

ГЕНЕТИЧНІ МАРКЕРИ В СЕЛЕКЦІЇ ТА ЗБЕРЕЖЕННІ ГЕНОФОНДУ БУРОЇ ХУДОБИ СУМСЬКОГО РЕГІОНУ

Хмельничий Леонтій Михайлович

доктор сільськогосподарських наук, професор
Сумський національний аграрний університет
ORCID: 0000-0001-5175-1291
E-mail: khmelnychy@ukr.net

Павленко Юлія Миколаївна

кандидат сільськогосподарських наук, доцент
Сумський національний аграрний університет
ORCID: 0000-0002-4128-122X
E-mail: jasjulia@ukr.net

У статті, на підставі ретроспективних та сучасних досліджень, розглянуто важливе проблемне питання щодо збереження генофонду локальної лебединської породи в аспекті використання генетичних маркерів. За використання поліморфізму груп крові доведено, що згідно з коефіцієнтом гомозиготності C_a , який становив від 0,052 до 0,139, генофонд лебединської породи загалом має високий резерв генетичної мінливості. Розподіл антигенів і алелів груп крові у порід бурої худоби різних країн селекції (бура швіцька Німеччини та Австрії та лебединська Сумського регіону) свідчить про їх генетичну спільність у зв'язку з чим отримані популяції слід розглядати як споріднені відріддя бурої швіцької породи. Дослідження генетичної структури стада лебединської худоби ПСП «Комишанське» за 10 мікросателітними маркерами засвідчило, що популяція перебуває в стані генетичної рівноваги, а середня величина показника індексу фіксації Райта свідчить про тенденцію до збільшення кількості гомозиготних особин (інбридинг).

Ключові слова: лебединська порода, групи крові, мікросателітні маркери, поліморфізм, генофонд

DOI: <https://doi.org/10.32845/bsnau.lvst.2021.3.1>

Інтенсифікація селекційного процесу у тваринництві несе в собі безліч ризиків. Один з них – це скорочення національних генетичних ресурсів або генофондів тварин. Світовий і вітчизняний досвід показують, що втрата породного розмаїття являється не тільки втратою унікальної і безцінної генетичної різноманітності, але й звуженням генетичного потенціалу, що принципово обмежує можливості селекційної роботи, процеси створення нових та удосконалення існуючих порід у сьогоденні та майбутньому [7].

Створення ряду нових спеціалізованих молочних порід в Україні супроводжується одночасним зменшенням поголів'я вітчизняних локальних порід, які характеризуються високою резистентністю, невибагливістю до корму та умов утримання, міцністю конституції, тривалістю продуктивного використання, оптимальною відтворювальною здатністю, якістю продукції тощо. Тобто, нечисленні локальні породи залишаються носіями цінних спадкових ознак і генних комплексів, без яких подальший породотворний процес був би одностороннім. Проте, ці породи не можуть конкурувати з комерційними спеціалізованими породами за більшістю ознак продуктивності, які визначають їх економічну перевагу. Отже, відбувається різке скорочення чисельності поголів'я та мережі племінних господарств. Гостро постає проблема збереження генофонду нечисленних місцевих порід тварин, зникнення яких призводить до зменшення біологічного різноманіття генетичних ресурсів тварин і, що найголовніше, призводить до втрати культурної спадщини нації [7].

Наразі селекційна робота у молочному скотарстві нерозривно зв'язана з використанням досягнень сучасної генетики, включенням їх у програми поліпшення і створення нових порід, типів та ліній. У практичній селекції ефективно використовуються імуногенетичні та цитогенетичні методи.

Так у селекції великої рогатої худоби уже тривалий

період успішно використовуються групи крові у якості імуногенетичних маркерів [3, 5, 8]. Широке використання поліморфізму груп крові завдячує їхній мінливості, кодомінантному успадкуванню, коли два алеля батьків взаємно домінують, незмінюваності упродовж життя тварини та відносно простому методу їх визначення.

Визначення генетичних маркерів (антигенних факторів та алелів груп крові) дозволяє прослідкувати їхнє успадкування із покоління в покоління, установлювати розподіл генетичного матеріалу, локалізованого у маркірованих ними хромосомах при характеристиці порід, ліній та родин. Таким чином, використання імуногенетичних досліджень у селекції дозволяє вивчати особливості генетичної структури порід.

