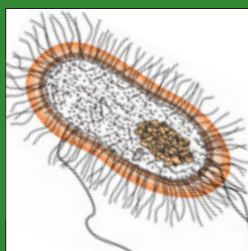


ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



У. ЛЕВИНСОН

МЕДИЦИНСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ И ИММУНОЛОГИЯ



Лаборатория
ЗНАНИЙ

УДК 579
ББК 52.64
Л36

Серия основана в 2006 г.

Переводчики:

канд. биол. наук К. А. Луста (Части V–IX)

канд. мед. наук А. А. Митрохин (Части I–IV и X–XIII)

Левинсон У.

Л36 Медицинская микробиология и иммунология / У. Левинсон ; пер. с англ. под ред. д-ра мед. наук, проф. В. Б. Белобородова. — 2-е изд., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 1184 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-00101-711-0

В учебном издании представлены как теоретические основы, так и практические вопросы бактериологии, вирусологии, микологии, паразитологии и иммунологии. Книга призвана обеспечить читателя краткой современной информацией. Сделан упор на клиническое применение базовых знаний по микробиологии и иммунологии при лечении инфекционных болезней. Наиболее важные аспекты микробиологии охвачены в более чем 600 практических вопросах, общих или касающихся клинических ситуаций, которые для диагностики требуют знания научных основ. Представлено множество микрофотографий микроорганизмов и описаны основные лабораторные тесты, а также современные антимикробные препараты и вакцины.

Для студентов медицинских и биологических специальностей.

УДК 579

ББК 52.64

Деривативное издание на основе печатного аналога: Медицинская микробиология и иммунология / У. Левинсон ; пер. с англ. под ред. д-ра мед. наук, проф. В. Б. Белобородова. — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2015. — 1181 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник). — ISBN 978-5-9963-1154-5.

В книге приводятся четкие показания к применению, противопоказания и дозировки препаратов. Однако читателю настоятельно рекомендуется сверять указанную информацию с данными производителей этих препаратов

В соответствии со ст. 1299 и 1301 ГК РФ при устранении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации

Copyright © 2010 by The McGraw-Hill
Companies, Inc.
All rights reserved.

ISBN 978-5-00101-711-0

© Лаборатория знаний, 2015

Содержание

Предисловие	23
Благодарность	25
Как пользоваться этой книгой	25
ЧАСТЬ I. ОСНОВЫ БАКТЕРИОЛОГИИ	26
1. Сравнение бактерий с другими микроорганизмами	26
Возбудители инфекционных заболеваний	26
Характеристика	26
Эукариоты и прокариоты	27
Терминология	28
Практические вопросы	29
2. Строение бактериальной клетки	30
Форма и размер	30
Строение	31
Практические вопросы	47
3. Рост	48
Цикл роста	48
Аэробный и анаэробный рост	49
Ферментация сахаров	50
Метаболизм железа	50
Практические вопросы	51
4. Генетика	52
Мутации	52
Перенос ДНК внутри бактериальной клетки	54
Перемещение ДНК между бактериальными клетками	55
1. Конъюгация	55
2. Трансдукция	57
3. Трансформация	58
Рекомбинация	59
Практические вопросы	60
5. Классификация бактерий, имеющих клиническое значение	61
Практические вопросы	63
6. Нормальная микрофлора	64
Нормальная микрофлора кожи	66
Нормальная микрофлора дыхательных путей	67
Нормальная микрофлора кишечника	67
Нормальная микрофлора мочеполовой системы	68
Практические вопросы	70

7. Патогенез	71
Почему люди подвержены инфекционным заболеваниям?	72
Типы бактериальных инфекций	72
Стадии бактериального патогенеза	74
Определяющие факторы патогенеза бактериальных инфекций	74
1. Передача.	74
2. Прикрепление к поверхности клетки.	80
3. Инвазия, воспаление и внутриклеточное выживание	81
4. Выработка токсинов.	84
5. Иммунопатогенез	98
Бактериальные инфекции, связанные с раком	98
Различные штаммы бактерий могут вызывать различные заболевания	99
Типичные стадии инфекционных заболеваний	101
Действительно ли обнаруженный у пациента микроорганизм вызвал данное заболевание?	101
Практические вопросы	105
8. Иммунная защита	106
Врожденный (неспецифический) иммунитет	107
Приобретенный (специфический) иммунитет.	114
Недостаточность иммунной системы предрасполагает к инфекциям	116
Практические вопросы	119
9. Лабораторная диагностика	120
Бактериологические методы	122
Иммунологические методы	127
Методы определения нуклеиновых кислот.	130
Практические вопросы	132
10. Антимикробные препараты: механизм действия	133
Бактерицидное и бактериостатическое действие	133
Механизмы действия	135
Подавление синтеза клеточной стенки	135
1. Подавление синтеза клеточной стенки бактерии	135
2. Подавление синтеза клеточной стенки грибов	141
Подавление синтеза белков	141
1. Препараты, действующие на субъединицу 30S	143
2. Препараты, взаимодействующие с субъединицей 50S	145
Подавление синтеза аминокислот	148
1. Подавление синтеза предшественника	148
2. Подавление синтеза ДНК.	150
3. Подавление синтеза мРНК.	151
Изменение функции клеточной мембраны	151
1. Воздействие на мембрану бактериальной клетки	151
2. Воздействие на мембрану клетки грибов.	152

Антимикробные препараты с другими механизмами действия	153
1. Антибактериальное действие.	153
2. Противогрибковая активность.	154
Химиопрофилактика.	155
Пробиотики	155
Практические вопросы	160
11. Антимикробные препараты: резистентность	161
Генетические основы резистентности	163
Специфические механизмы резистентности.	165
Негенетические причины резистентности	168
Селекция резистентности бактерий за счет передозировки и неоптимального применения антибиотиков	168
Тестирование на чувствительность к антибиотикам	169
Применение комбинаций антибиотиков	171
Практические вопросы	175
12. Бактериальные вакцины	176
Практические вопросы	181
13. Стерилизация и дезинфекция	182
Скорость уничтожения микроорганизмов	182
Химические вещества	182
Разрушение клеточных мембран.	183
Модификация белков	183
Модификация нуклеиновых кислот.	185
Физические факторы.	185
Нагревание	185
Облучение	186
Фильтрация	187
Практические вопросы	188
ЧАСТЬ II. КЛИНИЧЕСКАЯ БАКТЕРИОЛОГИЯ	189
14. Обзор основных патогенов и вводная информация по анаэробным бактериям.	189
Обзор основных патогенов	189
Вводная информация по анаэробным бактериям	191
Практические вопросы	193
15. Грамположительные кокки	194
<i>Staphylococcus</i>	194
<i>Streptococcus</i>	204
<i>Streptococcus pneumoniae</i>	217
Обзор микроорганизмов.	221
Практические вопросы	221

