

# ЗМІСТ

|                                                                                                 |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>СПИСОК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ</b>                                                                 | 11 |
| <b>ПЕРЕДМОВА</b>                                                                                | 15 |
| <b>РОЗДІЛ I. БІОЛОГІЯ ВІРУСІВ</b>                                                               | 17 |
| <b>ТЕМА 1.1. ВВЕДЕННЯ У ВІРУСОЛОГІЮ</b>                                                         | 17 |
| 1.1.1. Історія розвитку вірусології                                                             | 17 |
| 1.1.2. Природа і походження вірусів                                                             | 23 |
| 1.1.3. Роль вірусів у інфекційній патології людини<br>і тварин та завдання сучасної вірусології | 29 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                        | 36 |
| <b>ТЕМА 1.2. СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ТА ХІМІЧНИЙ СКЛАД ВІРУСІВ</b>                               | 37 |
| 1.2.1. Фізична структура вірусів                                                                | 37 |
| 1.2.2. Хімічний склад вірусів                                                                   | 41 |
| Нуклеїнові кислоти                                                                              | 41 |
| Протеїни                                                                                        | 43 |
| Ліпіди                                                                                          | 46 |
| Вуглеводи                                                                                       | 47 |
| Компоненти клітини-хазяїна                                                                      | 47 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                        | 48 |
| <b>ТЕМА 1.3. КЛАСИФІКАЦІЯ ТА НОМЕНКЛАТУРА ВІРУСІВ</b>                                           | 48 |
| 1.3.1. Основи класифікації вірусів                                                              | 48 |
| 1.3.2. Основні таксономічні ознаки<br>родин вірусів людини і тварин                             | 54 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                        | 58 |
| <b>ТЕМА 1.4. РЕПРОДУКЦІЯ ВІРУСІВ</b>                                                            | 58 |
| 1.4.1. Особливості репродукції вірусів                                                          | 58 |
| 1.4.2. Адсорбція і проникнення віріонів у клітину                                               | 60 |
| 1.4.3. Депротейнізація (роздягання) віріонів                                                    | 62 |
| 1.4.4. Транскрипція вірусних геномів                                                            | 64 |
| 1.4.5. Трансляція вірусних іРНК                                                                 | 66 |
| 1.4.6. Реплікація вірусних геномів                                                              | 68 |
| 1.4.7. Формування і вихід віріонів із клітини                                                   | 74 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                        | 77 |

|                                                                                          |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>ТЕМА 1.5. ПОПУЛЯЦІЙНА ГЕНЕТИКА ВІРУСІВ</b>                                            | <b>78</b>  |
| 1.5.1. Структурна організація вірусного геному                                           | 78         |
| 1.5.2. Характеристика популяційної структури вірусів                                     | 80         |
| 1.5.3. Механізми спадкової мінливості вірусів                                            | 82         |
| 1.5.4. Генетичні та негенетичні взаємодії вірусів                                        | 86         |
| 1.5.5. Загальні принципи генної інженерії                                                | 89         |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                 | 91         |
| Висновки                                                                                 | 91         |
| <b>РОЗДІЛ II. ВІРУСНА ІНФЕКЦІЯ ТА ПРОТИВІРУСНИЙ ІМУНІТЕТ</b>                             | <b>93</b>  |
| <b>ТЕМА 2.1. ПАТОГЕНЕЗ ВІРУСНИХ ІНФЕКЦІЙ</b>                                             | <b>93</b>  |
| 2.1.1. Особливості патогенезу вірусних інфекцій                                          | 93         |
| 2.1.2. Вірусна інфекція клітин                                                           | 94         |
| 2.1.3. Цитопатологія вірусних інфекцій                                                   | 97         |
| 2.1.4. Шляхи проникнення вірусів у організм                                              | 99         |
| 2.1.5. Первинна репродукція та поширення вірусів у організмі                             | 101        |
| 2.1.6. Локалізація вірусів у організмі<br>та деструкція чутливих клітин                  | 102        |
| 2.1.7. Форми вірусних інфекцій та основні<br>механізми персистенції вірусів              | 104        |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                 | 106        |
| <b>ТЕМА 2.2. ЕКОЛОГО-ЕПІЗООТОЛОГІЧНІ<br/>(ЕПІДЕМІОЛОГІЧНІ) АСПЕКТИ ВІРУСНИХ ІНФЕКЦІЙ</b> | <b>107</b> |
| 2.2.1. Вплив антропогенних чинників на екологію<br>вірусів та екологічні ніші вірусів    | 107        |
| 2.2.2. Механізми виникнення<br>і поширення вірусних інфекцій                             | 108        |
| 2.2.3. Екологічна роль вірусної персистенції,<br>кровосисних членистоногих і хребетних   | 111        |
| 2.2.4. Спільність збудників вірусних інфекцій людини і тварин                            | 114        |
| 2.2.5. Еволюція вірусів                                                                  | 117        |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                 | 119        |
| <b>ТЕМА 2.3. ПРОТИВІРУСНИЙ ІМУНІТЕТ</b>                                                  | <b>119</b> |
| 2.3.1. Особливості противірусного імунітету                                              | 119        |
| 2.3.2. Характеристика вірусів як антигенів                                               | 120        |
| 2.3.3. Клітинні чинники противірусного імунітету                                         | 122        |
| 2.3.4. Гуморальні чинники противірусного імунітету                                       | 126        |

