如している菌種が含まれることになる。

P. intermedia と *P. nigrescens* の関係と同様に、種内多様性が長い間論議されていた代表的なルーメン細菌である *P. ruminicola* は、現在では *P. albensis*, *P. brevis*, *P. bryantii* および *P. ruminicola* の 4 菌種に細分化され (Avgustin *et al.*, 1997)、この菌種の分類は一応の決着をみた。自然界においては未だ多くの前述 4 菌種に系統学的に近縁な菌種の存在が明らかとなっており (Ramsak *et al.*, 2000)、今後新たに菌種が提案されると思われる。

P. multisaccharivorax (JCM 12954^T) (Sakamoto *et al.*, 2005b) は歯周炎患者の歯肉縁下プラークから分離された菌種であるが、本菌種の 16S rRNA 遺伝子配列は、う蝕病巣から高頻度に検出される未知種 (遺伝子情報のみ) (Nadkarni *et al.*, 2004) の 16S rRNA 遺伝子配列と 99% の類似度を示した。従って、*P. multisaccharivorax* という病巣から検出される菌種は同一菌種であると考えられる。今後、*P. multisaccharivorax* を用いて詳細な検討がされることにより、本菌種のう蝕および歯周病への関与が明らかになるであろう。歯科領域 (特に歯周病分野) ではこれまで *P. intermedia* および *P. nigrescens* を中心に研究が進められてきたが、前述のとおり、口腔由来の新菌種が数多く提案されたことにより、今後、歯周病研究は新たな局面を迎えると考えられる。

P. heparinolytica および *P. zoogloiformans* は、1990 年の *Prevotella* 属の創設にともない *Bacteroides* 属から移籍されたが、16S rRNA 遺伝子配列による解析から、その他の *Prevotella* 属菌種と系統学的に離れており、*Bacteroides* 属とクラスターを形成することが明らかとなっている (Paster *et al.*, 1994; Sakamoto *et al.*, 2002) (図 1)。なお 2000 年に開催された国際微生物命名委員会の無芽胞嫌気性グラム陰性桿菌分類小委員会において、*P. heparinolytica* および *P.*

zoogloiformans を従来の *B. heparinolyticus* および *B. zoogloiformans* とすべきであるとの報告がなされている。しかし *P. heparinolytica* および *P. zoogloiformans* は 20% の胆汁存在下でその生育が阻害されることから、両菌種を従来の *Bacteroides* 属に戻すためには *Bacteroides* 属の記載を修正しなければならない。この問題については今後検討が必要である。

Barnesiella 属

ニワトリの盲腸内細菌叢の研究の過程で、*Bacteroides* 様菌株が分離された (Lan *et al.*, 2002)。これら菌株は、16S rRNA 遺伝子配列による解析から、*Bacteroides* 属とは異なり *Porphyromonadaceae* 科内に既存の属とは独立したクラスターを形成した (図 1)。また胆汁に対して感受性を示し、他属と異なり、MK-11 および MK-12 を主要メナキノンとして有していた。さらに DNA の G+C mol% が 52% と高いのが特徴であった。我々はこれらの結果に基づいてこれら菌株を新属・新菌種 *Barnesiella viscericola* (JCM 13660^T) として命名提案した (Sakamoto *et al.*, 2007b)。近年の大規模なヒト腸内細菌叢の解析 (Eckburg *et al.*, 2005) によって得られた 16S rRNA 遺伝子配列の中で、本菌種と 96% の類似度を示す配列が多数存在し、本属に新たな菌種が存在することが示唆された。今後の検討が必要である。

Parabacteroides 属

B. distasonis および *B. merdae* は、1989 年の Shah と Collins の提案による狭義の *Bacteroides* 属に含まれるものの、16S rRNA 遺伝子配列による解析から、その他の *Bacteroides* 属菌種と系統学的に離れており、新属の可能性が示唆された (Paster *et al.*, 1994)。Song らは前述の 2 菌種と系統学的に近縁である *B. merdae* 様菌株を、生理・生化学的性状が狭義の *Bacteroides* 属に合致し、新属としての鑑別性状が見出せないとして、上述のように本菌種を *Bacteroides* 属の新菌種 *B. goldsteinii* として提案した。