16. Грамотрицательные кокки	222
<i>Neisseria</i>	222
1. <i>Neisseria meningitidis</i>	225
2. <i>Neisseria gonorrhoeae</i>	227
Обзор микроорганизмов.	230
Практические вопросы	230
17. Грамположительные палочки	231
Спорообразующие грамположительные палочки	231
<i>Bacillus</i>	231
1. <i>Bacillus anthracis</i>	231
2. <i>Bacillus cereus</i>	234
<i>Clostridium</i>	236
1. <i>Clostridium tetani</i>	236
2. <i>Clostridium botulinum</i>	238
3. <i>Clostridium perfringens</i>	239
4. <i>Clostridium difficile</i>	241
Грамположительные палочки, не образующие спор	243
<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	243
<i>Listeria monocytogenes</i>	247
Обзор микроорганизмов.	249
Практические вопросы	249
18. Грамотрицательные бактерии кишечника	250
Обзор	250
Энтеробактерии и родственные микроорганизмы	253
Возбудители, вызывающие кишечные инфекции и инфекции другой локализации	257
<i>Escherichia</i>	257
<i>Salmonella</i>	262
Возбудители преимущественно кишечных инфекций	267
<i>Shigella</i>	267
<i>Vibrio</i>	269
1. <i>Vibrio cholerae</i>	270
2. <i>Vibrio parahaemolyticus</i>	272
3. <i>Vibrio vulnificus</i>	272
<i>Campylobacter</i>	273
<i>Helicobacter</i>	274
Представители кишечной микрофлоры, вызывающие инфекции вне кишечника	276
Группа <i>Klebsiella</i> – <i>Enterobacter</i> – <i>Serratia</i>	276
Группа <i>Proteus</i> – <i>Providencia</i> – <i>Morganella</i>	278
<i>Pseudomonas</i>	280
<i>Bacteroides</i> и <i>Prevotella</i>	284
Обзор микроорганизмов.	286
Практические вопросы	286

19. Грамотрицательные бактерии, вызывающие инфекции дыхательных путей287
<i>Haemophilus</i>287
<i>Bordetella</i>290
<i>Legionella</i>293
Обзор микроорганизмов.295
Практические вопросы295
20. Грамотрицательные бактерии — возбудители зоонозов296
<i>Brucella</i>296
<i>Francisella</i>298
<i>Yersinia</i>299
<i>Pasteurella</i>302
Обзор микроорганизмов.303
Практические вопросы303
21. Микобактерии304
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>305
Атипичные микобактерии313
<i>Mycobacterium leprae</i>315
Обзор микроорганизмов.318
Практические вопросы318
22. Актиномицеты319
<i>Actinomyces israelii</i>319
<i>Nocardia asteroides</i>320
Обзор микроорганизмов.321
Практические вопросы321
23. Микоплазмы322
<i>Mycoplasma pneumoniae</i>322
Другие микоплазмы324
Обзор микроорганизмов.324
Практические вопросы324
24. Спирохеты325
<i>Treponema</i>326
1. <i>Treponema pallidum</i>326
2. <i>Невенерические трепонемы</i>330
<i>Borrelia</i>330
1. <i>Borrelia burgdorferi</i>331
2. <i>Borrelia recurrentis</i> u <i>Borrelia hermsii</i>333
<i>Leptospira</i>334
Другие спирохеты.335
Обзор микроорганизмов.335
Практические вопросы335

25. Хламидии	336
Обзор микроорганизмов.	341
Практические вопросы	341
26. Риккетсии	342
Обзор микроорганизмов.	347
Практические вопросы	347
27. Менее клинически значимые патогенные бактерии.	348
<i>Abiotrophia</i>	348
<i>Achromobacter</i>	348
<i>Acinetobacter</i>	349
<i>Actinobacillus</i>	349
<i>Aeromonas</i>	349
<i>Alcaligenes</i>	349
<i>Anaplasma</i>	349
<i>Arachnia</i>	350
<i>Arcanobacterium</i>	350
<i>Arizona</i>	350
<i>Bartonella</i>	350
<i>Bifidobacterium</i>	351
<i>Branhamella</i>	351
<i>Calymmatobacterium</i>	351
<i>Capnocytophaga</i>	351
<i>Cardobacterium</i>	352
<i>Chromobacterium</i>	352
<i>Chryseobacterium</i>	352
<i>Citrobacter</i>	352
<i>Corynebacterium jeikeium</i>	352
<i>Corynebacterium minutissimum</i>	352
<i>Edwardsiella</i>	353
<i>Ehrlichia</i>	353
<i>Eikenella</i>	353
<i>Erwinia</i>	353
<i>Erysipelothrix</i>	353
<i>Eubacterium</i>	353
<i>Fusobacterium</i>	354
<i>Gardnerella</i>	354
<i>Haemophilus aegyptius</i>	354
<i>Haemophilus ducreyi</i>	355
<i>Hafnia</i>	355
<i>Kingella</i>	355
<i>Lactobacillus</i>	355
<i>Micrococcus</i>	355
<i>Mobiluncus</i>	355

<i>Moraxella</i>355
<i>Peptococcus</i>356
<i>Peptostreptococcus</i>356
<i>Pleisomonas</i>356
<i>Porphyromonas</i>356
<i>Propionibacterium</i>356
<i>Pseudomonas pseudomallei</i>357
<i>Rhodococcus</i>357
<i>Sarcina</i>357
<i>Spirillum</i>357
<i>Streptobacillus</i>357
<i>Tropheryma</i>358
<i>Veillonella</i>358
<i>Wolbachia</i>358
<i>Yersinia enterocolitica</i> и <i>Yersinia pseudotuberculosis</i>358
Обзор микроорганизмов.359
Практические вопросы359

ЧАСТЬ III. ОСНОВЫ ВИРУСОЛОГИИ360

28. Структура вирусов361
Размер и форма361
Нуклеиновые кислоты вирусов.361
Капсид и симметрия вирусов361
Белки вирусов.363
Оболочка вируса364
Атипичные вирусоподобные агенты.365
Практические вопросы369
29. Репликация вирусов370
Кривая роста вирусов370
Специфические события в цикле роста.371
Лизогения382
Практические вопросы388
30. Генетика и генная терапия389
Мутации389
Взаимодействие.390
Генная терапия и рекомбинантные вакцины.391
Практические вопросы394
31. Классификация вирусов, имеющих клиническое значение395
ДНК-содержащие вирусы395
РНК-содержащие вирусы397
Практические вопросы400

32. Патогенез вирусов	401
Инфицированная клетка	401
Инфицированный пациент	402
Практические вопросы	411
33. Иммунная защита	412
Неспецифическая защита	412
1. Интерфероны	412
2. Естественные клетки-киллеры	414
3. Фагоциты	414
4. α -Дефенсины	414
5. Аполипопротеин В-РНК-редактирующий фермент (АРОВЕС3G)	415
6. Лихорадка	415
7. Мукоцилиарное очищение	415
8. Обрезание	415
9. Факторы, модифицирующие иммунную защиту	415
Специфический иммунитет	416
1. Активный иммунитет	416
2. Пассивный иммунитет	418
3. Массовый иммунитет	419
Практические вопросы	420
34. Лабораторная диагностика	421
Идентификация вируса в культуре клеток	421
Микроскопическая идентификация	423
Серологические методы	423
Определение вирусных антигенов	424
Определение вирусных нуклеиновых кислот	424
Практические вопросы	425
35. Противовирусные препараты	426
Подавление ранних событий	427
Ингибиторы синтеза вирусных нуклеиновых кислот	428
Подавление интегразы	433
Подавление расщепления полипептидов-предшественников	434
Подавление синтеза вирусного белка	435
Подавление выхода вирусов	435
Химиопрофилактика	436
Практические вопросы	438
36. Противовирусные вакцины	439
Активный иммунитет	439
Пассивный иммунитет	443
Групповой иммунитет	443
Практические вопросы	445