|                                                                                                       |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Антитіла                                                                                              | 127 |
| Інгібітори                                                                                            | 129 |
| Комплемент                                                                                            | 130 |
| Інтерферони                                                                                           | 131 |
| 2.3.5. Імунопатологічні реакції за вірусних інфекцій<br>та вірусіндукована імуносупресія              | 133 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                              | 136 |
| <b>ТЕМА 2.4. ІМУНОПРОФІЛАКТИКА ТА ХІМІОТЕРАПІЯ ВІРУСНИХ ІНФЕКЦІЙ</b>                                  | 137 |
| 2.4.1. Загальні принципи імунопрофілактики<br>вірусних інфекцій і типи вірусних вакцин                | 137 |
| 2.4.2. Цільновіріонні вакцини                                                                         | 139 |
| 2.4.3. Субдиничні вакцини                                                                             | 141 |
| 2.4.4. Генноінженерні вакцини                                                                         | 142 |
| 2.4.5. Синтетичні вакцини                                                                             | 144 |
| 2.4.6. Засоби хіміотерапії вірусних інфекцій                                                          | 144 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                              | 149 |
| Висновки                                                                                              | 149 |
| <b>РОЗДІЛ III. МЕТОДОЛОГІЯ ЛАБОРАТОРНОЇ ДІАГНОСТИКИ<br/>ВІРУСНИХ ІНФЕКЦІЙ ТВАРИН</b>                  | 151 |
| <b>ТЕМА 3.1. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ЛАБОРАТОРНОЇ<br/>ДІАГНОСТИКИ ВІРУСНИХ ІНФЕКЦІЙ ТВАРИН</b>              | 151 |
| 3.1.1. Методи лабораторної діагностики<br>вірусних інфекцій тварин                                    | 151 |
| 3.1.2. Відбір патологічного матеріалу від хворих<br>і загиблих тварин для вірусологічного дослідження | 154 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                              | 158 |
| <b>ТЕМА 3.2. ЕКСПРЕС-МЕТОДИ ІНДИКАЦІЇ ВІРУСІВ</b>                                                     | 158 |
| 3.2.1. Вірусоскопія                                                                                   | 158 |
| 3.2.2. Електронна та імуноелектронна мікроскопія                                                      | 160 |
| 3.2.3. Індикація тілець-включень вірусів                                                              | 164 |
| 3.2.4. Метод ДНК-зондів                                                                               | 166 |
| 3.2.5. Полімеразна ланцюгова реакція                                                                  | 167 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                              | 169 |
| <b>ТЕМА 3.3. ІЗОЛЯЦІЯ ВІРУСІВ У ЧУТЛИВИХ БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМАХ</b>                                     | 169 |
| 3.3.1. Ізоляція вірусів у організмі лабораторних тварин                                               | 169 |
| 3.3.2. Ізоляція вірусів у курячих ембріонах                                                           | 178 |

