

УДК 579.882.06

Фундаментальные изменения в классификации хламидий и родственных им микроорганизмов порядка *Chlamydiales*

И.А. Эйдельштейн

Институт антимикробной химиотерапии Смоленской государственной медицинской академии

Таксономия хламидий до недавнего времени была основана на анализе отдельных фенотипических, культуральных и морфологических признаков. Открытие новых микроорганизмов с характерным для хламидий циклом развития параллельно с исследованиями генома ранее известных представителей рода *Chlamydia* привело к необходимости пересмотра классификации и номенклатуры порядка *Chlamydiales*.

Новая классификация предполагает использование строгих критериев геносистематики для описания бактериальных таксономических групп различного уровня: наличие $\geq 95\%$ гомологии в нуклеотидной последовательности генов 16S и 23S рПНК для всех представителей рода, $\geq 90\%$ – семейства, $\geq 80\%$ – порядка и/или класса микроорганизмов.

В соответствии с этими критериями семейство *Chlamydiaceae*, которое ранее включало только один род *Chlamydia*, разделено на два рода: *Chlamydia* и *Chlamydophila*. Два новых вида, *Chlamydia muridarum* и *Chlamydia suis*, присоединившись к *Chlamydia trachomatis*, вошли в состав рода *Chlamydia*. Род *Chlamydophila* составляют уже известные виды *Chlamydophila psittaci* (прежнее название – *Chlamydia psittaci*), *Chlamydophila pneumoniae* (прежнее название – *Chlamydia pneumoniae*) и *Chlamydophila pecorum* (прежнее название – *Chlamydia pecorum*), а также *Chlamydophila abortus*, *Chlamydophila caviae* и *Chlamydophila felis*, которые выделены в самостоятельные виды из *Chlamydia psittaci*.

Недавно описанные “хламидиеподобные” бактерии вошли в состав трех новых семейств: *Parachlamydiaceae*, *Simkaniaceae* и *Waddliaceae* порядка *Chlamydiales*.

Ключевые слова: хламидии, классификация, таксономия.

Адрес для переписки:
214019, Смоленск, а/я 5
Эйдельштейн Инна Александровна
Факс: (0812) 55-0624.
Эл. почта: ie@cliph.keytown.com

Введение

Хламидии и родственные им микроорганизмы, входящие в порядок *Chlamydiales*, являются облигатными внутриклеточными паразитами человека и животных. Широкий спектр заболеваний и особенности течения инфекций, вызываемых этими возбудителями, обуславливают необходимость всестороннего изучения микроорганизмов данной группы.

Chlamydia trachomatis, открытая раньше других хламидий (Prowazek S., 1907), является наиболее изученным представителем порядка *Chlamydiales*. Среди инфекций, вызываемых *C. trachomatis*, следует прежде всего отметить заболевания урогенитального тракта и эндемичную трахому (хронический кератоконъюнктивит) – заболевание, широко распространенное в развивающихся странах Азии, Африки и Южной Америки.

В настоящее время *C. trachomatis* рассматривается как самый распространенный бактериальный возбудитель заболеваний, передающихся половым путем. По данным ВОЗ (1996), количество случаев инфекций, вызванных *C. trachomatis* во всем мире, ежегодно составляет около 90 млн [27].

Открытие *C. pneumoniae* [17] как возбудителя заболеваний респираторного тракта человека и его очевидной взаимосвязи со множеством различных соматических заболеваний послужило дополнительным основанием для расширения программы исследования хламидий.

Параллельно с этим накопление данных о новых “хламидиеподобных” штаммах, выделенных у животных, явилось причиной пересмотра номенклатуры и классификации порядка *Chlamydiales* с учетом современных подходов геносистематики для описания бактериальных таксонов на уровне видов, родов и семейств.