На основі вивчення алелофонду порід створюються передумови для застосування імуногенетичних даних з метою характеристики генотипів певних тварин. Особливо це важливо при схрещуванні, коли маркується спадковий матеріал не окремих особин, а цілих порід. На рівні порід генетичні маркери застосовують при визначенні спільності походження, вивченні генезису та шляхів еволюції, доповнюючи результати генеалогічних та екстер'єрних обстежень.

Очевидно, для того щоб зберегти породи тварин, фундаментальною умовою стає визначення методів і принципів виявлення їх генетичної своєрідності. Дослідження генетичної структури локальних порід різних видів сільськогосподарських тварин, за допомогою популяційно-генетичних методів, необхідні для створення генетично обґрунтованих програм з виявлення генетичної мінливості з метою подальшого зберігання і використання, у тому числі для потреб як сучасного агропромислового комплексу, так і традиційного тваринництва.

Для вирішення цілої низки проблем в аспекті збереження локальних порід, що пов'язані з науковим забезпе-

ченням селекційної роботи, зокрема паспортизації порід, визначення рівня консолідованості створюваних селекційних груп та ступеня генетичної диференціації популяцій наразі широко використовують окремий клас молекулярно-генетичних маркерів – мікросателіти. Завдяки високому рівню поліморфності мікросателітних маркерів, що відображається в істотно більшій, відносно класичних біалельних систем, кількості алелів на локус, мікросателіти використовують як досить тонкий та ефективний інструмент вивчення генетичної мінливості [9, 11, 14, 15].

В аспекті реалізації програми щодо збереження порід бурої худоби в Сумському регіоні – лебединської та української бурої молочної, досить важливо визначити на генетичному рівні ступінь їхньої спорідненості з метою визначення напрямку та методів селекції на перспективу.

Матеріали та методи досліджень. Матеріалом для роботи став аналіз наукових досліджень вітчизняних та зарубіжних авторів, які завдяки генетичним маркерам вивчали генофонд бурих порід.

Результати досліджень. Проведені дослідження з вивчення генофонду лебединської худоби на період її консолідованості в господарствах сумського регіону за використання поліморфізму груп крові [2, 6] засвідчили, що підвищену частоту у більшості стад у системі груп крові В мали алелі $BGY_2E_2'O'$, $BGE_2'O'$, OTY_2K' , O' , b . Про ступінь генетичної консолідованості тварин піддослідних стад дає уявлення коефіцієнт гомозиготності C_a , який становив від 0,052 до 0,139, що свідчить про досить високий резерв генетичної мінливості генофонду лебединської породи в цілому. При дослідженні бугаїв-плідників окремих ліній у лебединській породі встановлено, що коефіцієнт гомозиготності у межах досліджуваних ліній становив від 0,060 до 0,219 який вказує на ступінь подібності генетичного матеріалу у різних бугаїв – продовжувачів ліній.

Важливу роль для оцінки генотипових особливостей тварин має аналіз генетичної структури провідних заводських стад. Наразі головним напрямом селекційної роботи як в Україні, так і в Сумському регіоні є удосконалення створених порід і типів на основі схрещування з поліпшувальними породами.

Найбільше інформації одержують при дослідженні алелофонду порід за системою В груп крові, що створює певну основу для використання генетичних маркерів у селекційній роботі. При цьому важливо мати уявлення про специфічні маркери різних порід. Для бурих порід (швіцької, лебединської, бурої карпатської характерні алелі OTY , $BGKB'O'$, $E'J'$, $I_1O_1QA_1$, G_1O' , O' , Y_2 . $B_1G_2KY_2E_1F_2G'O'G'$ та інші з підвищеною частотою рецесивного алеля b [1, 4, 5].

При іншому дослідженні популяції бурої худоби [10] встановлено, що коефіцієнт відмінності між лебединською породою та швіцькою (імпорт із Німеччини) і швіцькою (імпорт із Австрії) та їхніми помісями становив 0,280 або 28,0%. Що стосується цього показника у швіців різної селекції, то він становив 25,9%. Найбільш високий коефіцієнт відмінності між лебединськими тваринами та швіцькими із Австрії – 37,0%. Встановлення особливостей розподілу антигенів і алелів груп крові у різних порід бурої худоби свідчить про їх генетичну спільність у зв'язку з чим отримані популяції слід розглядати як споріднені відріддя швіцької породи.