ЧАСТЬ IV. КЛИНИЧЕСКАЯ ВИРУСОЛОГИЯ.	446
ДНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой	446
ДНК-содержащие вирусы без оболочки	447
РНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой	447
РНК-содержащие вирусы без оболочки	448
Другие категории	449
37. ДНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой	450
Герпесвирусы.	450
Вирусы простого герпеса	453
Вирус ветряной оспы.	458
Цитомегаловирус	461
Вирус Эпштейна–Барр	464
Вирус герпеса человека 8-го типа (вирус герпеса, связанный с саркомой Капоши)	468
Вирусы оспы	469
Вирус натуральной оспы	469
Вирус контагиозного моллюска	471
Вирус гепатита В	472
Обзор микроорганизмов.	472
Практические вопросы	472
38. ДНК-содержащие вирусы без оболочки.	473
Аденовирусы	473
Вирусы папилломы человека	475
Парвовирусы	478
Полиомавирусы.	480
Обзор микроорганизмов.	480
Практические вопросы	480
39. РНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой	481
Ортомиксовирусы.	481
Вирусы гриппа	481
1. Вирус гриппа человека	483
2. Инфицирование человека вирусом «птичьего» гриппа	490
3. Инфицирование человека вирусом «свиного» гриппа	491
Парамиксовирусы.	492
Вирус кори.	493
Вирус эпидемического паротита	495
Респираторный синцитиальный вирус	497
Вирусы парагриппа.	499
Коронавирусы	501
Коронавирус.	501
Тогавирусы	503
Вирус краснухи	503
Другие тогавирусы	505

Рабдовирусы	506
Вирус бешенства	506
Ретровирусы	509
Лимфотропный Т-клеточный вирус человека	509
Обзор микроорганизмов.	513
Практические вопросы	513
40. РНК-содержащие вирусы без оболочки	514
Пикорнавирусы	514
Энтеровирусы	515
1. Полиовирус	515
2. Вирус Коксаки	519
3. Эховирусы.	521
4. Другие энтеровирусы	521
Риновирусы	522
Калицивирусы	523
Вирус Норуолк (норовирус).	524
Реовирусы	525
Ротавирус	525
Обзор микроорганизмов.	527
Практические вопросы	527
41. Вирусы гепатита.	528
Вирус гепатита А	529
Вирус гепатита В	531
Вирусы гепатита ни А-, ни В-типа.	538
Вирус гепатита С	539
Вирус гепатита D (дельта-вирус).	542
Вирус гепатита Е	543
Вирус гепатита G	544
Обзор микроорганизмов.	544
Практические вопросы	544
42. Арбовирусы.	545
Арбовирусы, вызывающие заболевания в США.	547
Арбовирусы, вызывающие заболевания за пределами США	550
Обзор микроорганизмов.	553
Практические вопросы	553
43. Вирусы, вызывающие развитие опухолей	554
Обзор	554
Злокачественная трансформация клеток	554
Роль опухолевых вирусов в злокачественной трансформации	556
Провирусы и онкогены	557
1. Роль клеточных онкогенов в туморогенезе	557
2. Роль клеточных генов — супрессоров опухоли в туморогенезе	560
3. Роль клеточных микроРНК-генов в туморогенезе	560
Исходы инфицирования опухолевыми вирусами	560

Способы передачи опухолевых вирусов	564
Свидетельства существования опухолевых вирусов человека	564
Вакцины против рака	567
Могут ли вирусы, вызывающие опухоли у животных, вызывать рак у человека?	567
Вирусы, вызывающие опухоли у животных	568
1. ДНК-содержащие опухолевые вирусы	568
2. РНК-содержащие опухолевые вирусы (ретровирусы)	569
Обзор микроорганизмов.	570
Практические вопросы	570
44. Медленные вирусные инфекции и прионы	571
Медленные заболевания, вызываемые традиционными вирусами	573
Медленные заболевания, вызываемые прионами	574
Медленные заболевания у животных	578
Обзоры микроорганизмов.	579
Практические вопросы	579
45. Вирус иммунодефицита человека	580
Обзор микроорганизмов.	597
Практические вопросы	597
46. Редкие вирусные патогены	598
Астровирусы	598
Вирус ВК	598
Вирус долины Каш	599
Вирус чикунгунья	599
Вирус Эбола	599
Хантавирусы	600
Вирус Хендра	601
Вирус герпеса В	601
Бокавирус человека	601
Вирус герпеса человека 6-го типа	602
Метапневмовирус человека	602
Вирус японского энцефалита	602
Вирус лихорадки Ласса	603
Вирус Луйо	603
Вирус лимфоцитарного хориоменингита	603
Вирус Марбург	604
Вирус Нипах	605
Вирусы оспы животного происхождения	605
Спумавирусы	606
Комплекс вирусов Такарибе	606
Вирус Вайтвотер Арройо	606
Вирус Зика	606
Обзор микроорганизмов.	607
Практические вопросы	607

ЧАСТЬ V. МИКОЛОГИЯ	608
47. Общая микология	608
Строение и рост грибов	608
Патогенез	610
Токсины грибов и аллергия	612
Лабораторная диагностика	612
Противогрибковая терапия	613
Практические вопросы	617
48. Кожные и подкожные микозы	618
Кожные микозы	618
Подкожные микозы	620
Обзор микроорганизмов.	621
Практические вопросы	621
49. Системные микозы	622
<i>Coccidioides</i>	622
<i>Histoplasma</i> (гистоплазма)	625
<i>Blastomyces</i> (бластомицеты)	628
<i>Paracoccidioides</i>	630
Обзор микроорганизмов.	631
Практические вопросы	631
50. Оппортунистические микозы	632
<i>Candida</i>	632
<i>Cryptococcus</i> (криптококки)	635
<i>Aspergillus</i> (аспергиллы)	637
<i>Mucor</i> и <i>Rhizopus</i>	640
<i>Pneumocystis</i> (пневмоцисты)	640
Грибы второстепенного значения	641
<i>Penicillium marneffei</i>	641
<i>Pseudallescheria boydii</i>	641
<i>Fusarium solani</i>	641
Обзор микроорганизмов.	642
Практические вопросы	642
ЧАСТЬ VI. ПАРАЗИТОЛОГИЯ	643
51. Простейшие кишечника и мочеполовой системы	645
Простейшие кишечника	645
<i>Entamoeba</i>	645
<i>Giardia</i>	651
<i>Cryptosporidium</i>	653
Простейшие мочеполовой системы	654
<i>Trichomonas</i>	654