Развитие классификации

Таксономия и номенклатура хламидий длительное время были неточными и во многом противоре-

чивыми. На ранних этапах исследований нечеткость классификации возникла на уровне определения группы, к которой необходимо было отнести данный микроорганизм – вирус или бактерию. До 60-х годов считалось, что хламидии принадлежат к вирусам вследствие их небольших размеров и неспособности поддерживать рост на искусственных питательных средах.

В 1966 г. L. Page, интенсивно изучавший морфологию, цитологию, химическую структуру и метаболизм хламидий, высказал мнение, что их следует отнести к бактериям.

Первые исследователи трахомы L. Halberstädter и S. Prowazek (1907) предложили для наименования семейства термин *Chlamydozoa* (от греч. *chlamys* – мантия) для обозначения матрикса вокруг элементарных телец, наблюдаемых при окраске по Гимзе. Позже, в 1934 г., Vedson Meyer установил сходство в жизненных циклах возбудителей трахомы и пситтакоза.

Таким образом, в семействе появился новый вид, который первоначально получил название *Bedsonia* (1953), а впоследствии был переименован в *Chlamydia psittaci*. В 1945 г. Jones, Rake и Stearns, акцентируя различия между хламидиями и риккетсиями, предложили таксономически обоснованное название рода – *Chlamydia*.

Между 1957 (VII изд. Определителя микроорганизмов Bergey) и 1975 г. (VIII изд. Определителя микроорганизмов Bergey) дискуссия велась относительно числа родов в семействе *Chlamydiaceae*. В 1968 г. L. Page предложил различать два вида в одном роде, а именно *C. trachomatis* и *C. psittaci*. Согласно фенотипическим признакам, положенным в основу классификационного деления, штаммы *Chlamydia trachomatis* различались по способности

накапливать гликоген, который хорошо виден во включениях при окрашивании йодом, а также по чувствительности к сульфадиазину.

Таким образом, до середины 80-х годов все бактерии с химическими характеристиками, морфологией и циклом развития, типичными для хламидий, относились либо к *C. trachomatis*, либо к *C. psittaci*. В то же время отдельные штаммы хламидий, выделенные еще до 1980 г., нельзя было отнести к этим двум видам на основании используемых классификационных признаков [7, 8, 12].

Несколько позже, благодаря развитию ДНК-систематики, появилась возможность использования новых подходов, в частности технологии ДНК-ДНК гибридизации, для анализа вновь выделенных хламидий и штаммов, помещенных в коллекцию АТСС (Американская коллекция типовых культур) до 1971 г. Данные, полученные в результате этих исследований, параллельно с результатами серологических и микроморфологических наблюдений позволили идентифицировать новые виды – *Chlamydia pneumoniae* и *Chlamydia pecorum* (см. таблицу) [6, 14, 16].

В последнее время данные, полученные при изучении генома хламидий с помощью методов рестрикции и молекулярной гибридизации, были существенно дополнены результатами филогенетического анализа первичной структуры генов 16S и 23S рРНК различных представителей порядка *Chlamydiales* [10, 11]. Данные геносистематики послужили основой для изменения номенклатуры и таксономии хламидий и родственных им микроорганизмов, описанных сравнительно недавно.