У зв'язку з цим автори [10] роблять висновок, що доцільно отримане від різних варіантів підбору потомство

розглядати з точки зору отримання тварин бажаного типу при створенні нової породи бурої худоби, що на сучасному рівні відповідає поставленим завданням в аспекті збереження генофонду бурої худоби у селекційних стадах Сумського регіону.

Для дослідження генетичної структури популяції лебединської худоби ПСП «Комишанське» було використано у сукупності 10 мікросателітних маркерів, згідно рекомендацій FAO-ISAG (ETH225, BM2113, ETH3, BM1818, BM1824, ILSTS006, INRA023, TGLA53, TGLA122, ETH10) [12].

Отримані дані генетичної структури дослідної популяції лебединської породи за комплексом мікросателітних локусів є цінним джерелом інформації в розрізі питання збереження її генофонду. Рівень алельного різноманіття мікросателітів, як селекційно-нейтральних молекулярних маркерів, можна у перспективі використати для контролю генетичних процесів при відтворенні популяції тварин. Це особливо актуально для малочисельних порід, які знаходяться під загрозою зникнення.

За результатами досліджень [13] було встановлено, що переважна більшість досліджених локусів (за виключенням ETH3) належить до інформативно цінних маркерів ($PI_C > 0,5$). Найбільш поліморфними виявилися локуси TGLA053 (8 алелів), BM2113 (6) та ETH3(6). В цілому, мінімальна кількість алелів (4) зафіксована в 50 % локусів. За розрахованими основними популяційно-генетичними параметрами досліджуваних локусів виявлено, що найвищі значення показників гетерозиготності (H_e) і ефективної кількості алелів (n_e) були властиві локусам BM2113, ILSTS006, TGLA053 та ETH225.

За винятком локусів ETH3 та BM1818 дослідна група тварин лебединської породи піддослідного стада ПСП «Комишанське» перебуває в стані генетичної рівноваги. Середня ж величина показника індексу фіксації Райта свідчить про тенденцію до збільшення кількості гомозиготних особин (інбридинг).

Не дивлячись на відсутність стратегій і законів щодо збереження генетичних ресурсів тварин, відсутності узгоджених дій на регіональному та державному рівнях, формуванні надійних і сучасних механізмів збереження та управління породним різноманіттям, до головних завдань задля стійкого збереження національних генетичних ресурсів бурої худоби варто віднести: проведення генетичного моніторингу, каталогізація і паспортизація, створення комп'ютерних баз даних, генофондних і колекційних господарств, генетичних банків, генетико-селекційних планів щодо збереження та управління цими породами.

Сучасну стратегію при селекції порід бурої худоби необхідно проводити у двох напрямках.

1. Селекція на поліпшення лебединської та української бурої молочної порід з використанням різних варіантів схрещування з поліпшувальною породою різних країн селекції: ввідне, реципрокне, лінійне, створення популяцій запланованої кровності з добром тварин бажаного типу.

2. Селекція, спрямована на збереження і підтримання генофонду кожної породи з широкою мінливістю. Основний метод при збереженні місцевих порід – чистопородне розведення.

Критеріями добору в генофондному стаді (породі) повинні бути ознаки, які б не суперечили збереженню даної популяції, її генотипової та фенотипової структури. Най-

Вісник Сумського національного аграрного університету

більш загальними критеріями при збереженні локальних порід є: життєздатність, адаптивність, стан здоров'я, відтворювальна здатність, а також унікальний генетичний поліморфізм на молекулярному і морфологічному рівнях. При збереженні породи в якості потенціального матеріалу для подальшого використання у селекції необхідно зберегти весь її генофонд, оскільки не відомо, якими саме генами або їх поєднаннями визначаються господарськи корисні ознаки та властивості породи, і тим більше, що може виявитися найбільш корисним при появі нових селекційних завдань або при зміні технологічних умов.

Втрата генетичної різноманітності і зниження адаптивної пластичності – два наріжних камені при збереженні локальних порід тварин. Теоретичне і практичне вирішення цієї науково-соціальної проблеми пов'язано з необхідністю

використання різних наукових методів, від популяційної генетики до традиційної селекції.