我々は *B. distasonis*, *B. goldsteinii* および *B. merdae* についてその分類学的検討を行った。3 菌種は *T. forsythensis* (後述) と系統学的に近縁であるが、これら 3 菌種の菌体脂肪酸組成中で iso-C_{15:0} に対する anteiso-C_{15:0} の比率が *T. forsythensis* とは著しく異なっていた。また、*T. forsythensis* の主要なメナキロンは MK-10 および MK-11 であるのに対して、3 菌種は MK-9 および MK-10 を主要メナキノンとして

有していた。3菌種はいずれも、20%の胆汁を含む培地に良好に生育し、この点は狭義の *Bacteroides* 属と一致している。しかし、前述のとおり、その他の *Bacteroides* とは明らかに系統学的に離れており、さらに、*T. forsythensis* と同様に主要なメナキノン組成（その他の *Bacteroides* は MK-10 および MK-11）によって識別が可能であった。これは上記3菌種を既存の *Bacteroides* 属から独立させる重要な化学分類学的性状と考えられた。我々はこれらの結果に基づいて *B. distasonis*, *B. goldsteinii* および *B. merdae* を新属として独立させることが妥当であると考え、新属・新組み合わせ、*Parabacteroides distasonis* (JCM 5825^T), *P. goldsteinii* (JCM 13446^T) および *P. merdae* (JCM 9497^T) として命名提案した (Sakamoto & Benno, 2006)。また我々は、*P. merdae* 菌株の収集過程で、菌種特異的プライマーを用いた PCR 法によって *P. merdae* と同定できなかった *P. merdae* 様菌株について、その分類学的検討を行った。本菌株は 16S rRNA 遺伝子配列の類似度が *P. merdae* と 98% と非常に近縁であった。しかし、前述のように ITS 領域を標的とする PCR 法 (Liu *et al.*, 2003) によって本菌株は *P. merdae* と同定できなかった。本菌株と *P. merdae* は表現性状が類似していたが、L-アラビノースおよび L-ラムノースの糖分解性で両者の識別が可能であった。また、本菌株は *P. merdae* と異なり、*P. distasonis* と同様にカタラーゼ活性を有していた。さらに、*P. merdae* との DNA-DNA 相同性実験を行ったところ、*P. merdae* との相同性が 60% 以下であった。我々はこれらの結果に基づいて本菌株を *Parabacteroides* 属に属する新菌種であると考え、*P. johnsonii* (JCM 13406^T) として命名提案した (Sakamoto *et al.*, 2007a)。

Tannerella 属

代表的な歯周病原性細菌である *B. forsythus* (Tanner *et al.*, 1986) は、1989年の Shah と Collins の提案により狭義の *Bacteroides* 属から除外され、分類学的位置付けが不明確であった。また 16S rRNA 遺伝子配列による解析から、その他の *Bacteroides* 属菌種と系統学的に離れており、*Porphyromonas* クラスタに近い位置にあるが、それとは独立して新しいブランチを形成し、新属の可能性が示唆された (Paster *et al.*, 1994)。

我々は *B. forsythus* についてその分類学的検討を行った。*B. forsythus* は偏性嫌気性、無芽胞のグラ

ム陰性細菌であり、この点は狭義の *Bacteroides* 属と一致しているが、20%の胆汁を含む培地に生育せず、*N*-acetylmuramic acid を生育に必須に要求する点で異なっていた。また、菌体脂肪酸組成中で iso-C_{15:0} に対する anteiso-C_{15:0} の比率が狭義の *Bacteroides* 属とは著しく異なっていることが最大の特徴であった。我々はこれらの結果に基づいて *B. forsythus* を新属として独立させることが妥当であると考え、新属・新組み合わせ、*Tannerella forsythensis* (JCM 10827^T) として命名提案した (Sakamoto *et al.*, 2002)。現在、属名の変更にもない、種名を *forisynthensis* から *forisynthia* に変更すべきであるとの提案がなされている (Maiden *et al.*, 2003)。