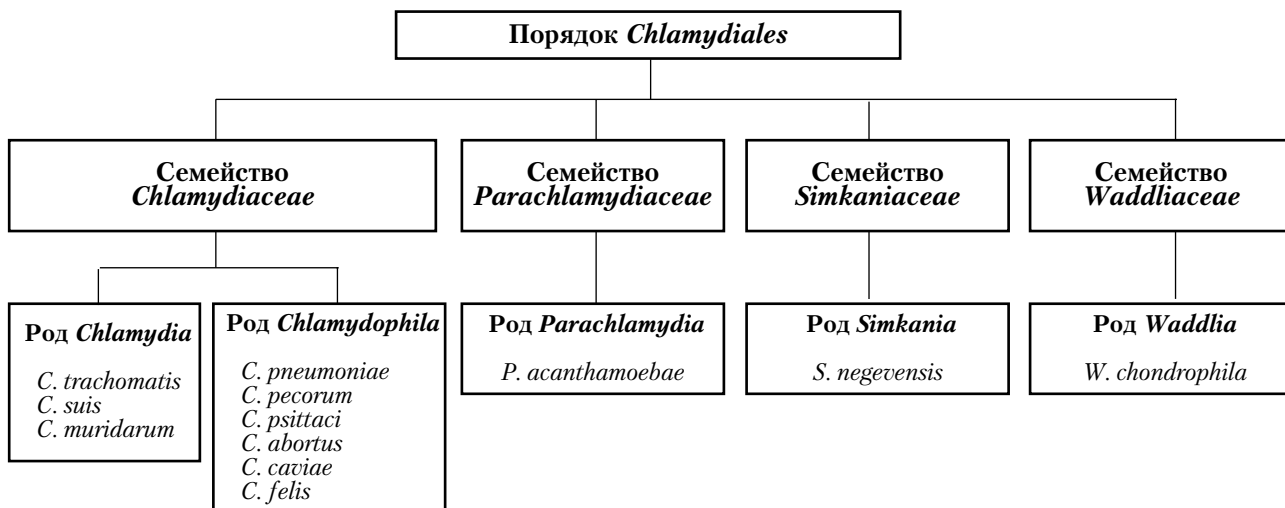
На основании выраженной гомологии рРНК генов ранее неклассифицированные микроорганизмы, характеризующиеся сходным с хламидиями

Таблица 1. Соответствие старых и новых видовых названий для некоторых представителей семейства *Chlamydiaceae*

Старое название вида	Новое название вида
<i>Chlamydia trachomatis</i> (биовар трахома)	БИ*
<i>Chlamydia trachomatis</i> (биовар LGV)	БИ*
<i>Chlamydia trachomatis</i> (биовар MoPn)	<i>Chlamydia muridarum</i>
<i>Chlamydia psittaci</i>	<i>Chlamydophila psittaci</i>
<i>Chlamydia psittaci</i>	<i>Chlamydophila abortus**</i>
	<i>Chlamydophila caviae**</i>
	<i>Chlamydophila felis**</i>
<i>Chlamydia pneumoniae</i> (биовар TWAR)	<i>Chlamydophila pneumoniae</i> (биовар TWAR)
<i>Chlamydia pneumoniae</i> (биовар Koala)	<i>Chlamydophila pneumoniae</i> (биовар Koala)
<i>Chlamydia pneumoniae</i> (биовар Equine)	<i>Chlamydophila pneumoniae</i> (биовар Equine)
<i>Chlamydia pecorum</i>	<i>Chlamydophila pecorum</i>

* БИ – без изменений.

** Микроорганизмы, выделенные в отдельные виды из *Chlamydia psittaci*.



Новая таксономия *Chlamydiales*

циклом развития, были выделены в три дополнительных семейства: *Parachlamydiaceae*, *Simkaniaceae* и *Waddliaceae* в составе порядка *Chlamydiales* [12].

Филогенетический анализ рибосомных генов позволил также выделить 9 отдельных групп на уровне видов в семействе *Chlamydiaceae*. Наличие 9 видов в семействе подтверждается данными о различии их культуральных, биохимических и антигенных свойств, способностью вызывать специфические заболевания у строго определенного для каждого вида круга хозяев, а также данными гибридизации и рестрикционного анализа генома [11].

Измененное описание порядка *Chlamydiales*

Согласно новому определению, предложенному К.Д.Е. Everett (1999), “порядок *Chlamydiales* включает облигатных внутриклеточных бактерий, которые имеют сходный с хламидийным цикл развития, характеризуются наличием грамположительных или грамотрицательных инфекционных элементарных телец (ЭТ) и обладают >80% уровнем гомологии по последовательности 16S и 23S рРНК генов” [12].