Висновки. Встановлення особливостей розподілу антигенів і алелів груп крові у різних порід бурої худоби свідчить про їх генетичну спільність у зв'язку з чим отримані популяції слід розглядати як споріднені відріддя швицької породи. Разом з тим, мінливість генетичної структури, згідно з істотною кількістю алельних генів лише у межах системи В, дозволяє підтримувати фенотипову різноманітність стад та надає широкі можливості для добору та підбору тварин бажаного типу.

Для моніторингу гетерозиготності та інбридингу в процесі секційної роботи зі збереження генофонду лебединської породи доцільно та ефективно використовувати сучасні молекулярно-генетичні маркери ДНК.

Список використаної літератури:

1. Андреева С. А., Гонтов М. Е., Дмитриева В. И., Кольцов Д. Н. Аллели EAB-локуса групп крови в маркировании скота племенных стад бурой швицкой породы. Сборник научных трудов Северо-Кавказского научно-исследовательского института животноводства. 2017. Т. 2. № 6. С. 4-8.
2. Байда В. І., Подоба Б. Є., Яценко В. М. Імуногенетична характеристика лінії Девіза 2769 у лебединській породі. Молочно-м'ясне скотарство : респ. міжвід. темат. наук. зб. / М-во сіл. госп-ва УРСР, Наук.-досл. ін-т тваринництва Лісостепу і Полісся УРСР. К. : Урожай, 1977. Вип. 43. С. 66–70.
3. Букаров Н., Силкина С. Генетический мониторинг в молочном скотоводстве с использованием маркерных групп крови. Молочное и мясное скотоводство. 2011. № 7. С. 14-16.
4. Гонтов М. Е., Кольцов Д. Н., Чернушенко В. К., Дмитриева В. И. Иммуногенетический мониторинг при выведении и совершенствовании типа «Смоленский» бурого швицкого скота в Смоленской области. Достижения науки и техники АПК. 2011. №3. С. 54-56.
5. Подоба Б. Є., Качура В.С., Дідик М.В. Генетична експертиза у скотарстві. К. : Урожай, 1991. 176 с.
6. Подоба Б. Є., Місостова Н. В., Собур О. І. Вивчення генофонду лебединської худоби. Молочно-м'ясне скотарство : респ. міжвід. темат. наук. зб. / М-во сіл. госп-ва УРСР, Наук.-досл. ін-т тваринництва Лісостепу і Полісся УРСР. К. : Урожай, 1981. Вип. 55. С. 56–60.
7. Програма збереження генофонду локальних і зникаючих порід сільськогосподарських тварин в Україні на 2017-2025 роки / М. В. Гладій, Ю. П. Полупан, Д. М. Басовський, Л. В. Вишневецький, С. І. Ковтун, О. В. Сидоренко, Б. Є. Подоба, О. Д. Бірюкова, Н. Л. Резникова, С. Л. Войтенко, П. П. Джус, С. В. Кузєбний, П. І. Шаран, О. В. Кругляк, А. П. Кругляк, Ю. В. Мільченко, С. В. Прийма, Ю. М. Резникова, І. С. Мартинюк, О. М. Жукорський, О. І. Костенко, М. І. Башенко, М. М. Кваша, О. В. Романова, В. І. Ладика, Л. М. Хмельничий, Ю. В. Вдовиченко, В. С. Козирь, О. В. Денисюк, О. О. Катеринич. Суми, 2018. 63 с.
8. Силкина С. Ф., Букаров Н. Г., Белов Д. Е. Маркерный анализ в молочном скотоводстве с использованием групп крови. Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. 2013. Т. 3. № 6. С. 243-245.
9. Шельов А. В. Поліморфізм мікросателітних локусів ДНК у різних видів сільськогосподарських тварин. Розведення і генетика тварин. 2015. Вип. 50. С. 183–190.
10. Шемигон А. И., Сирацкий И. З., Подоба Б. Е. Сравнение сходства генетической структуры популяций бурого скота. Молекулярно-генетические маркеры животных : тез. докл. II Международной конф. / УААН, Ин-т агрокол. и биотехнол. К., 1996. С. 104.
11. Debrauwere H., Gendrel C. G., Lechat S., Dutreix M. Differences and similarities various tandem repeat sequences: minisatellites and microsatellites. Biochimie. 1997. Vol. 79. P. 577–586.
12. FAO. 2011. Molecular genetic characterization of animal genetic resources. FAO animal production and health guidelines. No. 9. Rome, Italy. URL: <http://www.fao.org/docrep/014/i2413e/i2413e00.pdf> (Last accessed: 25.10.2017).
13. Ladyka V. I., Khmelnychi L. M., Lyashenko Y. V., & Kulibaba R. O. Analysis of the genetic structure of a population of Lebedyn cattle by microsatellite markers. Regulatory Mechanisms in Biosystems, 2019. 10(1), pp. 45–49. doi:10.15421/021907
14. Mishra S. P., Mishra C., Mishra D. P., Rosalin B. P., Bhuyan C. Application of advanced molecular marker technique for improvement of animal: A critical review. Journal of Entomology and Zoology Studies. 2017. Vol. 5 (5). P. 1283–1295.
15. Senan S., Kizhakayil D., Sasikumar B., Sheeja T.E. Methods for development of microsatellite markers: an overview. Not Sci Biol. 2014. Vol. 6 (1) P. 1–13.