Обзор микроорганизмов	656
Практические вопросы	656
52. Протозойные инфекции крови и тканей	657
<i>Plasmodium</i> (плазмодии)	657
<i>Toxoplasma</i> (токсоплазма)	664
<i>Pneumocystis</i> (пневмоцисты)	667
<i>Trypanosoma</i> (трипаносома)	669
1. <i>Trypanosoma cruzi</i>	669
2. <i>Trypanosoma gambiense</i> и <i>Trypanosoma rhodesiense</i>	672
<i>Leishmania</i> (лейшмания)	675
1. <i>Leishmania donovani</i>	675
2. <i>Leishmania tropica</i> , <i>Leishmania mexicana</i> и <i>Leishmania braziliensis</i>	677
Обзор микроорганизмов	678
Практические вопросы	678
53. Редкие возбудители протозойных инфекций	679
<i>Acanthamoeba</i> (акантамеба) и <i>Naegleria</i> (неглерея)	679
<i>Babesia</i> (бабезия)	680
<i>Balantidium</i> (балантидиум)	680
<i>Cyclospora</i> (циклоспора)	681
<i>Isospora</i> (изоспора)	682
<i>Microsporidia</i> (микроспоридии)	682
Обзор микроорганизмов	682
Практические вопросы	682
54. Цестоды	683
<i>Taenia</i> (цепни)	685
1. <i>Taenia solium</i>	685
2. <i>Taenia saginata</i>	689
<i>Diphyllobothrium</i> (широкий лентец)	690
<i>Echinococcus</i> (эхинококк)	692
Цестоды второстепенного значения	693
1. <i>Echinococcus multilocularis</i>	693
2. <i>Hymenolepis nana</i>	694
3. <i>Dipylidium caninum</i>	694
Обзор микроорганизмов	695
Практические вопросы	695
55. Трематоды	696
<i>Schistosoma</i> (шистосомы)	698
<i>Clonorchis</i> (китайская двуустка)	702
<i>Paragonimus</i> (легочный сосальщик)	703
Трематоды второстепенного значения	704
Обзор микроорганизмов	705
Практические вопросы	705

56. Нематоды	706
Кишечные нематоды	709
<i>Enterobius</i> (острицы)	709
<i>Trichuris</i> (власоглав)	712
<i>Ascaris</i> (аскариды)	714
<i>Ancylostoma</i> (анкилостома) и <i>Necator</i>	715
<i>Strongyloides</i>	718
<i>Trichinella</i> (трихинелла)	719
Тканевые нематоды	721
<i>Wuchereria</i>	721
<i>Onchocerca</i> (онхоцерк)	724
<i>Loa</i> (лоа)	725
<i>Dracunculus</i> (ришта)	726
Нематоды, у которых заболевание вызывают личинки	727
<i>Toxocara</i> (токсокара)	727
<i>Ancylostoma</i> (анкилостома)	728
<i>Angiostrongylus</i>	728
<i>Anisakis</i> (анизакиды)	729
Обзор микроорганизмов	729
Практические вопросы	729
 ЧАСТЬ VII. ИММУНОЛОГИЯ	 730
57. Иммуитет	730
Введение	730
Особенности иммунного ответа	732
1. Клеточный иммунитет	734
2. Опосредованный антителами (гуморальный) иммунитет	734
Врожденный и адаптивный иммунитет	736
1. Врожденный иммунитет	736
2. Адаптивный (приобретенный) иммунитет	740
Активный и пассивный иммунитет	741
Антигены	742
Возраст и иммунный ответ	745
Практические вопросы	745
 58. Клеточные основы иммунитета	 746
Происхождение иммунных клеток	746
Т-клетки	751
В-клетки	768
Антигенпрезентирующие клетки	770
Результат взаимодействий антигенпрезентирующих клеток, Т-клеток и В-клеток	772
Фолликулярные дендритные клетки	772

Естественные киллерные клетки773
Полиморфоядерные нейтрофилы774
Эозинофилы.775
Базофилы и тучные клетки775
Основные цитокины776
Практические вопросы781
59. Антитела782
Моноклональные антитела783
Структура иммуноглобулинов783
Классы иммуноглобулинов787
Изотипы, аллотипы и идиотипы.791
Гены иммуноглобулинов792
Переключение класса иммуноглобулинов (переключение изотипов)793
Аллельное исключение795
Каталитически активные антитела795
Практические вопросы795
60. Гуморальный иммунитет796
Первичный ответ796
Вторичный ответ797
Ответ на действие нескольких антигенов, введенных одновременно797
Функции антител798
Антитела плода798
Тесты для оценки гуморального иммунитета.798
Практические вопросы798
61. Клеточный иммунитет799
Тесты для оценки клеточного иммунитета800
Роль адьювантов и липидов в клеточной реактивности801
Практические вопросы802
62. Главный комплекс гистосовместимости и трансплантация803
Белки МНС804
Биологическое значение белков МНС805
Трансплантация.806
Влияние иммуносупрессии на отторжение трансплантата.810
Практические вопросы812
63. Комплемент813
Активация комплемента.813
Регуляция системы комплемента815
Биологическое действие комплемента816
Клинические аспекты работы комплемента817
Практические вопросы818

64. Реакции антиген–антитело в лаборатории	819
Виды диагностических тестов	820
Реакции антиген–антитело с участием эритроцитарных антигенов	830
Практические вопросы	835
65. Гиперчувствительность (аллергия)	836
Тип I: гиперчувствительность немедленного типа (анафилактическая)	837
Тип II: цитотоксическая гиперчувствительность	843
Тип III: иммунный комплекс гиперчувствительности	844
Тип IV: гиперчувствительность замедленного типа (клеточная)	847
Практические вопросы	850
66. Толерантность и аутоиммунные заболевания.	851
Толерантность.	851
Индукция толерантности	853
Аутоиммунные заболевания	854
Практические вопросы	865
67. Противоопухолевый иммунитет.	866
Антигены, ассоциированные с опухолями	866
Механизм противоопухолевого иммунитета	866
Раково-эмбриональный антиген и альфа-фетопротеин	867
Практические вопросы	868
68. Иммунодефицит.	869
Врожденный иммунодефицит	869
Приобретенный иммунодефицит	877
Практические вопросы	879
ЧАСТЬ VIII. ЭКТОПАРАЗИТЫ.	880
69. Эктопаразиты, вызывающие заболевания человека	880
Насекомые.	880
1. Вши	880
2. Мухи	883
3. Клопы	885
Паукообразные	885
1. Зудни.	885
2. Клещи	887
3. Пауки	888
Обзор организмов	888
ЧАСТЬ IX. КРАТКИЙ ОБЗОР МИКРООРГАНИЗМОВ, ИМЕЮЩИХ КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ	889
Краткий обзор бактерий, имеющих клиническое значение	889
Грамположительные кокки (гл. 15)	889
Грамотрицательные кокки (гл. 16)	897