В настоящее время порядок *Chlamydiales* включает семейство *Chlamydiaceae*, а также представленные единичными видами семейства *Simkaniaceae*, *Parachlamydiaceae* и *Waddliaceae* (см. рисунок). Включение новых микроорганизмов в порядок *Chlamydiales* соответствует критериям, установленным, для определения бактериального класса на основании более 80% идентичности в генах 16S рРНК. Однако, поскольку новые группы в настоящее время включают небольшое количество видов, решение относительно того, должны ли *Chla-*

mydiales становиться классом или оставаться порядком, по мнению К. Everett, “может быть отложено до получения большей информации о новых группах хламидий” [12].

Все представители порядка *Chlamydiales* характеризуются двухфазным циклом развития, состоящим из чередования функционально и морфологически различных форм – ЭТ и ретикулярных телец (РТ).

ЭТ представляют собой метаболически неактивные круглые клетки диаметром 0,2–0,6 мкм, имеющие внутреннюю и наружную мембраны и переменное периплазматическое пространство. Цикл размножения хламидий инициируется при поглощении ЭТ эукариотической клеткой вследствие эндоцитоза. На этой стадии ЭТ постоянно находятся внутри цитоплазматических включений, где увеличиваются до 0,6–1,5 мкм, превращаясь в РТ и претерпевают многократное деление.

Включения представляют собой уникальные вакуоли, которые не подвергаются окислению и не сливаются с лизосомами. Через некоторое время РТ уплотняются в ЭТ, которые выходят из хозяйской клетки путем экзоцитоза или разрыва клеточной мембраны. Инфекционный цикл, таким образом, не требует наличия промежуточного хозяина. Многие виды порядка *Chlamydiales* способны к латентному существованию или персистенции в организме хозяина.

Семейство *Chlamydiaceae*

Семейство *Chlamydiaceae*, которое ранее включало только один род *Chlamydia*, согласно новой классификации разделено на два рода: *Chlamydia* и *Chlamydophila*.

Различия в первичной структуре генов 16S и 23S рРНК составляют менее 10% между всеми известными штаммами семейства *Chlamydiaceae*. Все виды, входящие в семейство, обладают сходной структурой липополисахаридного (ЛПС) антигена и распознаются моноклональными антителами к специфическому трисахаридному фрагменту α Kdo-(2→8)- α Kdo-(2→4)- α Kdo ЛПС [21].

Основные белковые антигены, представленные на поверхности ЭТ, включая 40 кДа главный белок наружной мембраны (МОМР) и 60 кДа цистеин-насыщенный белок, проявляют значительное структурное сходство у различных видов семейства *Chlamydiaceae*. Для всех представителей семейства также характерно отсутствие или наличие незначительного количества мурамовой кислоты – основного компонента пептидогликана [12].

Род *Chlamydia*

Род *Chlamydia* до недавнего времени включал все известные виды хламидий. В соответствии с измененной классификацией виды *Chlamydia pneumoniae*, *Chlamydia psittaci* и *Chlamydia pecorum* выделены в отдельный род *Chlamydophila*. Типовым представителем рода *Chlamydia* по-прежнему является *C. trachomatis*.

Два новых вида *C. muridarum* и *C. suis*, вошедших в род *Chlamydia*, проявляют большее генетическое (97% гомологии по последовательности 16S и 23S рРНК генов) и фенотипическое сходства с *C. trachomatis* по сравнению с другими представителями семейства *Chlamydiaceae*.

Большинство штаммов рода *Chlamydia* обладают сходными по структуре экстрахромосомными элементами. Важнейшей фенотипической особенностью представителей этого рода является способность накапливать гликоген во включениях [16]. Разные штаммы рода *Chlamydia* могут образовывать различные по морфологии включения и отличаются по уровню резистентности к сульфадиазину.