|                                                                                                                                      |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.3.3. Ізоляція вірусів у культурах клітин                                                                                           | 188 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 201 |
| <b>ТЕМА 3.4. ТИТРУВАННЯ ВІРУСІВ</b>                                                                                                  | 201 |
| 3.4.1. Титрування вірусів за інфекційною активністю                                                                                  | 202 |
| 3.4.2. Титрування вірусів за гемаглютинувальною активністю                                                                           | 205 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 209 |
| <b>ТЕМА 3.5. СЕРОЛОГІЧНІ МЕТОДИ ІДЕНТИФІКАЦІЇ ВІРУСІВ ТА АНТИТІЛ</b>                                                                 | 209 |
| 3.5.1. Загальні принципи серологічних реакцій                                                                                        | 209 |
| 3.5.2. Реакція нейтралізації                                                                                                         | 211 |
| 3.5.3. Реакція затримки гемаглютинації                                                                                               | 213 |
| 3.5.4. Реакція непрямой гемаглютинації                                                                                               | 215 |
| 3.5.5. Реакція затримки гемадсорбції                                                                                                 | 217 |
| 3.5.6. Реакція зв'язування комплементу                                                                                               | 218 |
| 3.5.7. Реакція дифузійної преципітації                                                                                               | 223 |
| 3.5.8. Реакція імунофлуоресценції                                                                                                    | 224 |
| 3.5.9. Імуноензимний аналіз                                                                                                          | 227 |
| 3.5.10. Імунохроматографічний аналіз                                                                                                 | 231 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 232 |
| Висновки                                                                                                                             | 233 |
| <b>РОЗДІЛ IV. МЕТОДОЛОГІЯ САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ ОБ'ЄКТІВ ДОВКІЛЛЯ І ХАРЧОВИХ ПРОДУКТІВ</b>                           | 234 |
| <b>ТЕМА 4.1. СТІЙКІСТЬ ВІРУСІВ ТА ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ ОБ'ЄКТІВ ДОВКІЛЛЯ І ХАРЧОВИХ ПРОДУКТІВ</b> | 234 |
| 4.1.1. Стійкість вірусів у навколишньому середовищі                                                                                  | 234 |
| 4.1.2. Загальні принципи санітарно-вірусологічного дослідження об'єктів довкілля і харчових продуктів                                | 241 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 242 |
| <b>ТЕМА 4.2. САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ВОДИ</b>                                                                            | 242 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 252 |
| <b>ТЕМА 4.3. САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ҐРУНТУ ТА ОСАДУ СТІЧНИХ ВОД</b>                                                     | 253 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 255 |
| <b>ТЕМА 4.4. САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОВІТРЯ</b>                                                                         | 255 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                                             | 258 |

