

ПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ БАРАНЧИКОВ ПОРОДЫ МАНЫЧСКИЙ МЕРИНОС В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГЕНОТИПОВ ГЕНА ГОРМОНА РОСТА

Л.Н. СКОРЫХ✉, В.Г. ЕВЛАГИН, Д.Д. ЕВЛАГИНА

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр» Ставропольский край, г. Михайловск; Российская Федерация;
✉ smu.sniizhk@yandex.ru

PRODUCTIVE INDICATORS OF THE MANYCH MERINO SHEEP BREED DEPENDING ON THE GENOTYPES OF THE GROWTH HORMONE GENE

L.N. SKORYKH✉, V.G. EVLAGIN, D.D. EVLAGINA

Federal State Budgetary Scientific Institution "North Caucasus Federal Scientific Agrarian Center"
Stavropol Territory, Mikhailovsk; Russian Federation; ✉ smu.sniizhk@yandex.ru

Аннотация. В статье приведены результаты генотипирования баранчиков породы манычский меринос. Выявлена специфичность аллельного спектра гена GH (гормона роста), контролирующего рост и развитие, а также оказывающего влияние на мясную продуктивность овец, выраженная в различной частоте встречаемости, как аллелей, так и генотипов. Установлена связь аллельных вариантов гена GH с показателями роста и параметрами экстерьеря.

Ключевые слова: овцы, баранчики, полиморфизм, ген, GH, генотип, порода манычский меринос, живая масса, промеры

Summary. The article presents the results of genotyping of sheep of the Manych Merino breed. The specificity of the allele spectrum of the GH (growth hormone) gene controlling growth and development, as well as influencing the meat productivity of sheep, was revealed, expressed in different frequency of occurrence of both alleles and genotypes. The connection of allelic variants of the GH gene with growth indicators and exterior parameters has been established.

Keywords: sheep, sheep, polymorphism, gene, GH, genotype, breed manych merino, live weight, measurements

Введение. Овцеводство является одной из отраслей животноводства, которое отличается большим разнообразием продукции, способностью эффективно производить её за счёт использования природных и кормовых ресурсов в условиях их ограниченной доступности и недоступности для других видов сельскохозяйственных животных [1]. Однако в последние годы во всем мире наметилась тенденция к увеличению производства баранины, чем объясняется повышение доли специализированных мясных пород и возрастающие требования к мясной продуктивности овец мясо-шерстного и шерстного направления продуктивности [2].

Основной задачей овцеводства как сельскохозяйственного сектора является обеспечение населения высококачественным мясом, а также разработка путей

более эффективного использования генофонда имеющихся пород овец с целью повышения уровня и качественных характеристик баранины [3].

Манычский меринос, отечественная тонкорунная порода овец шерстного направления продуктивности. Преимущества породы, в том, что она характеризуется высоким настригом и качеством шерсти, в сочетании с хорошими мясными качествами.

Поэтому с целью повышения производства и улучшения качества баранины возникает необходимость во внедрении в отрасль новых направлений. Это становится возможным благодаря сочетанию традиционных методов селекции с молекулярно-генетическими [4].

С развитием молекулярной генетики, стало возможным решение ряда задач селекции путём использования ДНК-технологий. Поэтому в настоящее время возрастает интерес к генетическому улучшению экономически значимых признаков у овец [5, 6].

При этом наибольшую популярность приобретают генетические маркеры, взаимосвязанные с генами (генами-кандидатами), белковый продукт которых выполняет главенствующую роль в формировании или регуляции физиолого-биохимических процессов [7]. Соматотропин является важнейшим гормональным регулятором энергетического обмена. Выявлена связь полиморфизма гена гормона роста (GH) с экстерьерными показателями, молочной, шерстной и мясной продуктивностью овец. Полученные экспериментальные данные на овцах свидетельствуют о том, что суперэкспрессия гена GH способствует ускоренному росту и развитию организма [8, 9, 10].

В связи с вышеизложенным, цель настоящей работы заключалась в изучении интенсивности роста, экстерьерных особенностей баранчиков породы манычский меринос в зависимости от генотипов гена гормона роста.