Согласно новой классификации, *Chlamydia trachomatis* является исключительно паразитом человека. Различные штаммы *C. trachomatis* способны вызывать трахому, урогенитальные заболевания, некоторые формы артрита, конъюнктивит и пневмонию у новорожденных. 18 сероваров *C. trachomatis* объединены в два биовара: трахома (серовары А – К, Ва, Да и Ia) и лимфогранулема венерум (LGW серовары L1, L2, L2a и L3) [3, 22].

Chlamydia muridarum (от лат. сем. *Muridae*), ранее рассматриваемый как третий биовар *C. trachomatis* (*MoPn mouse pneumonitis*), является возбудителем заболеваний грызунов семейства *Muridae*.

Два штамма этого рода выделены у мышей и хомяков [14, 23, 28].

Chlamydia suis (от лат. род. *Sus*) впервые была выделена у свиньи (*Sus scrofa*) [26, 29, 30]. Различные штаммы *C. suis* вызывают конъюнктивит, энтерит и пневмонию у животных и характеризуются повышенной резистентностью к сульфадиазину и тетрациклину.

Род *Chlamydophila*

Род *Chlamydophila* составляют уже известные виды *C. psittaci*, *C. pneumoniae* и *C. pecorum*, а также *Chlamydophila abortus*, *Chlamydophila caviae* и *Chlamydophila felis*, которые выделены в самостоятельные виды из *C. psittaci*.

Выделение названных видов в отдельный род обусловлено значительными генетическими и фенотипическими различиями между родами *Chlamydophila* и *Chlamydia*. В то же время все представители рода *Chlamydophila* проявляют эволюционное родство по структуре различных генов, включая гены рибосомного оперона и белков наружной мембраны (*omp1*, *omp2*). Характерной особенностью представителей рода является их неспособность продуцировать гликоген. Типовым представителем рода является *Chlamydophila psittaci*.

Chlamydophila pecorum (прежнее название – *Chlamydia pecorum*) является исключительно возбудителем заболеваний животных. Несколько штаммов *C. pecorum* выделены у сумчатых (коала), жвачных млекопитающих и свиньи. У коал этот возбудитель вызывает бесплодие, заболевания мочевыводящей и репродуктивной систем.

Chlamydophila pneumoniae (прежнее название – *Chlamydia pneumoniae*) рассматривается в основном как респираторный возбудитель. Этот вид имеет три биовара: TWAR, название которого произошло от слияния двух первых букв в обозначении штаммов, выделенных у людей, – TW-183 и AR-39 [17], коала (Koala) и конский (Equine), названия которых связаны с источником выделения штаммов.

Все штаммы *C. pneumoniae*, паразитирующие у животных и человека, имеют сходные генетические и антигенные характеристики, что позволяет рассматривать их как представителей одного вида. Штаммы TWAR в основном являются возбудителями заболеваний респираторного тракта у человека, вызывая преимущественно острые и хронические бронхиты и пневмонии.

В последнее время накапливается все больше данных, свидетельствующих о возможной взаимосвязи *Chlamydophila pneumoniae* с развитием атеросклероза и бронхиальной астмы [2, 5, 9].

Chlamydophila psittaci (прежнее название – *Chlamydia psittaci*). Согласно описанию J.W. Moulder (1984), вид *Chlamydia psittaci* включал 4 группы возбудителей, которые существенно отличались как генетически, так и фенотипически, вызывая различные заболевания у человека и животных. В новой классификации *Chlamydophila psittaci* включает штаммы, для которых основными хозяевами являются птицы. Все эти штаммы могут передаваться человеку, вызывая пситтакоз [27]. *C. psittaci* включает 8 сероваров, многие из которых могут паразитировать у нескольких видов птиц.

Chlamydophila abortus названа по основному симптому, вызываемому этим возбудителем. Этот вид распространен среди жвачных животных и в основном колонизирует плаценту. Спорадические аборт, которые были вызваны *C. abortus*, наблюдались у женщин, работавших с овцами [18, 19].