|                                                                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>ТЕМА 4.5. САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ</b>                                                                  |     |
| <b>ЗМІВІВ ІЗ ПРЕДМЕТІВ ПОБУТУ</b>                                                                                     | 258 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                              | 260 |
| <b>ТЕМА 4.6. САНІТАРНО-ВІРУСОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ ХАРЧОВИХ ПРОДУКТІВ</b>                                               | 261 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                              | 265 |
| <b>Висновки</b>                                                                                                       | 265 |
| <b>РОЗДІЛ V. СПЕЦІАЛЬНА ВІРУСОЛОГІЯ</b>                                                                               | 267 |
| <b>ТЕМА 5.1. ДНК-ГЕНОМНІ ВІРУСИ</b>                                                                                   | 267 |
| 5.1.1. Родина <i>Poxviridae</i> (поксвіруси)                                                                          | 267 |
| Вірус нодулярного дерматиту ( <i>Infectious nodular dermatitis virus</i> )                                            | 269 |
| Вірус міксоми ( <i>Muxoma virus</i> )                                                                                 | 272 |
| 5.1.2. Родина <i>Asfarviridae</i> (асфарвіруси)                                                                       | 275 |
| Вірус африканської чуми свиней ( <i>African swine fever virus</i> )                                                   | 276 |
| 5.1.3. Родина <i>Herpesviridae</i> (герпесвіруси)                                                                     | 283 |
| Альфагерпесвірус свиней 1 ( <i>Suid alphaherpesvirus 1</i> )                                                          | 285 |
| Альфагерпесвірус ВРХ 1 ( <i>Bovine alphaherpesvirus 1</i> )                                                           | 290 |
| Альфагерпесвіруси коней 1 і 4 ( <i>Equid alphaherpesviruses 1, 4</i> )                                                | 295 |
| Альфагерпесвіруси курячих 2 і 3 ( <i>Gallid alphaherpesviruses 2, 3</i> )                                             | 300 |
| 5.1.4. Родина <i>Adenoviridae</i> (аденовіруси)                                                                       | 306 |
| Мастаденовіруси ВРХ А, В і С, атаденовірус ВРХ D<br>( <i>Bovine mastadenoviruses A, B, C, Bovine atadenovirus D</i> ) | 307 |
| 5.1.5. Родина <i>Parvoviridae</i> (парвовіруси)                                                                       | 310 |
| Амдопарвовірус м'ясоїдних 1 ( <i>Carnivore atdoparvovirus 1</i> )                                                     | 311 |
| Питання для обговорення та самоперевірки                                                                              | 315 |
| <b>ТЕМА 5.2. РНК-ГЕНОМНІ ВІРУСИ</b>                                                                                   | 316 |
| 5.2.1. Родина <i>Paramyxoviridae</i> (параміксовіруси)                                                                | 316 |
| Респіровірус ВРХ 3 ( <i>Bovine respirovirus 3</i> )                                                                   | 317 |
| Ортоавулавірус птахів 1 ( <i>Avian orthoavulavirus 1</i> )                                                            | 321 |
| 5.2.2. Родина <i>Rhabdoviridae</i> (рабдовіруси)                                                                      | 327 |
| Ліссавірус сказу ( <i>Rabies lyssavirus</i> )                                                                         | 328 |
| 5.2.3. Родина <i>Orthomyxoviridae</i> (ортоміксовіруси)                                                               | 336 |
| Вірус грипу А ( <i>Influenzavirus A</i> )                                                                             | 338 |
| 5.2.4. Родина <i>Coronaviridae</i> (коронавіруси)                                                                     | 343 |
| Альфакоронавірус 1 ( <i>Alphacoronavirus 1</i> )                                                                      | 344 |
| 5.2.5. Родина <i>Flaviviridae</i> (флавівіруси)                                                                       | 349 |
| Пестівірус С ( <i>Pestivirus C</i> )                                                                                  | 350 |

|                                                                                              |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 5.2.6. Родина <i>Picornaviridae</i> (пікорнавіруси) . . . . .                                | 357 |
| Вірус ящуру ( <i>Foot-and-mouth disease virus</i> ) . . . . .                                | 358 |
| Тешовірус А ( <i>Teshovirus A</i> ) . . . . .                                                | 364 |
| 5.2.7. Родина <i>Caliciviridae</i> (каліцівіруси) . . . . .                                  | 367 |
| Вірус геморагічної хвороби кролів<br>( <i>Rabbit hemorrhagic disease virus</i> ) . . . . .   | 368 |
| 5.2.8. Родина <i>Retroviridae</i> (ретровіруси) . . . . .                                    | 371 |
| Вірус лейкозу ВРХ ( <i>Bovine leukemia virus</i> ) . . . . .                                 | 373 |
| Ротавіруси А, В і С ( <i>Rotaviruses A, B, C</i> ) . . . . .                                 | 382 |
| 5.2.10. Родина <i>Birnaviridae</i> (бірнавіруси) . . . . .                                   | 386 |
| Вірус інфекційної бурсальної хвороби<br>( <i>Infectious bursal disease virus</i> ) . . . . . | 387 |
| Питання для обговорення та самоперевірки . . . . .                                           | 391 |
| <b>ТЕМА 5.3. ПАТОГЕННІ ПРИОНИ</b> . . . . .                                                  | 392 |
| Питання для обговорення та самоперевірки . . . . .                                           | 401 |
| <b>ТЕМА 5.4. КЛІНІЧНІ ПРОЯВИ ВІРУСНИХ І ПРИОНОВИХ ІНФЕКЦІЙ ТВАРИН</b> . . . . .              | 401 |
| Питання для обговорення та самоперевірки . . . . .                                           | 408 |
| Висновки . . . . .                                                                           | 408 |
| <b>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ</b> . . . . .                                              | 410 |
| <b>ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК</b> . . . . .                                                         | 412 |