Материал и методы исследования. Научно-производственный опыт проводился в условиях

колхоза-племзавода им. Ленина Анапсенковского района Ставропольского края. Объектом исследования являлся молодняк овец (баранчики, $n = 100$) породы маньчжский меринос. В качестве биоматериала для проведения ДНК-генотипирования у животных использовалась кровь, забор которой был выполнен из яремной вены баранчиков, в возрасте 2,5 мес. Пробы крови отбирали в закрытые системы забора крови S-Monovette® производства SARSTEDT (Германия) с антикоагулянтom ЭДТА. Молекулярно-генетические исследования проводились, в лицензируемой (свидетельство ПЖ-77 № 010734 от 03.04.2023 г.) лаборатории иммуногенетики и ДНК-технологий отдела генетики и биотехнологии ВНИИОК – филиала ФГБНУ «Северо-Кавказский ФНАЦ». Выделение ДНК из цельной крови осуществлялось с применением набора реагентов Diatom™ DNA Prep 100 (IsoGeneLab, Москва). Амплификацию фрагментов гена *GH* проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) при определенных режимах с использованием специфических праймеров. Детекцию результатов осуществляли с помощью системы гель-документации.

Динамику живой массы устанавливали по результатам индивидуального взвешивания овец при рождении, в возрасте 2,5; 4; 6 мес. (с точностью до 0,5 кг). Особенности телосложения оценивали на основании измерения промеров в возрасте шести месяцев (высота в крестце, высота в холке, косая длина туловища, ширина груди, глубина груди, обхват груди, обхват пясти, ширина в маклоках). Статистическая обработка полученных результатов исследований осуществлялась с применением программ «Microsoft Office».

Результаты исследований.

В результате проведенного генотипирования выявлен полиморфизм гена *GH* в группе баранчиков породы маньчжский меринос, представленного двумя аллелями А и В с разной частотой встречаемости. Исследования показали, что в рассматриваемой группе баранчиков установлена высокая частота встречаемости аллеля А (0,80) в 4 раза, превышающая частоту встречаемости аллеля В (0,20) (рис. 1).

Среди исследуемой выборки животных выявлено, что большая частота встречаемости наблюдалась у гомозиготного АА генотипа, который составил 63,0%, тогда как особи с гетерозиготным АВ генотипом характеризовались меньшей частотой встречаемости (34,0%), реже всего встречались баранчики с гомозиготным ВВ вариантом – 3,0%. (рис. 2).

По результатам проведенного молекулярно-генетического анализа в изучаемой выборке выявлено только три животных носителя гомозиготного GH^{BB} генотипа. Поскольку выборка животных с GH^{BB} генотипом была крайне мала, то мы посчитали целесообразным исключить эту группу овец из дальнейших исследований (табл. 1).

Поэтому дальнейшие исследования были направлены на изучение живой массы в различные возрастные периоды у исследуемой группы овец с гомозиготным GH^{AA} и гетерозиготным GH^{AB} генотипами.

Анализ сопоставления живой массы у исследуемых животных в зависимости от полиморфных

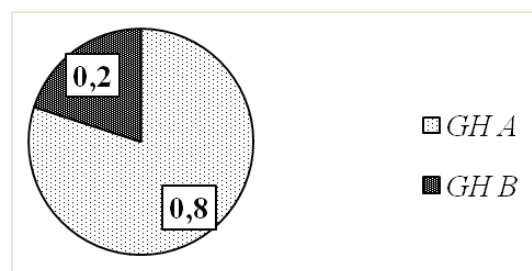


Рис. 1. Частота встречаемости аллелей гена *GH* (гормон роста)

Fig. 1. Frequency of occurrence of *GH* (growth hormone) gene alleles

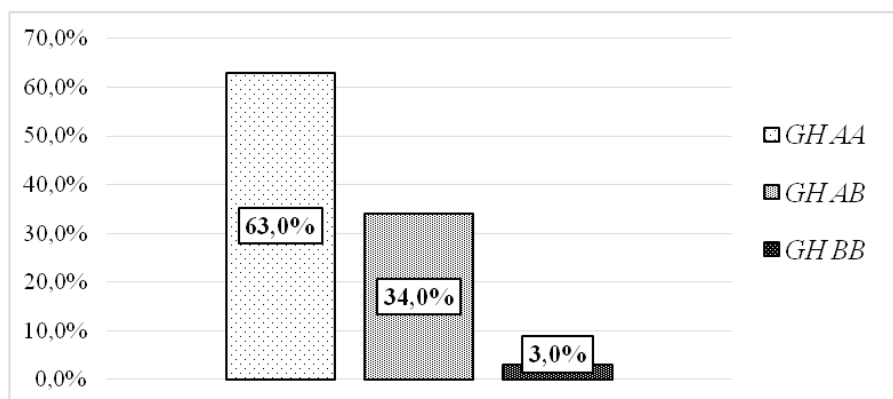


Рис. 2. Частота встречаемости генотипов гена *GH* (гормон роста)