おわりに

以上、*Bacteroides* 属と類縁細菌群の分類の現状を概説した。長い間、その分類学的位置付けが不明確であった *B. distasonis*, *B. merdae* および *B. forsythus* の再分類がなされ、分類学的混乱はおおむね解決されつつある。しかし、本総説で紹介したように *Bacteroides* 属には未だ多くの分類学的に整理し終わっていない菌群が存在している。これら残された分類群に関しては、早急に整理していかねばならないと考えられる。細菌の分類は 1980 年代頃より 16S rRNA 遺伝子配列に基づいて行われてきたが、近年になって数多くの分類群において 16S rRNA 遺伝子だけでなく、その他多くの遺伝子を使った多相解析が行われている。今後 *Bacteroides* 属と類縁細菌群においても、複数の遺伝子を使った分類が提案されていくであろう。また、遺伝子レベルでの分類とともに、*Barnesiella* 属、*Parabacteroides* 属および *Tannerella* 属の創設でも明らかなように、表現形質を含む分類学的データの蓄積がこの菌群の分類体系を再構築するために極めて重要であると考えている。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、御指導を頂きました辨野義己室長（独立行政法人理化学研究所バイオリソースセンター微生物材料開発室）に深く感謝いたします。また本研究に協力してくださいました共著者の学生・研究員の方々にこの場を借りて感謝を申し上げます。

文 献

Avgustin, G., Wallace, R.J. & Flint, H.J. (1997). Phenotypic diversity among ruminal isolates of

- Prevotella ruminicola*: proposal of *Prevotella brevis* sp. nov., *Prevotella bryantii* sp. nov., and *Prevotella albensis* sp. nov. and redefinition of *Prevotella ruminicola*. Int. J. Syst. Bacteriol. **47**: 284-288.
- Bailey, G.D. & Love, D.N. (1995). Glucose 6-phosphate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase activities and glucose utilization by species within the genera *Bacteroides*, *Prevotella*, and *Porphyromonas*. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 246-249.
- Bakir, M.A., Kitahara, M., Sakamoto, M., Matsumoto, M. & Benno, Y. (2006a). *Bacteroides intestinalis* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 151-154.
- Bakir, M.A., Kitahara, M., Sakamoto, M., Matsumoto, M. & Benno, Y. (2006b). *Bacteroides finegoldii* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 931-935.
- Bakir, M.A., Sakamoto, M., Kitahara, M., Matsumoto, M. & Benno, Y. (2006c). *Bacteroides dorei* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 1639-1643.
- Benno, Y., Watabe, J. & Mitsuoka, T. (1983). *Bacteroides pyogenes* sp. nov., *Bacteroides suis* sp. nov., and *Bacteroides helcogenes* sp. nov., new species from abscesses and feces of pigs. Syst. Appl. Microbiol. **4**: 396-407.
- Berger, P., Adékambi, T., Mallet, M.-N. & Drancourt, M. (2005). *Prevotella massiliensis* sp. nov. isolated from human blood. Res. Microbiol. **156**: 967-973.
- Cato, E.P., Holdeman, L.V. & Moore, W.E.C. (1979). Proposal of neotype strains for seven non-saccharolytic *Bacteroides* species. Int. J. Syst. Bacteriol. **29**: 427-434.
- Collins, M.D. & Jones, D. (1981). Distribution of isoprenoid quinone structural type in bacteria and their taxonomic implications. Microbiol. Rev. **45**: 316-354.