References:

1. Andreeva, S. A., Gontov, M. E., Dmitrieva, V. I. and Kol'cov, D. N., 2017. Alleli EAV-lokusa grupp krovi v markirovanii skota plemennyh stad buroj shvickoj porody [Alleles of the EAB locus of blood types in the marking of cattle of breeding herds of brown Swiss breed]. Sbornik nauchnyh trudov Severo-Kavkazskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zhivotnovodstva, no. 6. pp. 4–8.

2. Baida, V. I., Podoba, B. Ye. and Yashchenko, V. M., 1977. Imunohenetychna kharakterystyka linii Deviza 2769 u lebedynskii porodi [Immunogenetic characteristics of the Deviza line 2769 in Lebedyn breed]. *Molochno-miasne skotarstvo : resp. mizhvid. temat. nauk. zb. M-vo sil. hosp-va URSS, Nauk.-dosl. in-t tvarynnytstva Lisostepu i Polisia URSS. K. : Urozhai*, issue 43, pp. 66–70.
3. Bukarov, N. and Silkina, S., 2011. Geneticheskiy monitoring v molochnom skotovodstve s ispol'zovaniem markernykh grupp krovi [Genetic monitoring in dairy farming using marker blood types]. *Molochnoe i myasnoe skotovodstvo*, no. 7. pp. 14–16.
4. Gontov, M.E., Koltsov, D.N., Chernushenko, V.K. and Dmitrieva, V.I., 2011. Immunogeneticheskiy monitoring pri vyvedenii i sovershenstvovanii tipa «Smolenskiy» burogo shvitskogo skota v Smolenskoj oblasti [Immunogenetic monitoring during the breeding and improvement of the "Smolensk" type of brown Swiss cattle in the Smolensk region]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, no. 3, pp. 54–56.
5. Podoba, B.Ye., Kachura, V.S. and Didyk, M.V., Henetychna ekspertyza u skotarstvi (Genetic examination in animal husbandry). K. : Urozhai.
6. Podoba, B.Ye., Misostova, N.V. and Sobur, O.I., 1981. Vychennia henofondu lebedynskoi khudoby [Study of the gene pool of Lebedyn cattle]. *Molochno-miasne skotarstvo : resp. mizhvid. temat. nauk. zb. / Nauk.-dosl. in-t tvarynnytstva Lisostepu i Polissia URSS. K. : Urozhai*, issue 55, pp. 56–60.
7. Prohrama zberezhenia henofondu lokalnykh i znykaiuchykh porid silskohospodarskykh tvaryn v Ukraini na 2017-2025 roky [Program for conservation of the gene pool of local and endangered breeds of farm animals in Ukraine for 2017-2025]. 2018. M.V. Hladii, Yu.P. Polupan, D.M. Basovskyi, L.V. Vyshnevskiy, S.I. Kovtun, O.V. Sydorenko, B.Ie. Podoba, O.D. Biriukova, N.L. Rieznykova, S.L. Voitenko, P.P. Dzhus, S.V. Kuzebnyi, P.I. Sharan, O.V. Kruhliak, A.P. Kruhliak, Yu.V. Milchenko, S.V. Pryima, Yu.M. Reznikova, I.S. Martyniuk, O.M. Zhukorskyi, O.I. Kostenko, M.I. Bashchenko, M.M. Kvasha, O.V. Romanova, V.I. Ladyka, L.M. Khmelnychi, Yu.V. Vdovychenko, V.S. Kozyr, O.V. Denysiuk, O.O. Katerynych. Sumy, 63.
8. Silkina, S.F., Bukarov, N.G. and Belov, D.E., 2013. Markernyy analiz v molochnom skotovodstve s ispol'zovaniem grupp krovi [Marker analysis in dairy farming using blood types]. *Sbornik nauchnykh trudov Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ovtsevodstva i kozovodstva*, no. 6, pp. 243–245.
9. Shelov, A.V., 2015. Polimorfizm mikrosatelitnykh lokusiv DNK u riznykh vydiv silskohospodarskykh tvaryn [Polymorphism of microsatellite DNA loci in different species of farm animals]. *Rozvedennia i henetyka tvaryn*, issue 50, pp. 183–190.