Грамположительные палочки (гл. 17)899
Грамотрицательные бактерии кишечника (гл. 18)906
Грамотрицательные бактерии, вызывающие инфекции дыхательных путей (гл. 19)919
Грамотрицательные бактерии — возбудители зоонозов (гл. 20)922
Микобактерии (гл. 21)925
Актиномицеты (гл. 22)928
Микоплазмы (гл. 23)930
Спирохеты (гл. 24)931
Хламидии (гл. 25)934
Риккетсии (гл. 26)936
Менее клинически значимые патогенные бактерии (гл. 27)938
Краткий обзор вирусов, имеющих клиническое значение940
ДНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой (гл. 37)940
ДНК-содержащие вирусы без оболочки (гл. 38)946
РНК-содержащие вирусы, покрытые оболочкой (гл. 39)949
РНК-содержащие вирусы без оболочки (гл. 40)957
Вирусы гепатита (гл. 41)961
Арбовирусы (гл. 42)965
Вирусы, вызывающие опухоли (гл. 43)966
Медленные вирусные инфекции и прионы (гл. 44)967
Вирус иммунодефицита человека (гл. 45)969
Редкие вирусные патогены (гл. 46)970
Краткий обзор грибов, имеющих клиническое значение.971
Грибы, вызывающие кожные и подкожные микозы (гл. 48)971
Грибы, вызывающие системные микозы (гл. 49)973
Грибы, вызывающие оппортунистические микозы (гл. 50)977
Краткий обзор паразитов, имеющих клиническое значение.981
Простейшие кишечного тракта и мочеполовой системы (гл. 51)981
Протозойные инфекции крови и тканей (гл. 52)984
Редкие возбудители протозойных инфекций (гл. 53)990
Цестоды (гл. 54)992
Трематоды (гл. 55)996
Нематоды (гл. 56)999
1. Кишечные инфекции999
2. Тканевые нематоды	1004
3. Нематоды, у которых заболевание вызывают личинки	1007
Краткий обзор эктопаразитов, имеющих клиническое значение	1009
Эктопаразиты, вызывающие заболевания человека (гл. 69)	1009
1. Вши	1009
2. Мухи	1009
3. Зудни	1010
4. Клещи	1011
5. Пауки	1012

ЧАСТЬ X. КЛИНИЧЕСКИЕ СЛУЧАИ	1013
ЧАСТЬ XI. ИЗБРАННОЕ	1028
ЧАСТЬ XII. ПРАКТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ	1039
Основы бактериологии	1039
Клиническая бактериология	1048
Основы вирусологии	1065
Клиническая вирусология	1073
Микология	1088
Паразитология	1093
Иммунология	1099
Расширенные сравнительные вопросы	1119
Вопросы по клиническим случаям	1124
ЧАСТЬ XIII. USMLE. ПРАКТИЧЕСКИЙ ЭКЗАМЕН	1141
Вопросы	1141
Предметный указатель	1164

ЧАСТЬ I. ОСНОВЫ БАКТЕРИОЛОГИИ

1

Сравнение бактерий с другими микроорганизмами

Возбудители инфекционных заболеваний

Возбудители инфекционных заболеваний человека относятся к пяти основным группам организмов: бактериям, грибам, простейшим, гельминтам и вирусам. Бактерии принадлежат к царству прокариот, грибы (дрожжевые и плесневые) и простейшие относятся к царству протистов, а гельминты (черви) — к царству животных (табл. 1–1). Протисты отличаются от животных и растений тем, что они представлены либо одноклеточными, либо относительно простыми многоклеточными организмами. Гельминты являются сложными многоклеточными организмами, что выделяет их в царстве животных в отдельную группу. Гельминты и простейшие обычно носят общее название — паразиты. Вирусы существенно отличаются от других организмов — не имея клеточного строения, они могут размножаться только внутри клеток.

Таблица 1–1. Биологические взаимоотношения патогенных микроорганизмов

Царство	Патогенные микроорганизмы	Тип клеток
Животные	Гельминты	Эукариоты
Растения	Нет	Эукариоты
Протисты	Простейшие Грибы	Эукариоты Эукариоты
Прокариоты	Бактерии Вирусы	Прокариоты Не клетки

Характеристика

Основные характеристики микроорганизмов представлены в табл. 1–2. Их отличительной чертой является принадлежность бактерий, грибов, простейших и гельминтов к клеточным организмам, в то время как вирусов — к бесклеточным структурам. Это различие обусловлено тремя критериями.

Таблица 1–2. Сравнение микроорганизмов, имеющих клиническое значение

Характеристика	Вирусы	Бактерии	Грибы	Простейшие и гельминты
Клетки	Нет	Да	Да	Да
Приблизительный диаметр (мкм) ¹	0,02–0,2	1–5	3–10 (дрожжи)	15–25 (трофозоиты)
Нуклеиновая кислота	Либо ДНК, либо РНК	ДНК и РНК	ДНК и РНК	ДНК и РНК
Тип ядра	Ядро отсутствует	Прокариотический	Эукариотический	Эукариотический
Рибосомы	Нет	70S	80S	80S
Митохондрии	Нет	Нет	Имеются	Имеются
Устройство наружной поверхности	Белковый капсид и липопротеиновая оболочка	Жесткая стенка, содержащая пептидогликан	Жесткая стенка, содержащая хитин	Гибкая мембрана
Подвижность	Нет	Некоторая	Нет	Большинство
Способ размножения	Не бинарное деление	Бинарное деление	Почкование или митоз ²	Митоз ³

¹ Для сравнения: диаметр эритроцита человека составляет 7 мкм.

² Дрожжи делятся почкованием, тогда как плесневые грибы — при помощи митоза.

³ Клетки гельминтов делятся митозом, но размножение организма в целом происходит путем сложного полового жизненного цикла.

- Структура.** Ядра или нуклеоиды в клетках (см. ниже) содержат ДНК; они окружены цитоплазмой, в которой происходит синтез белков и генерируется энергия. У вирусов генетический материал представлен либо ДНК, либо РНК, но они не имеют цитоплазмы и зависимы от клетки-хозяина в обеспечении обмена веществ и энергии.
- Размножение клеток.** Размножение клеток происходит путем простого деления либо митозом, во время которого одна родительская клетка делится на две новые, наследующие ее структуру. Размножение клеток прокариот, т. е. бактерий, происходит путем деления, тогда как у эукариот — путем митоза. В отличие от них размножение вирусов происходит в результате продуцирования множества копий нуклеиновых кислот и белков, из которых затем образуется множество вирусов-потомков. Кроме того, размножение вирусов вынужденно происходит внутри клеток-хозяев в связи с тем, что, как было упомянуто выше, у них нет систем синтеза белка и генерации энергии. За исключением риккетсий и хламидий, которым для существования необходимо постоянно пребывать в клетках-хозяевах, размножение бактерий происходит вне клеток.
- Состав нуклеиновых кислот.** Клеточные организмы содержат как ДНК, так и РНК, тогда как вирусы содержат либо ДНК, либо РНК, но не обе одновременно.

Эукариоты и прокариоты

Клетки делятся на два фундаментально различных типа — эукариоты и прокариоты, которые различаются по структуре и сложности организации.

Грибы являются эукариотами, тогда как бактерии — прокариотами.

- (1) Клетки эукариот имеют истинное **ядро** с множеством хромосом, окруженных ядерной мембраной, и используют механизм митоза для обеспечения равного количества хромосом в дочерних клетках.
- (2) **Нуклеоид** прокариот — ДНК-содержащая зона, при этом отсутствует оболочка ядра и механизм митоза (табл. 1–3).