Fig. 2. Frequency of occurrence of genotypes of the *GH* (growth hormone) gene

Таблица 1. Динамика роста баранчиков с различными генотипами по гену *GH*

Table 1. Dynamics of growth of sheep with different genotypes according to the gene *GH*

Генотип	Живая масса, кг				Среднесуточный прирост, г		
	возраст, мес.						
	при рождении	2,5	4	6	0-2,5	2,5-4	4-6
AA (n=63)	5,37±0,09	19,31± ±0,44	26,01± ±0,32	29,68± ±0,20	185,87± ±1,56	148,89± ±1,38	61,17± ±1,32
AB (n=34)	6,57± ±0,08***	21,20± ±0,43**	28,51± ±0,41***	33,50± ±0,43***	195,07± ±1,67	162,44± ±1,73	83,17± ±1,88

Примечание: разность показателей достоверна при сравнении генотипа АА с АВ: * $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$

вариантов гена GH выявил, что группа особей с гетерозиготным АВ генотипом характеризовалась большими показателями живой массы во все изучаемые возрастные периоды. Так баранчики с генотипом GH^{AB} превосходили особей с генотипом GH^{AA} по изучаемому признаку при рождении на 22,4%, в возрасте 2,5 мес. – на 9,8%; в 4 мес. (период отбивки) – на 9,6%; в 6 мес. – на 12,8%.

Выявленная закономерность по живой массе у особей с генотипом GH^{AB} отразилась и на интенсивности роста животных во все изучаемые возрастные периоды. Так, среднесуточный прирост у баранчиков с гетерозиготным генотипом GH^{AB} , в период от рождения до двух с половиной месяцев был выше, чем у молодняка с гомозиготным генотипом GH^{AA} на 5,0%.

В период от 2 до 4 мес. преимущество животных с генотипом GH^{AB} над сверстниками с генотипом GH^{AA} по среднесуточному приросту составило 9,1%. Следует отметить, что наиболее интенсивный рост молодняка овец всех исследуемых генотипов наблюдался от рождения до 4-мес. возраста. Однако у баранчиков изученных генотипов после 4-мес. возраста наблюдается снижение интенсивности роста, что связано с отъёмом ягнят от овцематок и выходом на пастбище. Но несмотря на этот переходный период

в выращивании молодняка овец превосходство баранчиков, имеющих гетерозиготный генотип GH^{AB} по среднесуточному приросту от 4 до 6 мес. сохранилось и составило 83,17 г, что на 35,9% больше в сравнении со сверстниками носителями гомозиготного GH^{AA} генотипа.

Полученные нами данные согласуются с некоторыми опубликованными результатами, в которых сообщается о превосходстве живой массы овец носителей гетерозиготного генотипа по гену гормона роста. Так, в исследованиях М.В. Абрамова и соавторов, на овцах романовской породы, наблюдается превосходство по живой массе у особей с генотипом GH^{AB} во все рассмотренные возрастные периоды [11]. Аналогичный результат был обнаружен на овцах северокавказской мясо-шерстной породы [12].

В дальнейшем нами были изучены экстерьерные особенности баранчиков в зависимости от генотипов гена GH в возрасте 6 мес. (табл. 2).

В результате сравнительного анализа установлена связь полиморфных вариантов гена GH с большинством промеров статей тела исследуемого поголовья баранчиков в 6-мес. возрасте. Наиболее значимые различия, свидетельствующие о преимуществе баранчиков-носителей GH^{AB} генотипа по сравнению с аналогами GH^{AA} отмечены по грудным промерам, характеризующим развитие грудной клетки и зависящим от развития костей осевого скелета, обладающих наибольшей степенью роста в постэмбриональный период, достоверно составившие: по глубине груди – 6,3% ($P \leq 0,05$); ширине груди – 8,4% ($P \leq 0,05$), обхвату груди за лопатками – 5,7% ($P \leq 0,01$). Кроме того, особи с гетерозиготным GH^{AB} генотипом характеризовались большими значениями такого промера как ширина в маклаках – на 7,4% ($P \leq 0,05$) по сравнению со сверстниками с гомозиготным генотипом.