## ПЕРЕДМОВА

Віруси є облігатними внутрішньоклітинними генетичними паразитами, які повсюдно поширені серед тварин, рослин, грибів, найпростіших, бактерій та архей. Віруси є повноправними представниками різноманіття живої природи на різних рівнях організації життя і невід'ємною частиною біоценозів. Вони підтримують екологічну рівновагу, впливаючи на чисельність популяцій своїх хазяїв, і є резервуаром генетичної різноманітності на Землі.

Віруси посідають вагоме місце в інфекційній патології людини і тварин, зумовлюючи епідемічні та епізоотичні спалахи небезпечних захворювань (у тому числі зооантропонозів). Віруси контамінують об'єкти довкілля і харчову продукцію, чим створюється потенційна епідемічна небезпека. Без чіткого розуміння природи, біології та екології вірусів, механізмів патогенної дії їх на організм неможливо здійснювати фаховий контроль за вірусними інфекціями.

Навчальна дисципліна «Ветеринарно-санітарна вірусологія» – важливий елемент у підготовці висококваліфікованих фахівців зі спеціальності 212 «Ветеринарна гігієна, санітарія і експертиза». Основними завданнями, які стоять перед студентами при вивченні дисципліни, є: 1) пізнання фундаментальних властивостей вірусів, які мають ветеринарно-санітарне значення; 2) вивчення етіології, патогенезу, засобів імунoproфілактики та методів індикації збудників актуальних вірусних інфекцій тварин; 3) вивчення закономірностей циркуляції патогенних для людини вірусів у об'єктах довкілля (вода, ґрунт, повітря, предмети побуту) і харчових продуктах; 4) засвоєння методів санітарно-вірусологічного дослідження об'єктів довкілля і харчових продуктів.

У результаті вивчення навчальної дисципліни «Ветеринарно-санітарна вірусологія», студенти повинні знати: фундаментальні основи біології вірусів; таксономію та номенклатуру вірусів; популяційну генетику й екологію вірусів; етіологію та патогенез вірусних інфекцій тварин, механізми противірусного імунітету і засоби імунoproфілактики; методи індикації вірусів у патологічному матеріалі від хворих і загинув тварин;

методи санітарно-вірусологічного дослідження об'єктів довкілля і харчових продуктів.

Студенти повинні *вміти*: правильно відбирати для лабораторного дослідження проби матеріалу від хворих і загинув тварин, з об'єктів довкілля і харчових продуктів; складати план лабораторного дослідження; засвоїти методи швидкої індикації вірусів безпосередньо в досліджуваних пробах, ізоляції вірусів у чутливих лабораторних об'єктах та методи серологічної ідентифікації вірусів і специфічних антитіл; аналізувати та узагальнити результати лабораторного дослідження і на цій основі зробити висновок про потенційну епідемічну небезпеку.

Всі розділи підручника написані його авторами консолідовано: розділи 1–3 – Скибіцький В.Г., Калініна О.С., Козловська Г.В.; розділ 4 – Козловська Г.В., Калініна О.С., Скибіцький В.Г.; розділ 5 – Калініна О.С., Козловська Г.В., Скибіцький В.Г.