Таблица 1–3. Характеристики клеток прокариот и эукариот

Характеристика	Прокариоты (бактерии)	Эукариоты (человек)
ДНК в мембране ядра	Нет	Есть
Митотическое деление	Нет	Есть
ДНК, ассоциированная с гистонами	Нет	Есть
Число хромосом	Одна	Больше одной
Мембранные органеллы, такие как митохондрии и лизосомы	Нет	Есть
Размер рибосомы	70S	80S
Наличие пептидогликана в клеточной стенке	Есть	Нет

Кроме различия ядер два класса клеток отличаются еще по нескольким характеристикам.

- (1) Клетки эукариот содержат **органеллы**, такие как митохондрии и лизосомы, и более крупные (80S) — рибосомы, тогда как у прокариот органелл нет и рибосомы мельче (70S).
- (2) Наружная стенка большинства прокариот жесткая, содержит **пептидогликан**, полимер аминокислот и сахаров — уникальный для нее компонент. Эукариоты пептидогликан не содержат. Они либо связаны с гибкой клеточной мембраной, либо (в случае грибов) обладают жесткой клеточной стенкой, содержащей хитин, гомополимер N-ацетилглюкозамина, типичный компонент каркаса.
- (3) Мембрана клеток эукариот содержит **стеролы**, в то время как прокариоты, за исключением не имеющей стенки *Mycoplasma*, стеролов в клеточной стенке не имеют.

Еще одной особенностью, по которой можно различить эти микроорганизмы, является их **подвижность**. Большинство простейших и некоторые бактерии подвижны, тогда как вирусы и грибы неподвижны. Простейшие относятся к гетерогенной группе, обладающей тремя разными органами движения: жгутиками, ресничками и псевдоподиями. Подвижные бактерии перемещаются только с помощью жгутиков.

Терминология

Названия бактерий, грибов, простейших и гельминтов образуются в соответствии с биномиальной системой Линнея, использующей роды и виды, но но-

менклатура вирусов построена иначе. Например, у хорошо известной бактерии *Escherichia coli*, *Escherichia* — название рода, *coli* — название вида. Аналогично, название дрожжевого гриба *Candida albicans* состоит из названия рода *Candida* и названия вида *albicans*. Вирусы же, как правило, имеют однословное название, например полиовирус, вирус оспы или вирус бешенства. Некоторые вирусы именуется двумя словами (вирус простого герпеса), но и такие названия не отражают ни вид, ни род.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

- К возбудителям инфекционных заболеваний человека относятся **бактерии, грибы (дрожжевые и плесневые), простейшие, гельминты (черви) и вирусы**.
- Бактериальные клетки имеют **прокариотическое** строение, тогда как у человека, грибов, простейших и гельминтов клетки имеют **эукариотическое** ядро. Вирусы клетками не являются и не имеют ядра.
- Все клеточные организмы включают одновременно ДНК и РНК, тогда как вирусы содержат либо ДНК, либо РНК — но не одновременно.
- Клетки бактерий и грибов окружены жесткой стенкой, тогда как у человека, простейших и гельминтов клетки имеют гибкие мембраны.
- Стенка бактериальной клетки содержит **пептидогликан**, тогда как стенка клетки грибов — хитин.

Практические вопросы:

USMLE и другие экзамены

Вопросы по темам, изложенным в этой главе, можно найти в Части XII («Основы бактериологии», с. 1039) и Части XIII (с. 1141).

2

Строение бактериальной клетки

Форма и размер

По форме бактерии делятся на три основные группы: **кокки**, **бациллы** и **спирохеты** (рис. 2–1). Кокки имеют форму шариков, бациллы — палочек и спирохеты — спиралей. Форма некоторых бактерий варьирует, и их называют **плеоморфными** (многоформными). Форма бактерии определяется жесткостью ее стенки. Вид бактерии при микроскопии — наиболее важный критерий, используемый для ее идентификации.

Кроме характерной формы важна также группировка бактерий. Например, определенные кокки группируются в пары (**диплококки**), некоторые в цепочки (**стрептококки**), другие — в кистеобразные кластеры (**стафилококки**). Эти группировки определяются ориентацией и степенью прикрепления бактерии

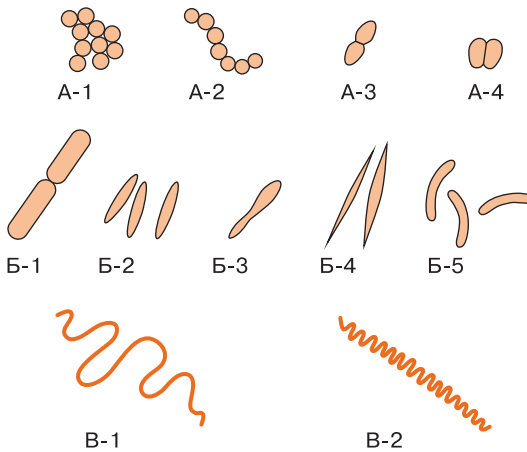


Рис. 2–1. Морфология бактерий. **А:** кокки в кластерах, например *Staphylococcus* (A-1); цепочках, например *Streptococcus* (A-2); в парах в виде цепочки, например *Streptococcus pneumoniae* (A-3); в парах почкообразной формы, например *Neisseria* (A-4). **Б:** Палочки (бациллы): с прямоугольными концами, например *Bacillus* (B-1); с закругленными концами, например *Salmonella* (B-2); булавообразные, например *Corynebacterium* (B-3); веретенообразные, например *Fusobacterium* (B-4); в форме запятых, например *Vibrio* (B-5). **В:** Спирохеты: вытянутая спираль, например *Borrelia* (B-1); плотная спираль, например *Treponema* (B-2). (С разрешения из: Joklik WK *et al. Zinsser Microbiology*. 20th ed. Впервые опубликовано Appleton & Lange. Copyright 1992 by McGraw-Hill.)

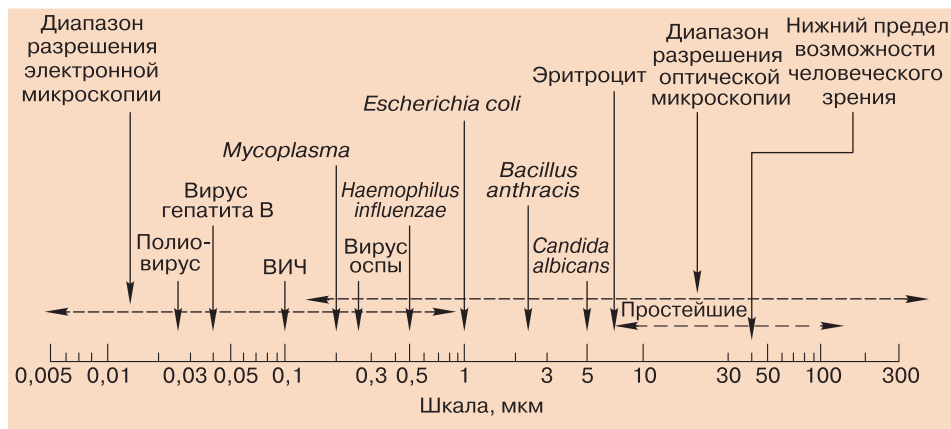


Рис. 2–2. Размеры бактерий, вирусов, дрожжевых грибов, простейших и эритроцита человека. Размеры бактерий варьируют от *Mycoplasma*, самой маленькой, до *Bacillus anthracis*, одной из самых крупных. Размеры вирусов варьируют от размера полиовируса, самого маленького, до размера вируса оспы, самого крупного. Дрожжевые грибы, такие как *Candida albicans*, в основном крупнее бактерий. Простейшие имеют много различных форм и их размеры варьируют очень широко. ВИЧ, вирус иммунодефицита человека. (С разрешения из: Joklik WK et al. *Zinsser Microbiology*. 20th ed. Впервые опубликовано Appleton & Lange. Copyright 1992 by McGraw-Hill.)