- Collins, M.D. & Shah, H.N. (1986a). Reclassification of *Bacteroides termitidis* Sebald (Holdeman and Moore) in a new genus *Sebaldella*, as *Sebaldella termitidis* comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **36**: 349-350.
- Collins, M.D. & Shah, H.N. (1986b). Reclassification of *Bacteroides praeacutus* Tissier (Holdeman and Moore) in a new genus *Tissierella*, as *Tissierella praeacuta* comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **36**: 461-463.
- Collins, M.D., Shah, H.N. & Mitsuoka, T. (1985). Reclassification of *Bacteroides microfus* (Kaneuchi and Mitsuoka) in a new genus *Rikenella*, as *Rikenella microfus* comb. nov. Syst. Appl. Microbiol. **6**: 79-81.
- Collins, M.D., Love, D.N., Karjalainen, J., Kanervo, A., Forsblom, B., Willems, A., Stubbs, S., Sarkiala, E., Bailey, G.D., Wigney, D.I. & Jousimies-Somer, H. (1994). Phylogenetic analysis of members of the genus *Porphyromonas* and description of *Porphyromonas cangingivalis* sp. nov. and *Porphyromonas cansulci* sp. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **44**: 674-679.
- Conrads, G., Citron, D.M., Tyrrell, K.L., Horz, H.-P. & Goldstein, E.J.C. (2005). 16S-23S rRNA gene internal transcribed spacer sequences for analysis of the phylogenetic relationships among species on the genus *Porphyromonas*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 607-613.
- Coykendall, A.L., Kaczmarek, F.S. & Slots, J. (1980). Genetic heterogeneity in *Bacteroides asaccharolyticus* (Holdeman and Moore 1970) Finegold and Barnes 1977 (Approved Lists, 1980) and proposal of *Bacteroides gingivalis* sp. nov. and *Bacteroides macacae* (Slots and Genco) comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **30**: 559-564.
- Dahlen, G., Wikstrom, M., Renvert, S., Gmur, R. & Guggenheim, B. (1990). Biochemical and serological characterization of *Bacteroides intermedius* strains isolated from the deep periodontal pocket. J. Clin. Microbiol. **28**: 2269-2274.
- Dewhirst, F.E., Paster, B.J., La Fontaine, S. & Rood, J.I. (1990). Transfer of *Kingella indologenes* (Snell and Lapage 1976) to the genus *Suttonella* gen. nov. as *Suttonella indologenes* comb. nov.; transfer of *Bacteroides nodosus* (Beveridge 1941) to the genus *Dichelobacter* gen. nov. as *Dichelobacter nodosus* comb. nov.; and assignment of the genera *Cardiobacterium*, *Dichelobacter*, and *Suttonella* to *Cardiobacteriaceae* fam. nov. in the gamma division of *Proteobacteria* on the basis of 16S rRNA sequence comparisons. Int. J. Syst. Bacteriol. **40**: 426-433.
- Downes, J., Sutcliffe, I., Tanner, A.C.R. & Wade, W.G. (2005). *Prevotella marshii* sp. nov. and *Prevotella*