# Розділ I

## БІОЛОГІЯ ВІРУСІВ

**Навчальні цілі розділу:** ознайомитися з історією відкриття вірусів, досягненнями та актуальними завданнями вірусології, роллю вірусів у інфекційній патології людини і тварин; пізнати природу і гіпотези походження вірусів, їхні кардинальні відмінності від клітинних форм життя; знати фізичну структуру, хімічний склад та особливості репродукції вірусів; засвоїти основи популяційної генетики вірусів; знати сучасну класифікацію та номенклатуру вірусів, основні таксономічні ознаки родин вірусів людини і тварин.

### ТЕМА 1.1. ВВЕДЕННЯ У ВІРУСОЛОГІЮ

#### 1.1.1. Історія розвитку вірусології

Вірусологія як нова галузь інфекційної патології виникла наприкінці XIX століття, коли стало зрозуміло, що багато поширених заразних хвороб людини, тварин і рослин спричиняються патогенами, відмінними від бактерій і найпростіших. З часу відкриття вірусів минуло вже 128 років. І дотепер не послаблюється увага науковців всього світу до цих унікальних об'єктів органічного світу, які перебувають на межі між живою й неживою матерією і не здатні проявляти будь-які ознаки життя поза клітинами.

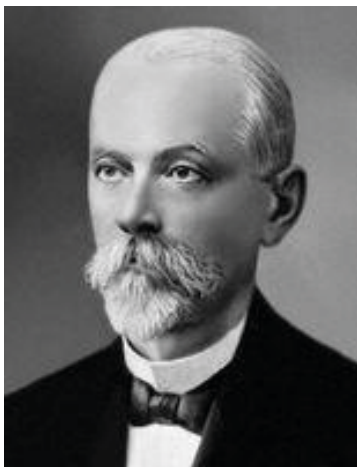
Ця негасима увага до вірусів зумовлена двома основними причинами. Насамперед, віруси були й залишаються одними з основних збудників інфекційних захворювань людини і тварин. Достатньо згадати одну з найдревніших і найстрашніших хвороб в історії людства – *натуральну віспу*, описану за 4 тис. років до н.е. в країнах Близького Сходу. Саме віспа стала першою інфекційною хворобою, проти якої були розроблені ефективні засоби імунoproфілактики, що дало змогу ліквідувати її в цілому світі. *Поліомієліт* 3,5 тис. років тому назад уражав дітей Древнього Єгипту і в середині XX століття становив серйозну загрозу людству. Створення поліовакцини стало справжнім тріумфом вірусологів і радикальним засобом боротьби з цією небезпечною хворобою. Найбільш масова вірусна інфекція людини – *грип*, незважаючи на невтомні зусилля науковців багатьох країн, ще не переможена. Чумою XX століття назвали *СНІД*, а чумою

XXI століття – COVID-19; це одні з найнебезпечніших сучасних захворювань людини. Загально визнано існування *онкогенних вірусів*, які спричинюють злоякісні пухлини у тварин і людини. Поширені *вірусні інфекції тварин і рослин* завдають сільському господарству значних економічних збитків та зменшують продовольчі ресурси людства.

Неослабна увага до вірусів не обмежується лише їхньою провідною роллю в інфекційній патології людини, тварин і рослин. Як найбільш просто організовані форми життя, віруси є незамінними, самою природою створеними моделями, що допомагають вирішувати фундаментальні питання біології.

Слово «*virus*» латинського походження і буквально означає «*отрута*». Вірусологія зародилася в надрах мікробіології. Історія її досить незвичайна. Першу в світі вакцину – проти натуральної віспи – розробив видатний англійський лікар Е. Дженнер у 1796 р. із лімфи телят, хворих на коров'ячу віспу. Це було за 96 років до відкриття вірусів. Другу вірусну вакцину – антирабічну (проти сказу) – отримав на кролях знаменитий французький учений, основоположник наукової мікробіології та імунології Л. Пастер у 1885 р., за сім років до відкриття вірусів.