во время деления клетки. Группировка палочек и спирохет имеет меньшее клиническое значение и далее в этой вводной главе не упоминается.

Размер бактерий варьирует в диапазоне 0,2–5 мкм (рис. 2–2). Самая маленькая бактерия (*Mycoplasma*) приблизительно одного размера с самым большим вирусом (вирус оспы) и является самым маленьким организмом, способным существовать вне организма хозяина. Самая длинная бактерия-палочка приблизительно одного размера с некоторыми дрожжевыми грибами и эритроцитами человека (7 мкм).

Строение

Строение типичной бактериальной клетки представлено на рис. 2–3, а наиболее важные черты каждого ее компонента отмечены в табл. 2–1.

Клеточная стенка

Клеточная стенка показывает клетку снаружи, типична для всех бактерий (за исключением семейства микоплазм, которые окружены клеточной мембраной, но не стенкой). У некоторых бактерий на наружной поверхности клетки есть образования, такие как капсула, жгутики и пили. Эти структуры обнаружены не у всех бактерий и о них будет сказано ниже.

Клеточная стенка — многослойная структура, расположенная снаружи от цитоплазматической мембраны. Она состоит из внутреннего слоя **пептидогликана** (см с. 7) и внешней мембраны, толщина и химический состав которой варьируют в зависимости от типа бактерии (рис. 2–4). Пептидогликан обеспечивает структурную поддержку и сохраняет характерную форму клетки.

Таблица 2–1. Строение бактериальной клетки

Структура	Химический состав	Функция
Обязательные компоненты		
Клеточная стенка		
Пептидогликан	Основа в виде сахаров и поперечносшитых цепочек пептидов	Обеспечивает жесткость, защищает от осмотического набухания, область действия пенициллинов и цефалоспоринов, разрушается лизосомами
Наружная мембрана грамотрицательных бактерий	Липид А Полисахарид	Токсический компонент эндотоксина Основной поверхностный антиген, часто используется для лабораторной диагностики
Поверхностные волокна грамположительных бактерий	Тейхоевая кислота	Основной поверхностный антиген, редко используется для лабораторной диагностики
Плазматическая мембрана	Двойной слой липопротеинов без стеролов	Область расположения окислительных и транспортных ферментов
Рибосома	РНК и белок, находящийся в 50S и 30S субъединицах	Синтез белков; область действия аминогликозидов, эритромицина, тетрациклинов и хлорамфеникола
Нуклеоид	ДНК	Генетический материал
Мезосома	Инвагинация плазматической мембраны	Участвует в делении клеток и секреции
Периплазма	Пространство между плазматической и наружной мембранами	Содержит многие гидролитические ферменты, включая β-лактамазы
Необязательные компоненты		
Капсула	Полисахарид ¹	Защищают от фагоцитоза
Пили или фимбрии	Гликопротеин	Два типа: (1) обеспечивают прикрепление к поверхности клетки; (2) половой жгутик обеспечивает прикрепление двух бактерий во время конъюгации
Жгутики	Белок	Обеспечивают подвижность
Споры	Кератиноподобная оболочка, дипиколининовая кислота	Защищают от высыхания, нагревания и действия химических веществ
Плаزمида	ДНК	Содержит набор генов, кодирующих резистентность к антибиотикам и синтез токсинов
Гранулы	Гликоген, липиды, полифосфаты	Место нахождения питательных веществ в цитоплазме
Гликокаликс	Полисахарид	Обеспечивает прикрепление к поверхностям

¹ За исключением *Bacillus anthracis*, у которой это полипептид D-глутаминовой кислоты.

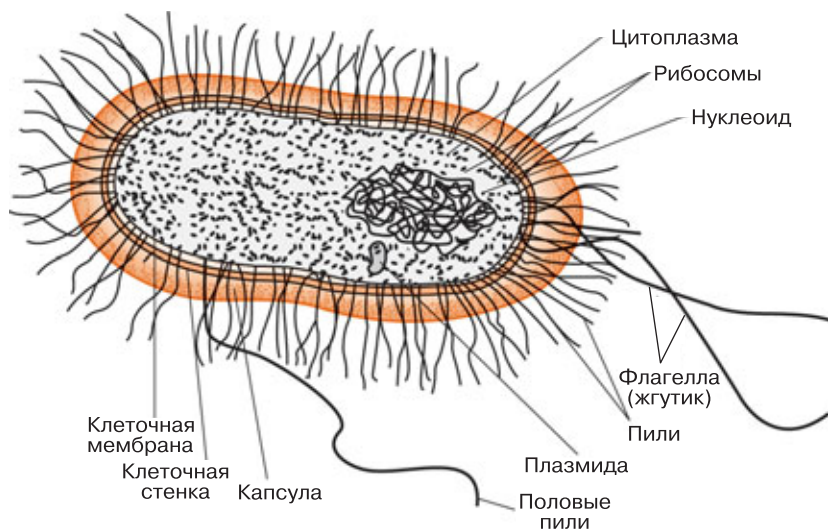


Рис. 2–3. Строение клетки бактерии. (С разрешения из: Ryan *et al.* *Sherris Medical Microbiology*. 4th ed. Copyright 2004 McGraw-Hill.)

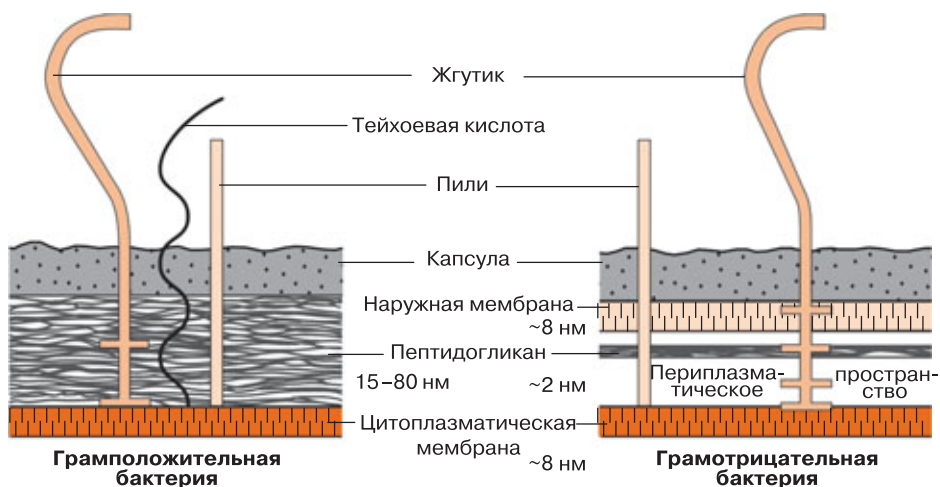


Рис. 2–4. Клеточная стенка грамположительных и грамотрицательных бактерий. Обратите внимание, что пептидогликан у грамположительных бактерий значительно толще, чем у грамотрицательных. Обратите внимание также на то, что только у грамотрицательных имеется наружная мембрана, состоящая из эндотоксина (липополисахарида [LPS]), и периплазматическое пространство, в котором находятся β -лактамазы. Некоторые клинически значимые грамположительные бактерии содержат тейхоевые кислоты. (С разрешения из: Ingraham JL, Maaloe J, Neihardt FC. *Growth of the Bacterial Cell*. Sinauer Associates; 1983.)