Поскольку величина промеров высоты в холке и в крестце, определяется, как правило, интенсивностью развития костей периферического скелета (трубчатых костей передних и задних конечностей), то мы посчитали необходимым рассмотреть данные параметры в зависимости генотипов гена GH . Выявлено, что животные с генотипом GH^{AB} лидировали по сравнению со сверстниками носителями генотипа GH^{AA} как по промеру высота в холке на 4,4%, так и высота в крестце – на 4,0%.

По промеру косая длина туловища, определяющего развитие костей позвоночника преимущество баранчиков-носителей GH^{AB} генотипа составило на 4,1% в сравнении с аналогами GH^{AA} . Что касается промера обхвата пяти, позволяющего говорить об оценке крепости костяка, непосредственно связанного с конституцией животного, то также отмечено превосходство (на 3,6%) у баранчиков GH^{AB} генотипа над сверстниками с GH^{AA} вариантами.

Сравнением индексов телосложения баранчиков в зависимости от полиморфных вариантов гена GH в 6 мес. возрасте, выявлено, что для овец

Таблица 2. Промеры статей тела и индексы телосложения баранчиков с различными генотипами по гену GH , возраст 6 месяцев

Table 2. Measurements of body stats and indices of the physique of sheep with different genotypes according to the gene GH , age 6 months

Стати тела, см	Генотип	
	АА	АВ
Высота в холке	57,0±0,26	59,5±0,60
Обхват груди за лопатками	73,8±0,84	78,0±0,97**
Глубина груди	26,8±0,40	28,5±0,62*
Ширина груди, см	21,4±0,51	23,2±0,69*
Ширина в маклаках	12,2±0,37	13,1±0,23*
Обхват пясти, см	8,3±0,04	8,6±0,09
Высота в крестце	58,4±0,37	60,7±0,59
Косая длина туловища	59,3±0,78	61,9±0,87
Индексы телосложения, %		
Длинноногости	52,98	52,10
Тазо-грудной	175,41	177,10
Грудной	79,85	81,40
Массивности	129,47	131,09
Перерослости	102,46	102,02
Костистости	14,56	14,45
Сбитости	124,45	126,01
Растянутости	104,04	104,03

Примечание: разность показателей достоверна при сравнении генотипа АВ с АА: * $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$

GH^{AB} генотипа была характерна меньшая высоконоготность (52,10%), но большая массивность туловища (131,09%) в отличие от аналогов с генотипом GH^{AA} .

Следует отметить, что баранчики с генотипом GH^{AB} характеризовались лучшей степенью развития грудной клетки. Так грудной индекс у баранчиков с генотипом GH^{AB} был выше на 1,55 абс.%, по сравнению с особями GH^{AA} генотипа.

При рассмотрении тазо-грудного индекса у исследуемого поголовья баранчиков обнаружено, что у животных с генотипом GH^{AB} наблюдалось большее значение этого параметра на 1,69 абс.%, в отличие от особей GH^{AA} генотипа.

Индекс сбитости у животных с гетерозиготным генотипом, составил 126,01%, что на 1,56 абс.% больше, чем у молодняка носителей гомозиготного GH^{AA} генотипа.

Индекс растянутости, характеризующий развитие туловища в длину у баранчиков-носителей гомо- и гетерозиготных генотипов был одинаковым, составив 104,0%.

Существенных различий в таких индексах как: перерослости (отражающий отношение высоты в крестце к высоте в холке) и костистости (величина характеризующая относительное развитие костяка) животных носителей гетеро- и гомозиготного генотипов не было обнаружено.

Обобщая полученные результаты по рассмотрению экстерьерных особенностей баранчиков в зависимости от генотипов гена GH можно предположить, что животные-носители гетерозиготного GH^{AB} генотипа, характеризуются лучшей выраженностью мясных форм, что подтверждается индексами массивности, грудным.