- baroniae* sp. nov. isolated from the human oral cavity. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 1551-1555.
- Downes, J., Sutcliffe, I.C., Hofstad, T. & Wade, W.G. (2006). *Prevotella bergensis* sp. nov., isolated from human infections. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 609-612.
- Eckburg, P.B., Bik, E.M., Bernstein, C.N., Purdom, E., Dethlefsen, L., Sargent, M., Gill, S.R., Nelson, K.E. & Relman, D.A. (2005). Diversity of the human intestinal microbial flora. Science **308**: 1635-1638.
- Fenner, L., Roux, V., Mallet, M.-N. & Raoult, D. (2005). *Bacteroides massiliensis* sp. nov., isolated from blood culture of a newborn. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 1335-1337.
- Finegold, S.M., Vaisanen, M.-L., Rautio, M., Eerola, E., Summanen, P., Molitoris, D., Song, Y., Liu, C. & Jousimies-Somer, H. (2004). *Porphyromonas uenonis* sp. nov., a pathogen for humans distinct from *P. asaccharolytica* and *P. endodontalis*. J. Clin. Microbiol. **42**: 5298-5301.
- Fournier, D., Mouton, C., Lapierre, P., Kato, T., Okuda, K. & Ménard, C. (2001). *Porphyromonas gulae* sp. nov., an anaerobic, Gram-negative coccobacillus from the gingival sulcus of various animal hosts. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **51**: 1179-1189.
- Frandsen, E.V.G., Poulsen, K. & Kilian, M. (1995). Confirmation of the species *Prevotella intermedia* and *Prevotella nigrescens*. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 429-435.
- Gmur, R. & Guggenheim, B. (1983). Antigenic heterogeneity of *Bacteroides intermedius* as recognized by monoclonal antibodies. Infect. Immun. **42**: 459-470.
- Haapasalo, M., Ranta, H., Shah, H., Ranta, K., Lounatmaa, K. & Kroppenstedt, R.M. (1986). *Mitsuokella dentalis* sp. nov. from dental root canals. Int. J. Syst. Bacteriol. **36**: 566-568.
- Hardham, J.M., King, K.W., Dreier, K., Strietzel, C., Sfintescu, C. & Evans, R.T. (in press). *Bacteroides denticanum* sp. nov. isolated from the crevicular spaces of canine periodontal disease patients. Int. J. Syst. Evol. Microbiol.
- Hardham, J.M., King, K.W., Dreier, K., Wong, J., Strietzel, C., Eversole, R.R., Sfintescu, C. & Evans, R.T. (in press). Transfer of *Bacteroides splanchnicus* to *Odoribacter* gen. nov. as *Odoribacter splanchnicus* comb. nov., and description of *Odoribacter denticanis* sp. nov., isolated from the crevicular spaces of canine periodontal disease patients. Int. J. Syst. Evol. Microbiol.
- Hayashi, H., Sakamoto, M. & Benno, Y. (2002a). Phylogenetic analysis of the human gut microbiota using 16S rDNA clone libraries and strictly anaerobic culture-based methods. Microbiol. Immunol. **46**: 535-548.
- Hayashi, H., Sakamoto, M. & Benno, Y. (2002b). Fecal microbial diversity in a strict vegetarian as determined by molecular analysis and cultivation. Microbiol. Immunol. **46**: 819-831.
- Hayashi, H., Shibata, K., Sakamoto, M., Tomita, S. & Benno, Y. (2007). *Prevotella copri* sp. nov. and *Prevotella stercorea* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **57**: 941-946.
- Hirasawa, M. & Takada, K. (1994). *Porphyromonas gingivicanis* sp. nov. and *Porphyromonas crevioricanis* sp. nov., isolated from beagles. Int. J. Syst. Bacteriol. **44**: 637-640.
- Hold, G.L., Pryde, S.E., Russell, V.J., Furrie, E. & Flint, H.J. (2002). Assessment of microbial diversity in human colonic samples by 16S rDNA sequence analysis. FEMS Microbiol. Ecol. **39**: 33-39.
- Holdeman, L.V., Kelley, R.W. & Moore, W.E.C. (1984). Genus I. *Bacteroides* Castellani and Chalmers 1919, 959^{AL}, In Krieg, N.R. & Holt, J.G. (eds.), Bergey's Manual of Systematic Bacteriology vol. 1, p. 604-631, Williams and Wilkins, Baltimore.
- Johnson, J.L. & Holdeman, L.V. (1983). *Bacteroides intermedius* comb. nov. and descriptions of *Bacteroides corporis* sp. nov. and *Bacteroides levii* sp. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **33**: 15-25.
- Kibe, R., Sakamoto, M., Hayashi, H., Yokota, H. & Benno, Y. (2004). Maturation of the murine cecal microbiota as revealed by terminal restriction fragment length polymorphism and 16S rRNA gene clone libraries. FEMS Microbiol. Lett. **235**: 139-146.
- Kitahara, M., Sakamoto, M., Ike, M., Sakata, S. & Benno, Y. (2005). *Bacteroides plebeius* sp. nov. and *Bacteroides coprocola* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 2143-2147.
- Könönen, E., Mättö, J., Väisänen-Tunkelrott, M.-L.,