Chlamydophila felis (от лат. род. *Felis*) вызывает риниты и конъюнктивиты у домашних кошек (*Felis catus*). В ряде случаев у людей отмечались зоонозные инфекции *C. felis*, проявлявшиеся в виде конъюнктивита [25].

Chlamydophila caviae (от лат. род. *Cavia*) впервые выделена из конъюнктивы гвинейской свиньи (*Cavia cobaya*) и впоследствии описана у нескольких животных данного вида [31].

В лабораторных условиях было показано, что *C. caviae* способна вызывать инфекции половых органов, сходных по проявлениям с аналогичными заболеваниями у человека. *C. caviae*, вероятно, является эндемичным возбудителем для *Cavia cobaya*, преимущественно колонизирует слизистый эпителий и не является инвазивной для других млекопитающих.

Семейство *Parachlamydiaceae*

Семейство *Parachlamydiaceae* включает микроорганизмы с вариабельной окраской по Граму, которые являются паразитами амёб, не распознаются моноклональными антителами, специфическими для антигенного комплекса ЛПС семейства *Chlamydiaceae*, и могут быть выращены в культуре клеток Vero [1, 4]. Различия в нуклеотидной последовательности рибосомных генов *Parachlamydiaceae* и *Chlamydiaceae* в целом составляют 10–20%.

В состав семейства входит один род, единственным представителем которого является *Parachlamydia acanthamoebae*, паразитирующая в простейших рода *Acanthamoebae*. Трофозоиты *Acanthamoebae*, несущие штамм *P. acanthamoebae*, были выделены у людей во время вспышки лихорадки в Вермонте (США), а также в Германии у женщины без клинических симптомов [4].

Семейство *Simkaniaceae*

В настоящее время семейство *Simkaniaceae* включает один род *Simkania*, представленный единственным видом и штаммом – *Simkania negevensis* Z^T. Родовое название *Simkania negevensis* связано с именем автора (Simona Kahane), впервые описавшей данный штамм как “микроорганизм Z” [20]. Видовое название дано произвольно по названию пустыни Negev на юге Израиля.

Штамм Z^T был открыт как контаминирующий микроорганизм клеточной культуры. Естественный хозяин *Simkania* до сих пор не известен. Однако серологические исследования и данные ПЦР-анализа показывают, что этот микроорганизм может быть широко распространен у людей. Для *Simkania* характерен длительный (до 14 дней) по сравнению с другими хламидиями цикл развития в культуре клеток Vero. Штамм Z^T не распознается моноклональными антителами, специфическими для антигенного комплекса ЛПС семейства *Chlamydiaceae*.

Семейство *Waddliaceae*

Единственным представителем семейства *Waddliaceae* является вид *Waddlia chondrophila* (штамм WSU 86-1044^T), описанный и классифицированный позже других *Chlamydiales* [24]. Штамм WSU 86-1044^T был выделен из абортивного плодного материала коровы. Нуклеотидная последовательность 16S рДНК штамма WSU 86-1044^T проявляет 84,7–85,3% гомологии с соответствующими последовательностями генов различных хламидийных штаммов, что в соответствии с современными критериями геносистематики позволяет отнести этот штамм к отдельному роду (*Waddlia*) и семейству (*Waddliaceae*) в составе порядка *Chlamydiales*.

Заключение

Усложнение современной классификации хламидий, вероятно, является неизбежным следствием накопления знаний о новых представителях этой группы микроорганизмов, а также совершенствования методов диагностики и исследования различных бактериальных возбудителей в целом.