Це без перебільшення епохальне відкриття належить видатному російському вченому – ботаніку Д.Й. Івановському (1864–1920 рр.). У 1887 р., вивчаючи мозаїчну хворобу тютюну, він встановив, що збудник невидимий у світловому мікроскопі, не росте на штучних живильних середовищах і проходить через бактеріальні фільтри. Про результати досліджень Д.Й. Івановський доповів 12 лютого 1892 р. у Російській академії наук та опублікував у праці під назвою «Про дві хвороби тютюну». В ній уперше було описано основні ознаки збудника тютюнової мозаїки, які тривалий час залишалися єдиними критеріями для зарахування інфекційних агентів до вірусів: фільтрівність і нездатність рости на штучних живильних середовищах. Д.Й. Івановський назвав збудника *фільтрівним вірусом*.



Д.Й. Івановський (1864–1920)

Наукові кола не надали серйозної уваги цьому відкриттю на фоні блискучих успіхів мікробіології того часу. В 1898 р. авторитетний німецький

мікробіолог Ф. Леффлер разом із П. Фрошем відкрили новий фільтрівний збудник – вірус ящуру, а в 1901 р. американський військовий лікар В. Рід виявив перший вірус людини – збудник жовтої гарячки. Ці сенсаційні відкриття підтвердили концепцію Д.Й. Івановського, представлену в 1892 р.

Отже, Д.Й. Івановський відкрив віруси – нову форму існування органічної матерії, дав критерії та методи їхньої індикації, заклав основи низки наукових напрямків у вірусології, а саме: вивчення природи вірусів, цитопатології вірусних інфекцій, фільтрівних форм мікроорганізмів, хронічного і латентного вірусоносійства.

Авторитетний нідерландський мікробіолог М. Бейерінк, автор концепції *contagium vivum fluidum*, якому багато зарубіжних учених приписували честь відкриття вірусу тютюнової мозаїки, визнав у 1899 р. пріоритет Д.Й. Івановського. Всесвітньо відомий американський вірусолог і біохімік В. Стенлі в 1935 р. виділив вірус тютюнової мозаїки в кристалічному вигляді й отримав за це в 1946 р. Нобелівську премію, теж визнав пріоритет Д.Й. Івановського. Він сказав: «Є значні підстави вважати Івановського батьком нової науки – вірусології, яка представляє в теперішній час поле діяльності великого і важливого значення. Право Івановського на славу росте з роками. Я вважаю, що його відношення до вірусів треба розглядати в такому аспекті, як ми дивимося на відношення Пастера і Коха до бактерій».

Упродовж 1902–1905 рр. було встановлено вірусну етіологію чуми ВРХ, свиней і м'ясоїдних, віспи овець, кіз і птахів, хвороби Ауескі, інфекційної анемії коней. У 1908 р. данські науковці В. Еллерман і О. Банг довели вірусну природу лейкозу курей. Проте ці дослідження не отримали належної оцінки, оскільки лейкози тривалий час не зараховували до неопластичних хвороб. У 1911 р. було відкрито перший офіційно визнаний онкогенний вірус саркоми Рауса, названий на честь автора. У 1966 р. американський вірусолог П. Раус отримав за це відкриття Нобелівську премію. У 1915 р. англійський мікробіолог Ф. Туорт уперше спостерігав феномен бактеріофагії в культурі стафілококів, а в 1917 р. канадський мікробіолог Ф. д'Ерель виділив вірус, що уражав бактерії (дизентерійний бактеріофаг).

Отже, за короткий історичний проміжок часу – всього 25 років – було відкрито основні групи вірусів рослин, тварин, бактерій і людини.

Стрімкий розвиток вірусології нерозривно пов'язаний із впровадженням нових методів і техніки вірусологічних досліджень і насамперед – методів виділення й культивування вірусів у лабораторних умовах. Як у жодній іншій науці, у вірусології простежується швидка і чітка зміна рівнів пізнання дослідного об'єкта – від рівня організму до субмолекулярного.