- Frandsen, E.V.G., Helander, I., Asikainen, S., Finegold, S.M. & Jousimies-Somer, H. (1998a). Biochemical and genetic characterization of a *Prevotella intermedia/nigrescens*-like organism. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **48**: 39-46.
- Könönen, E., Eerola, E., Frandsen, E.V.G., Jalava, J., Mättö, J., Salmenlinna, S. & Jousimies-Somer, H. (1998b). Phylogenetic characterization and proposal of a new pigmented species to the genus *Prevotella*: *Prevotella pallens* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **48**: 47-51.
- Laliberté, M. & Mayrand, D. (1983). Characterization of black-pigmented *Bacteroides* strains isolated from animals. *J. Appl. Bacteriol.* **55**: 247-252.
- Lan, P.T.N., Hayashi, H., Sakamoto, M. & Benno, Y. (2002). Phylogenetic analysis of cecal microbiota in chicken by the use of 16S rDNA clone libraries. *Microbiol. Immunol.* **46**: 371-382.
- Lan, P.T.N., Sakamoto, M., Sakata, S. & Benno, Y. (2006). *Bacteroides barnesiae* sp. nov., *Bacteroides salanitronis* sp. nov. and *Bacteroides gallinarum* sp. nov., isolated from chicken caecum. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **56**: 2853-2859.
- Leadbetter, E.R., Holt, S.C. & Socransky, S.S. (1979). *Capnocytophaga*: new genus of gram-negative gliding bacteria. *Arch. Microbiol.* **122**: 9-16.
- Liu, C., Song, Y., McTeague, M., Vu, A.W., Wexler, H. & Finegold, S.M. (2003). Rapid identification of the species of the *Bacteroides fragilis* group by multiplex PCR assays using group- and species-specific primers. *FEMS Microbiol. Lett.* **222**: 9-16.
- Love, D.N. (1995). *Porphyromonas macacae* comb. nov., a consequence of *Bacteroides macacae* being a senior synonym of *Porphyromonas salivosa*. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **45**: 90-92.
- Love, D.N., Johnson, J.L., Jones, R.F., Bailey, M. & Calverley, A. (1986). *Bacteroides tectum* sp. nov. and characteristics of other nonpigmented *Bacteroides* isolates from soft-tissue infections from cats and dogs. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **36**: 123-128.
- Love, D.N., Johnson, J.L., Jones, R.F. & Calverley, A. (1987). *Bacteroides salivosus* sp. nov., an asaccharolytic, black-pigmented species from cats. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **37**: 307-309.
- Love, D.N., Bailey, G.D., Collings, S. & Briscoe, D.A. (1992). Description of *Porphyromonas circumdentaria* sp. nov. and reassignment of *Bacteroides salivosus* (Love, Johnson, Jones, and Calverley 1987) as *Porphyromonas* (Shah and Collins 1988) *salivosa* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **42**: 434-438.
- Love, D.N., Karjalainen, J., Kanervo, A., Forsblom, B., Sarkiala, E., Bailey, G.D., Wigney, D.I. & Jousimies-Somer, H. (1994). *Porphyromonas canoris* sp. nov., an asaccharolytic, black-pigmented species from the gingival sulcus of dogs. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **44**: 204-208.
- Maiden, M.F.J., Cohee, P. & Tanner, A.C.R. (2003). Proposal to conserve the adjectival form of the specific epithet in the reclassification of *Bacteroides forsythus* Tanner *et al.* 1986 to the genus *Tannerella* Sakamoto *et al.* 2002 as *Tannerella forsythia* corr., gen. nov., comb. nov. Request for an opinion. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **53**: 2111-2112.
- 松本光晴 (2005). 腸内常在細菌の代謝産物と健康—ポリアミンを介した機能—. *日本細菌学雑誌* **60**: 459-467.
- Miyagawa, E., Azuma, R. & Suto, T (1979). Cellular fatty acid composition in gram-negative obligately anaerobic rods. *J. Gen. Appl. Microbiol.* **25**: 41-51.
- Miyamoto, Y. & Itoh, K. (2000). *Bacteroides acidificiens* sp. nov., isolated from the caecum of mice. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **50**: 145-148.
- Montgomery, L., Flesher, B. & Stahl. (1988). Transfer of *Bacteroides succinogenes* (Hungate) to *Fibrobacter* gen. nov. as *Fibrobacter succinogenes* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **38**: 430-435.
- Moore, W.E.C., Cato, E.P. & Moore, L.V.H. (1985). Index of the bacterial and yeast nomenclatural changes published in the International Journal of Systematic Bacteriology since the 1980 approved lists of bacterial names (1 January 1980 to January 1985). *Int. J. Syst. Bacteriol.* **35**: 382-407.
- Moore, L.V.H. & Moore, W.E.C. (1994). *Oribaculum catoniae* gen. nov., sp. nov.; *Catonella morbi* gen. nov., sp. nov.; *Hallella seregens* gen. nov., sp. nov.; *Johnsonella ignava* gen. nov., sp. nov.; and *Dialister pneumosintes* gen. nov., comb. nov., nom. rev., anaerobic gram-negative bacilli from the human gingival crevice. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **44**: 187-192.
- Moore, L.V.H., Johnson, J.L. & Moore, W.E.C. (1994).