Выводы. В результате проведенных исследований получены сведения о полиморфизме гена GH и его связи с показателями продуктивности баранчиков породы маньчжурский меринос. Полиморфизм гена GH в изучаемой выборке молодняка представлен двумя аллелями с разной частотой встречаемости: высокой аллеля А (0,80) и низкой аллеля В (0,20). Выявлены три генотипа АА – 63,0, АВ – 34,0, ВВ – 3,0% и определены различия в распределении частоты встречаемости генотипов в изученных полиморфных вариантах гена GH . Полученные результаты по рассмотрению роста и экстерьерных особенностей исследуемого поголовья баранчиков в зависимости от генотипов гена GH свидетельствуют, что животные-носители гетерозиготного GH^{AB} генотипа характеризовались большей величиной живой массы и среднесуточных приростов в изученные возрастные периоды, лучшим соотношением статей тела, характеризующих их как животных с хорошо выраженными признаками мясной продуктивности.

Заключение. На основании вышеизложенного можно сделать заключение, что при проведении селекции генетические маркеры могут иметь практическую значимость, позволяющую отбирать животных с высокими продуктивными качествами.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов. Финансирование работы отсутствовало.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflicts of interest. There was no funding for the work.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ostapchuk P.S., Yemelianov S.A., Skorykh L.N. et al. Model of tsigai breed meat quality improvement in pure breeding • *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 2018. Vol. 9. No. 3. Pp. 756-764.
2. Трухачев В.И., Селионова М.И., Криворучко А.Ю. и др. Генетические маркеры мясной продуктивности овец (ovisariesl.). Сообщение I. Миостатин, кальпаин, кальпастатин • *Сельскохозяйственная биология*, 2018. Т. 53. № 6. С. 1107-1119.
3. Trukhachev V.I., Selionova M.I., Krivoruchko A.Y., etc. Genetic markers of sheep meat productivity (ovisariesl.). Message I. Myostatin, calpain, calpastatin • *Agricultural Biology*, 2018. Vol. 53. No. 6. Pp. 1107-1119.
4. Shadskaja I., Kryukova E., Kaurova O. et al. Current state and prospects of development of sheep and goat breeding in the Russian Federation • *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 2015. V. 12. No. 1. P. 507-519.
5. Лушников В.П., Фетисова Т.О., Селионова М.И. и др. Полиморфизм генов соматотропина (GH), кальпастатина (CAST), дифференциального фактора роста (GDF 9) у овец татарстанской породы • *Овцы, козы, шерстяное дело*, 2020. № 1. С. 2-4.
6. Lushnikov V.P., Fetisova T.O., Selionova M.I., etc. Polymorphism of somatotropin (GH), calpastatin (CAST), differential growth factor (GDF 9) genes in sheep of the Tatarstan breed • *Sheep, goats, wool business*, 2020. No. 1. Pp. 2-4.
7. Селионова М.И., Скорых Л.Н., Фомина И.О. и др. Геномная селекция в овцеводстве • *Сборник научных трудов Всероссийского НИИ овцеводства и козоводства*, 2017. Т. 1. № 10. С. 275-280.
8. Selionova M.I., Skorykh L.N., Fominova I.O. et al. Genomic selection in sheep breeding • *Collection of scientific papers of the All-Russian Research Institute of Sheep and Goat Breeding*. – 2017. – Vol. 1. – No. 10. – pp. 275-280.
9. Malewa A.D., Hakim L., Maylinda S. et al. Growth hormone gene polymorphisms of Indonesia fat tailed sheep using PCR-RFLP and their relationship with growth traits • *Livestock Research for Rural Development*, 2014. Vol. 26. No. 6. Pp. 1-4.
10. Kolosov Y.A., Getmantseva L.V., Shirokova N.V. et al. Polymorphism of the GDF9 Gene in Russian Sheep Breeds • *Journal of cytology and histology*, 2015. Vol. 6. No. 1. Pp. 1-4.
11. Селионова М.И., Ковалев Д.А., Скорых Л.Н. и др. Исследование полиморфизма генов гормона роста, лептина у овец породы советский меринос • *Вестник АПК Ставрополя*, 2019. № 3 (35). С. 25-29.
12. Selionova M.I., Kovalev D.A., Skorykh L.N. et al. Research polymorphism of genes of growth hormone, leptin in Soviet merino sheep • *Bulletin of Agroindustrial Complex of Stavropol*, 2019. № 3 (35). Pp. 25-29.

9. Суров А.И., Гаджиев З.К., Суржикова Е.С. и др. Особенности полиморфизма генов GH-HaeIII, CAST-MspI у овец разных пород • *Аграрный научный журнал*, 2022. № 7. С. 81-84.

Surov A.I., Gadzhiev Z.K., Surzhikova E.S. et al. Features of polymorphism of GH-HaeIII, CAST-MspI genes in sheep of different breeds • *Agrarian Scientific Journal*, 2022. No. 7. Pp. 81-84.