Следует однако отметить, что мнение о необходимости реклассификации семейства *Chlamydiaceae* и выделения отдельного рода *Chlamydophila* в его составе первоначально не находило однозначного одобрения у хламидиологов. По мнению R.S. Stephens, “введение новой таксономии и номенклатуры для хламидий вызывает беспокойство с точки зрения здравоохранения. Название *Chlamydiae* не послужило должным образом делу образования, необходимого для эффективного кон-

троля за распространением хламидийной инфекции, поскольку само по себе является трудным для восприятия. Тем не менее, замена этого названия на какое-либо другое может оказать нежелательное воздействие на общественное осознание ввиду утраты уже укоренившейся значимости понятия *Chlamydiae*" [27]. Однако, по мнению К. Everett,

новая классификация "обеспечивает последовательный подход для определения известных видов хламидий и одновременно является логической основой для описания новых таксонов с использованием критериев, установленных для других важнейших филогенетических групп бактерий" [12].

Литература

1. Amann R. et al. Obligate intracellular bacterial parasites of acanthamoebae related to *Chlamydia* spp. // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1997. – Vol. 63. – P. 115–121.
2. Balin B.J. et al. Identification and localization of *Chlamydiae pneumoniae* in the Alzheimer's brain // *Med. Microbiol. Immunol.* – 1998. – Vol. 187. – P. 23–42.
3. Batteiger B.E. et al. The major outer membrane protein of a single *Chlamydia trachomatis* serovar can possess more than one serovar-specific epitope // *Infect. Immun.* – 1996. – Vol. 64. – P. 542–547.
4. Birtles R.J. et al. *Chlamydia*-like obligate parasite of free-living amoebae // *Lancet.* – 1997. – Vol. 349. – P. 925–926.
5. Braun J. et al. Nested polymerase chain reaction strategy simultaneously targeting DNA sequences of multiple bacterial species in inflammatory joint diseases. Screening of synovial fluid samples of patients with spondyloarthropathies and other arthritides // *J. Rheumatol.* – 1997. – Vol. 24. – P. 1092–1100.
6. Cox R.L. et al. Deoxyribonucleic acid relatedness of *Chlamydia* sp. strain TWAR to *Chlamydia trachomatis* and *Chlamydia psittaci* // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1988. – Vol. 38. – P. 265–268.
7. Darougar S. et al. Prevalence of antichlamydial antibody in London blood donors // *Brit. J. Vener. Dis.* – 1980. – Vol. 56. – P. 404–407.
8. Dwyer R.St.C. et al. Chlamydial infection. Results of micro-immunofluorescence tests for the detection of type-specific antibody in certain chlamydial infections // *Brit. J. Vener. Dis.* – 1972. – Vol. 48. – P. 452–459.
9. Ellis R.W. Infection and coronary heart disease // *J. Med. Microbiol.* – 1997. – Vol. 46. – P. 535–539.
10. Everett K.D.E. et al. Rapid detection of the *Chlamydiae* and other families in the order *Chlamydiales*: three PCR tests // *J. Clin. Microbiol.* – 1999. – Vol. 37. – P. 575–580.
11. Everett K.D.E. et al. The ribosomal intergenic spacer and domain I of the 23S rRNA gene are phylogenetic markers for *Chlamydia* spp. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1997. – Vol. 47. – P. 461–473.
12. Everett K.D.E. et al. Emended description of the order *Chlamydiales*, proposal of *Parachlamydiaceae* fam. nov. and *Simkaniaceae* fam. nov., each containing one monotypic genus, revised taxonomy of the family *Chlamydiaceae*, including a new genus and five new species, and standards for the identification of organisms // *Inter. J. Syst. Bacteriol.* – 1999. – Vol. 49. – P. 415–440.
13. Forsey T. et al. Acute conjunctivitis caused by an atypical chlamydial strain: *Chlamydia* IOL 207 // *Brit. J. Ophthalmol.* – 1984. – Vol. 68. – P. 409–411.
14. Fox J.G. et al. Antigenic specificity and morphologic characteristics of *Chlamydia trachomatis*, strain SFPD, isolated from hamsters with proliferative ileitis // *Lab. Anim. Sci.* – 1993. – Vol. 43. – P. 405–410.
15. Fukushi H. et al. Genetic diversity of avian and mammalian *Chlamydia psittaci* strains and relation to host origin // *J. Bacteriol.* – 1989. – Vol. 171. – P. 2850–2855.
16. Garrett A.J. Some properties of the polysaccharide from cell cultures infected with TRIG agent (*Chlamydia trachomatis*) // *J. Gen. Microbiol.* – 1975. – Vol. 90. – P. 133–139.
17. Grayston J.T. et al. *Chlamydia pneumoniae* sp. nov. for *Chlamydia* sp. strain TWAR // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1989. – Vol. 39. – P. 88–90.
18. Herring A.J. et al. Restriction endonuclease analysis of DNA from two isolates of *Chlamydia psittaci* obtained from human abortions // *Brit. Med. J.* – 1987. – Vol. 295. – P. 1239.
19. Jorgensen D.M. Gestational psittacosis in a Montana sheep rancher // *Emerg. Infect. Dis.* – 1997. – Vol. 3. – P. 191–194.
20. Kahane S. et al. Description and partial characterization of a new chlamydia-like microorganism // *FEMS Microbiol. Lett.* – 1993. – Vol. 109. – P. 329–334.
21. Löbau S. et al. Molecular cloning, sequence analysis, and functional characterization of the lipopolysaccharide biosynthetic gene *kdtA* encoding 3-deoxy- α -D-manno-octulosonic acid transferase of *Chlamydia pneumoniae* strain TW-183 // *Mol. Microbiol.* – 1995. – Vol. 18. – P. 391–399.
22. Moulder J.W. et al. Genus *Chlamydia* // *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology.* – 1984. – Vol. 1. – P. 729–739.
23. Nigg C. Unidentified virus which produces pneumonia and systemic infection in mice // *Science.* – 1942. – Vol. 95. – P. 49–50.
24. Rurangirwa F.R. et al. Analysis of the 16S rRNA gene of micro-organism WSU 86-1044 from an aborted bovine foetus reveals that it is a member of the order *Chlamydiales*: proposal of *Waddliaceae* fam. nov., *Waddlia chondrophila* gen. nov., sp. nov // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1999. – Vol. 49. – P. 577–581.
25. Schachter J. et al. Human infection with the agent of feline pneumonitis // *Lancet.* – 1969. – Vol. 1. – P. 1063–1065.
26. Schiller I. et al. Polymerase chain reaction (PCR) detec-