- Descriptions of *Prevotella tannerae* sp. nov. and *Prevotella enoeca* sp. nov. from the human gingival crevice and emendation of the description of *Prevotella zooglyphiformans*. Int. J. Syst. Bacteriol. **44**: 599–602.
- Nadkarni, M.A., Caldon, C.E., Chhour, K.-L., Fisher, I.P., Martin, F.E., Jacques, N.A. & Hunter, N. (2004). Carious dentine provides a habitat for a complex array of novel *Prevotella*-like bacteria. J. Clin. Microbiol. **42**: 5238–5244.
- Ozutsumi, Y., Hayashi, H., Sakamoto, M., Itabashi, H. & Benno, Y. (2005). Culture-independent analysis of fecal microbiota in cattle. Biosci. Biotechnol. Biochem. **69**: 1793–1797.
- Parent, R., Mouton, C., Lamonde, L. & Bouchard, D. (1986). Human and animal serotypes of *Bacteroides gingivalis* defined by crossed immunoelectrophoresis. Infect. Immun. **51**: 909–918.
- Paster, B.J., Dewhirst, F.E., Olsen, I. & Fraser, G.J. (1994). Phylogeny of *Bacteroides*, *Prevotella*, and *Porphyromonas* spp. and related bacteria. J. Bacteriol. **176**: 725–732.
- Paster, B.J., Boches, S.K., Galvin, J.L., Ericson, R.E., Lau, C.N., Levanos, V.A., Sahasrabudhe, A. & Dewhirst, F.E. (2001). Bacterial diversity in human subgingival plaque. J. Bacteriol. **183**: 3770–3783.
- Ramsak, A., Peterka, M., Tajima, K., Martin, J.C., Wood, J., Johnston, M.E.A., Aminov, R.I., Flint, H.J. & Avgustin, G. (2000). Unravelling the genetic diversity of ruminal bacteria belong to the CFB phylum. FEMS Microbiol. Ecol. **33**: 69–79.
- Rautio, M., Eerola, E., Väisänen-Tunkelrott, M.L., Molitoris, D., Lawson, P., Collins, M.D. & Jousimies-Somer, H. (2003). Reclassification of *Bacteroides putredinis* (Weinberg *et al.* 1937) in a new genus *Alistipes* gen. nov., as *Alistipes putredinis* comb. nov., and description of *Alistipes finegoldii* sp. nov., from human sources. Syst. Appl. Microbiol. **26**: 182–188.
- Sakamoto, M. & Benno, Y. (2006). Reclassification of *Bacteroides distasonis*, *Bacteroides goldsteinii* and *Bacteroides merdae* as *Parabacteroides distasonis* gen. nov., comb. nov., *Parabacteroides goldsteinii* comb. nov. and *Parabacteroides merdae* comb. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **56**: 1599–1605.
- Sakamoto, M., Suzuki, M., Umeda, M., Ishikawa, I. & Benno, Y. (2002). Reclassification of *Bacteroides forsythus* (Tanner *et al.* 1986) as *Tannerella forsythen-sis* corrig., gen. nov., comb. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **52**: 841–849.
- Sakamoto, M., Suzuki, M., Huang, Y., Umeda, M., Ishikawa, I. & Benno, Y. (2004). *Prevotella shahii* sp. nov. and *Prevotella salivae* sp. nov., isolated from the human oral cavity. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **54**: 877–883.
- Sakamoto, M., Huang, Y., Umeda, M., Ishikawa, I. & Benno, Y. (2005a). *Prevotella multiformis* sp. nov., isolated from human subgingival plaque. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 815–819.
- Sakamoto, M., Umeda, M., Ishikawa, I. & Benno, Y. (2005b). *Prevotella multisaccharivorax* sp. nov., isolated from human subgingival plaque. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 1839–1843.
- Sakamoto, M., Kitahara, M. & Benno, Y. (2007a). *Parabacteroides johnsonii* sp. nov., isolated from human faeces. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **57**: 293–296.
- Sakamoto, M., Lan, P.T.N. & Benno, Y. (2007b). *Barnesiella viscericola* gen. nov., sp. nov., a novel bacterium in the family *Porphyromonadaceae* isolated from chicken caecum. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **57**: 342–346.
- Sakamoto, M., Ohkusu, K., Masaki, T., Kako, H., Ezaki, T. & Benno, Y. (in press). *Prevotella pleuritidis* sp. nov., isolated from pleural fluid. Int. J. Syst. Evol. Microbiol.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1982a). Reclassification of *Bacteroides hypermegas* (Harrison and Hansen) in a new genus *Megamonas*, as *Megamonas hypermegas* comb. nov. Zentralbl. Bakteriologie. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C **3**: 394–398.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1982b). Reclassification of *Bacteroides multiacidus* (Mitsuoka, Terada, Watanabe and Uchida) in a new genus *Mitsuokella*, as *Mitsuokella multiacidus* comb. nov. Zentralbl. Bakteriologie. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig. Reihe C **3**: 491–494.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1983). Genus *Bacteroides*. A chemotaxonomical perspective. J. Appl. Bacteriol. **55**: 403–416.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1986). Reclassification of *Bacteroides furcosus* Veillon and Zuber (Hauduroy,