10. Донгак М.И., Калашникова Л.А., Куликова К.А. и др. Исследование полиморфизма гена GH у овец тувинской короткожирнохвостой породы • *Вестник ИрГСХА*, 2018. № 87. С. 139-148.

Dongak M.I., Kalashnikova L.A., Kulikova K.A., et al. Investigation of polymorphism of the GH gene in sheep of the Tuvan short-tailed breed • *Bulletin of the IrGSHA*, 2018. No. 87. Pp. 139-148.

11. Абрамова М.В., Ильина А.В., Барышева М.С. и др. Оценка селекционных признаков овец романовской породы в зависимости от полиморфизма гена гормона роста • *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство*, 2022. Т. 17. № 4. С. 514-526.

Abramova M.V., Ilyina A.V., Barysheva M.S. et al. Evaluation of breeding characteristics of sheep of the Romanov breed depending on the polymorphism of the growth hormone gene • *Bulletin of the Peoples' Friendship University of Russia. Series: Agronomy and animal husbandry*, 2022. Vol. 17. No. 4. Pp. 514-526.

12. Скорых Л.Н., Скокова А.В., Омаров А.А. и др. Ассоциация между полиморфизмом генов гормона роста и лептина с параметрами мясной продуктивности у северокавказской мясо-шерстной породы овец • *Вестник АПК Ставрополя*, 2023. № 1 (49). С. 33-36. DOI 10.31279/222-9345-2023-12-49-33-36.

Skorykh L.N., Skokova A.V., Omarov A.A. et al. Association between polymorphism of growth hormone and leptin genes with meat productivity parameters in the North Caucasian meat-wool breed of sheep • *Bulletin of the Agroindustrial complex of Stavropol*, 2023. № 1 (49). Pp. 33-36. DOI 10.31279/222-9345-2023-12-49-33-36.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Лариса Николаевна Скорых, доктор биол. наук, доцент, ФГБНУ «Северо-Кавказский федеральный научный

аграрный центр», гл. науч. сотрудник отдела овцеводства и козоводства; e-mail: smu.sniizhk@yandex.ru; тел.: (8652) 71-81-55.

Виктор Григорьевич Евлагин, науч. сотрудник научно-исследовательской станции шелководства – филиала ФГБНУ «Северо-Кавказский ФНАЦ», Российская Федерация, Ставропольский край, п. Иноземцево; e-mail: gnu_rnis_silk@mail.ru, тел.: +79383542383.

Дарья Дмитриевна Евлагина, канд. биол. наук, науч. сотрудник лаборатории иммуногенетики и ДНК-технологий ВНИИОК – филиала ФГБНУ «Северо-Кавказский ФНАЦ», 355017, Российская Федерация, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 15; e-mail: d1319731@yandex.ru, тел.: +79181319731.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр» 356241, Ставропольский край, Шпаковский район, г. Михайловск, ул. Никонова, д. 49. e-mail: smu.sniizhk@yandex.ru; тел.: (8652) 71-81-55.

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Larisa N. Skorykh, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, North Caucasus Federal Scientific Agrarian Center, Head of Scientific. employee of the Department of sheep and goat breeding; e-mail: smu.sniizhk@yandex.ru; tel.: (8652) 71-81-55.

Viktor G. Evlagin, Researcher at the Sericulture Research Station – branch of the North Caucasian FNAC, Stavropol Territory, Inozemtsevo village, Russian Federation; e-mail: gnu_rnis_silk@mail.ru, tel.: +79383542383.

Daria D. Evlagina, Candidate of Biological Sciences, Researcher at the Laboratory of Immunogenetics and DNA Technologies of VNIIOK – branch of the North Caucasian FNAC, 355017, Russian Federation, Stavropol, Zootechnical lane, 15; e-mail: d1319731@yandex.ru, tel.: +79181319731.

Federal State Budgetary Scientific Institution “North Caucasus Federal Scientific Agrarian Center” 356241, Stavropol Territory, Shpakovsky district, Mikhailovsk, Nikonov str., 49; e-mail: smu.sniizhk@yandex.ru; tel.: (8652) 71-81-55.

Поступила в редакцию / Received 09.11.2023

Поступила после рецензирования / Revised 21.11.2023

Принята к публикации / Accepted 19.01.2024