- tion of porcine *Chlamydia trachomatis* and ruminant *Chlamydia psittaci* serovar 1 DNA in formalin-fixed intestinal specimens from swine // *J. Vet. Med. Ser. B.* – 1997. – Vol. 44. – P. 185–191.
27. Stephens R.S. *Chlamydia. Intracellular Biology, Pathogenesis, and Immunity.* – Washington: ASM Press, 1999. – P. 143–146.
28. Stills H.F. et al. A “new” *Chlamydia* sp. strain SFPD isolated from transmissible proliferative ileitis in hamsters // *Microbiol. Ecol. Health. Dis.* – 1991. – Vol. 4. – P. S 99.
29. Szeredi L. et al. Intestinal *Chlamydia* in finishing pigs // *Vet. Pathol.* – 1996. – Vol. 33. – P. 369–374.
30. Zahn I., Szeredi L. et al. Immunohistochemical determination of *Chlamydia psittaci/pecorum* and *C. trachomatis* in the piglet gut // *J. Vet. Med. Ser. B.* – 1995. – Vol. 42. – P. 266–276.
31. Zhao Q. et al. Lack of allelic polymorphism for the major outer membrane protein gene of the agent of guinea pig inclusion conjunctivitis (*Chlamydia psittaci*) // *Infect. Immun.* – 1993. – Vol. 61. – P. 3078–3080.