- Ehringer, Urbain, Guillot and Magron) in a new genus *Anaerorhabdus*, as *Anaerorhabdus furcosus* comb. nov. Syst. Appl. Microbiol. **8**: 86-88.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1988). Proposal for reclassification of *Bacteroides asaccharolyticus*, *Bacteroides gingivalis*, and *Bacteroides endodontalis* in a new genus, *Porphyromonas*. Int. J. Syst. Bacteriol. **38**: 128-131.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1989). Proposal to restrict the genus *Bacteroides* (Castellani and Chalmers) to *Bacteroides fragilis* and closely related species. Int. J. Syst. Bacteriol. **39**: 85-87.
- Shah, H.N. & Collins, M.D. (1990). *Prevotella*, a new genus to include *Bacteroides melaninogenicus* and related species formerly classified in the genus *Bacteroides*. Int. J. Syst. Bacteriol. **40**: 205-208.
- Shah, H.N. & Gharbia, S.E. (1992). Biochemical and chemical studies on strains designated *Prevotella intermedia* and proposal of a new pigmented species, *Prevotella nigrescens* sp. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **42**: 542-546.
- Shah, H.N., Collins, M.D., Olsen, I., Paster, B.J. & Dewhirst, F.E. (1995). Reclassification of *Bacteroides levii* (Holdeman, Cato, and Moore) in the genus *Porphyromonas*, as *Porphyromonas levii* comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 586-588.
- Song, Y.L., Liu, C.X., McTeague, M. & Finegold, S.M. (2004). "*Bacteroides nordii*" sp. nov. and "*Bacteroides salyersae*" sp. nov. isolated from clinical specimens of human intestinal origin. J. Clin. Microbiol. **42**: 5565-5570.
- Song, Y., Liu, C., Bolanos, M., Lee, J., McTeague, M. & Finegold, S.M. (2005a). Evaluation of 16S rRNA sequencing and reevaluation of a short biochemical scheme for identification of clinical significant *Bacteroides* species. J. Clin. Microbiol. **43**: 1531-1537.
- Song, Y., Liu, C., Lee, J., Bolanos, M., Vaisanen, M.-L. & Finegold, S.M. (2005b). "*Bacteroides goldsteini* sp. nov." isolated from clinical specimens of human intestinal origin. J. Clin. Microbiol. **43**: 4522-4527.
- Stackebrandt, E. & Hippe, H. (1986). Transfer of *Bacteroides amylophilus* to a new genus *Ruminobacter* gen. nov., nom. rev. as *Ruminobacter amylophilus* comb. nov. Syst. Appl. Microbiol. **8**: 204-207.
- Suau, A., Bonnet, R., Sutren, M., Godon, J.-J., Gibson, G.R., Collins, M.D. & Doré, J. (1999). Direct analysis of genes encoding 16S rRNA from complex communities reveals many novel molecular species within the human gut. Appl. Environ. Microbiol. **65**: 4799-4807.
- Summanen, P.H., Durmaz, B., Väisänen, M.-L., Liu, C., Molitoris, D., Eerola, E., Helander, I.M. & Finegold, S.M. (2005). *Porphyromonas somerae* sp. nov., a pathogen isolated from humans and distinct from *Porphyromonas levii*. J. Clin. Microbiol. **43**: 4455-4459.
- Tanner, A.C.R., Listgarten, M.A., Ebersole, J.L. & Strzempko, M.N. (1986). *Bacteroides forsythus* sp. nov., a slow-growing, fusiform *Bacteroides* sp. from the human oral cavity. Int. J. Syst. Bacteriol. **36**: 213-221.
- Vandamme, P., Daneshvar, M.I., Dewhirst, F.E., Paster, B.J., Kersters, K., Goossens, H. & Moss, C.W. (1995). Chemotaxonomic analyses of *Bacteroides gracilis* and *Bacteroides ureolyticus* and reclassification of *B. gracilis* as *Campylobacter gracilis* comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 145-152.
- Whitehead, T.R., Cotta, M.A., Collins, M.D., Falsen, E. & Lawson, P.A. (2005). *Bacteroides coprosuis* sp. nov., isolated from swine-manure storage pits. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55**: 2515-2518.
- Willems, A. & Collins, M.D. (1995a). Reclassification of *Oribaculum catoniae* (Moore and Moore 1994) as *Porphyromonas catoniae* comb. nov. and emendation of the genus *Porphyromonas*. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 578-581.
- Willems, A. & Collins, M.D. (1995b). 16S rRNA gene similarities indicate that *Hallella* sergens (Moore and Moore) and *Mitsuokella dentalis* (Haapasalo et al.) are genealogically high related and are members of the genus *Prevotella*: emended description of the genus *Prevotella* (Shah and Collins) and description of *Prevotella dentalis* comb. nov. Int. J. Syst. Bacteriol. **45**: 832-836.

(担当編集委員：中川恭好)