Клеточная стенка грамположительных и грамотрицательных бактерий

Структура, химический состав и толщина клеточной стенки грамположительных и грамотрицательных бактерий различны (табл. 2–2 и «Окраска по Граму»).

- (1) У грамположительных бактерий слой пептидогликана значительно толще, чем у грамотрицательных. Некоторые грамположительные бактерии имеют также тейхоевые кислоты, выступающие над пептидогликаном, отсутствующие у грамотрицательных бактерий.
- (2) В отличие от грамположительных грамотрицательные бактерии обладают сложным наружным слоем, состоящим из липополисахарида, липопротеина и фосфолипида. Между наружным мембранным слоем и цитоплазматической мембраной у грамотрицательных бактерий расположено **периплазматическое пространство**, в котором у некоторых видов находятся энзимы, называемые β -лактамазами (разрушают пенициллин и другие β -лактамы препараты).

Клеточная стенка обладает рядом других важных особенностей.

- (1) У грамотрицательных бактерий она содержит **эндотоксин**, представляющий собой липополисахарид (см. с. 37 и 85).
- (2) Липополисахариды и белки клеточной стенки служат антигенами, которые используют для лабораторной идентификации.
- (3) **Пориновые** белки клеточной стенки обеспечивают прохождения небольших гидрофильных молекул в клетку. Пориновые белки наружной мембраны грамотрицательных бактерий действуют как каналы, позволяющие проникать в клетку таким важным веществам, как сахара, аминокислоты, витамины и металлы, равно как и многим антимикробным препаратам, например пенициллину.

Клеточные стенки кислотоустойчивых бактерий

У микобактерий, таких как *Mycobacterium tuberculosis*, клеточная стенка необычна, что делает невозможным ее окраску по Граму. Считается, что эти бактерии должны быть **кислотоустойчивыми**, так как они устойчивы к кислотно-спиртовому обесцвечиванию после окраски карболфуксином. Это свойство связано с высокой концентрацией липидов, называемых **миколовыми кислотами**, в стенке клетки микобактерии.

С учетом их значимости три компонента клеточной стенки — пептидогликан, липополисахарид и тейхоевая кислота — будут рассмотрены детально.

Таблица 2–2. Сравнение клеточных стенок грамположительных и грамотрицательных бактерий

Компонент	Грамположительные клетки	Грамотрицательные клетки
Пептидогликан	Толще, многослойный	Тоньше, один слой
Тейхоевые кислоты	Есть	Нет
Липополисахарид (эндотоксин)	Нет	Есть

Пептидогликан

Пептидогликан представляет комплекс, состоящий из ковалентно сшитых слоев полимера и окружающий всю клетку. Он имеется *только* в клеточной стенке бактерий. Пептидогликан обеспечивает жесткую структуру клетки, что позволяет сохранять характерную форму и поддерживать постоянство осмотического давления в средах с низким осмотическим давлением, например в воде. Сегмент слоя пептидогликана представлен на рис. 2–4. Термин «пептидогликан» — производное от слов «пептиды» и «сахара» (гликаны), из которых состоит молекула. Синонимы пептидогликана — муреин и муркопептид.

На рис. 2–5 представлен углеводный скелет, состоящий из чередующихся молекул N-ацетилмураминовой кислоты и N-ацетилглюкозамина. Прикрепленный к каждой молекуле мурамовой кислоты тетрапептид состоит одновременно из D- и L-аминокислот, состав которых у бактерий различен. Две из этих аминокислот заслуживают особого внимания: диаминопимелиновая кислота, которая уникальна для бактериальной клетки, и D-аланин, который участвует в пере-

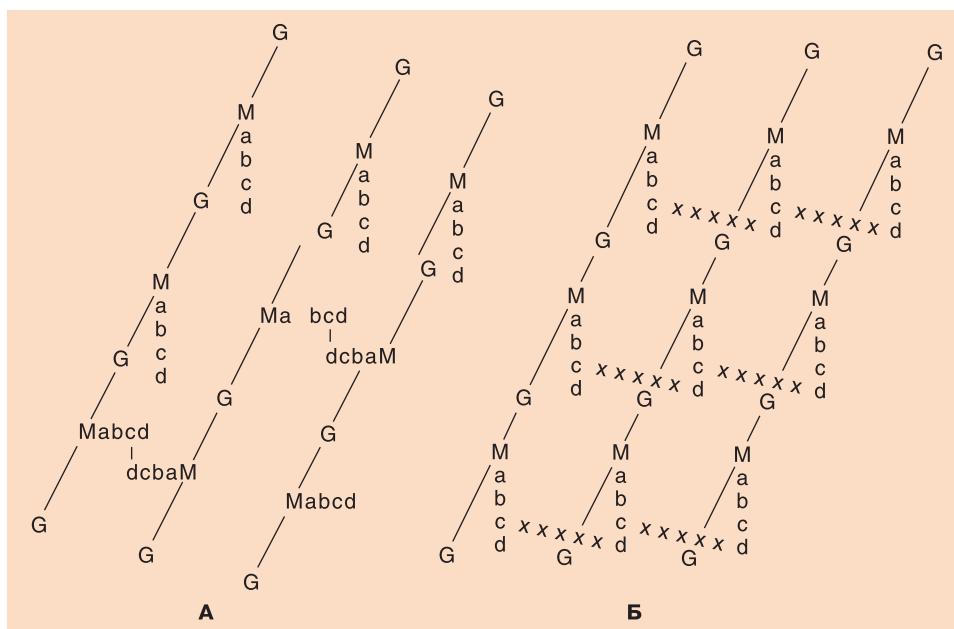


Рис. 2–5. Структура пептидогликана *Escherichia coli* (А) отличается от *Staphylococcus aureus* (Б) наличием поперечной сшивки. У *E. coli* пять молекул глицина прямо сшиты с d, тогда как у *S. aureus* они поперечно сшиты с с и d. Однако у обоих видов микроорганизмов молекула d-аланина является конечной частью сшивки. М — мурамовая кислота; G — глюкозамин; а — L-аланин; b — D-глутаминовая кислота; с — диаминопимелиновая кислота (А) или L-лизин (Б); d — D-аланин; x — пентагликановый мостик. (С разрешения из: Joklik WK *et al.* *Zinsser Microbiology*. 20th ed. Впервые опубликовано Appleton & Lange. Copyright 1992 by McGraw-Hill.)