10. Shemigon, A.I., Siratskiy, I.Z. and Podoba, B.E., 1996. Sravnenie skhodstva geneticheskoy struktury populyatsiy burogo skota [Comparison of the similarity of structure of Brown cattle populations]. In: *Institute of Agroecology and Biotechnology, UAAN. Molecular genetic markers of animals, Proceedings of the II International Conference*, Kyiv, pp. 104.
11. Debrauwere, H., Gendrel, C.G., Lechat, S. and Dutreix, M., 1997. Differences and similarities various tandem repeat sequences: minisatellites and microsatellites. *Biochimie*. 79: 577–586.
12. FAO. 2011. Molecular genetic characterization of animal genetic resources. FAO animal production and health guideline. no. 9. Rome, Italy. URL: <http://www.fao.org/docrep/014/i2413e/i2413e00.pdf> (Last accessed: 25.10.2017).
13. Ladyka, V.I., Khmelnychi, L.M., Lyashenko, Y.V. & Kulibaba, R.O., 2019. Analysis of the genetic structure of a population of Lebedyn cattle by microsatellite markers. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10(1), pp. 45–49. DOI: <https://doi.org/10.15421/021907>.
14. Mishra, S.P., Mishra, C., Mishra, D.P., Rosalin, B.P. and Bhuyan, C., 2017. Application of advanced molecular marker technique for improvement of animal: A critical review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 5(5), pp. 1283–1295.
15. Senan, S., Kizhakayil, D., Sasikumar, B. and Sheeja, T.E., 2014. Methods for development of microsatellite markers: an overview. *Notulae Scientia Biologicae*, 6(1), pp. 1–13. DOI: <https://doi.org/10.15835/nsb619199>

Khmelnychi Leontii Mykhailovych, Doctor of Agricultural Sciences, Professor

Pavlenko Yuliya Mykolayivna, PhD of Agricultural Sciences, Docent

Sumy National Agrarian University (Sumy, Ukraine)

Genetic markers in the breeding and preservation of the gene pool of Brown cattle in the Sumy region

In this article, on the basis of retrospective and modern researches, was considered the important problematic question concerning preservation of a gene pool of local Lebedyn breed in the aspect of use of genetic markers. Using blood group polymorphism, it was proved that according to the coefficient of homozygosity of Ca, which ranged from 0.052 to 0.139, the gene pool of Lebedyn breed generally had a high reserve of genetic variability. The distribution of blood group antigens and alleles in Brown cattle breeds of different breeding countries (brown Swiss of Germany and Austria and Lebedyn in the Sumy region) testified about their genetic commonality and therefore the resulting populations should be considered as related offspring of brown Swiss breed. The study of the genetic structure of the Lebedyn cattle herd PSP "Komyshanske" by 10 microsatellite markers showed that the population was in a state of genetic equilibrium, and the average value of the Wright fixation index showed about tendency to increase the number of homozygous individuals (inbreeding).

Key words: Lebedyn breed, blood type, microsatellite markers, polymorphism, gene pool.

Дата надходження до редакції: 22.06.2021 р.