

УДК: 634.0.18+581.55+51–76

## **Фрактальная модель появления проторастения**

**Галицкий В.В.\***

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения,  
Пушино, Московская область, Россия*

**Аннотация.** Опубликованная ранее секционная модель системы ветвей дерева (ель обыкновенная) была распространена на диапазон  $(0, 1)$  аллометрического параметра модели  $\mu$  (для ели  $\mu \approx 1.83$ ), связывающего величину зеленой биомассы дерева и её размер. Модель показала наличие биомассы ветвей в этом диапазоне, что указывает, согласно положениям фрактальной геометрии, на размещение зеленой биомассы в виде множества точек. В свою очередь согласно современным представлениям об эндосимбиотическом характере появления органелл в эукариотической клетке это было интерпретировано как начало эндосимбиоза цианобактерий и хозяина (протист), которое моделировалось путем размещения групп растущего числа точек на интервале при начальном ограничении количества точек в каждой группе. Ограничение связано с исходным отсутствием у протиста инфраструктуры, которая нужна для растущего числа цианобактерий. Было показано, что в процессе увеличения общего числа точек параметр  $\mu$  сначала уменьшается от 1.0 до 0.25 при фиксированном числе точек в каждой группе, а затем увеличивается до 1.0 при фиксированном числе групп. Это дает начальное торможение (замедление) роста размера проторастения (характерного геометрического размера множества точек), а затем экспоненциальный рост после удаления ограничения числа точек в каждой группе в ходе эволюции хозяина эндосимбиоза аналогично высшим растениям. Обсуждаются результаты моделирования в связи с экспериментальными данными о морфологической динамике зародыша растения в эмбриогенезе, а также о влиянии остаточного хлорофилла на прорастание семян.

**Ключевые слова:** секционная модель дерева, фрактальный параметр, множество фотосинтезирующих точек, групповое размещение, эндосимбиоз, траектория эволюции, проторастение, начальное торможение роста.

### **ВВЕДЕНИЕ**

В работе [1] была выделена секционная структура дерева с периодическим ростом, которая может быть описана простой моделью динамики биомассы<sup>1</sup> секции, использующей представление о соосных смежных виртуальных деревьях, вложенных друг в друга и периодически появляющихся на макушке дерева. Биомасса каждого следующего виртуального дерева является частью предыдущего и, соответственно, биомасса каждой секции, состоящая из биомасс ее ветвей, может быть вычислена как разность биомасс двух смежных виртуальных деревьев. Полагая динамику биомассы реального дерева известной и принимая ее для виртуальных деревьев за начальное приближение, мы можем таким образом получить динамику распределения биомассы

---

\*galvv@rambler.ru

<sup>1</sup> Биомасса понимается как физиологически активная часть полной массы дерева, часть биомассы является фотосинтезирующей (зеленой), последняя и фигурирует в тексте; фитомасса – физиологически пассивная часть полной массы.

по секциям (и высоте) реального дерева [1]. С использованием предположения о монотонности и ограниченности динамики зеленой биомассы дерева модель продемонстрировала как ряд свойств, имеющих аналоги в реальности, так и возможность получения варьированием трех параметров модели ряда распределений биомассы по высоте (секциям) дерева, которые могут ассоциироваться с довольно далекими друг от друга видами деревьев [2]. Модель была использована в качестве основы при анализе динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева с использованием диффузионной формулировки *mass-flow* механизма транспорта и показала возможность т.н. дыхательного барьера из-за степенной зависимости затрат на дыхание от величины биомассы, а также эффекта стратификации секций на чередующиеся донорные и акцепторные группы [3]. Объединение секционной модели с двумерной моделью динамики биомассы несвободно растущего дерева [4] продемонстрировало, что нижние секции дерева, растущего на ограниченной территории в сообществе, находятся в угнетении и отмирают (более быстро по сравнению с моделью свободно растущего дерева). В результате на макушке дерева появляются и растут свободно новые секции, т.е. имеет место бегущая вверх по стволу волна биомассы [5].

В работе [6] секционная модель дерева была распространена на систему ветвей дерева, которые несут зеленую биомассу соответствующих секций дерева. Приложение модели системы ветвей к натурным данным [7] о временах жизни ветвей  $t_{D,j}$  четырех порядков ( $j = 1, \dots, 4$ ) ели обыкновенной показало, что в этом случае кроме системы *регулярных* ветвей, описываемой этой моделью, необходимо учитывать также две известные особенности ели – начальное торможение роста [8] и межмутовочные ветви [9, 10]. Комбинированная модель хорошо согласуется с натурными данными и другими публикациями, модель только регулярных ветвей показывает наличие только ветвей 1-го порядка, при дополнении её субмоделью начального торможения роста имеются ветви всех 4-х порядков [6, рис. 2, а–г].

Здесь обсуждаются некоторые следствия трактовки аллометрического параметра модели  $\mu$ , связывающего зеленую биомассу  $V$  дерева с его геометрическим размером

$$V \sim H^\mu \quad (1),$$

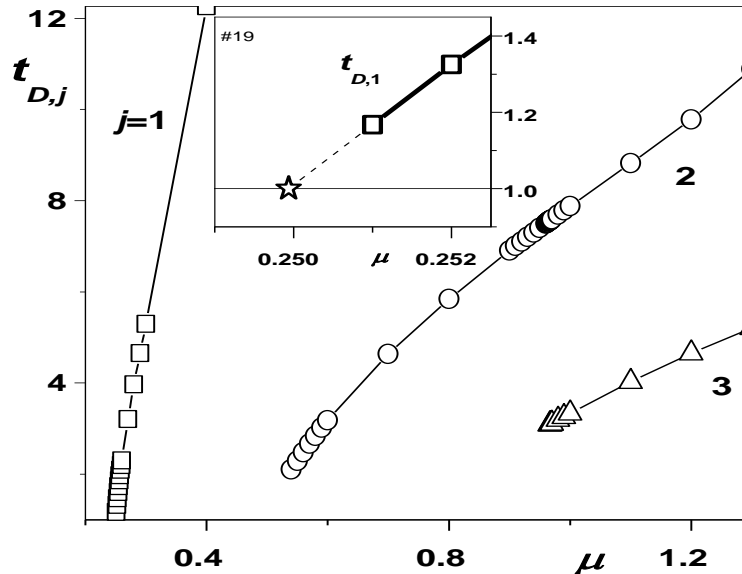
как фрактального, и распространения модели на диапазон  $\mu$  (0, 1). Для ели было получено [6] значение  $\mu \approx 1.83$ , лежащее в диапазоне [1, 2), соответствующем множеству линейных элементов (хвоя) [11].

Рисунок 1, на котором представлены зависимости времен жизни  $t_{D,j}$  ветвей порядка  $j$  от  $\mu$ , демонстрирует особенности модели системы *регулярных* ветвей дерева, дополненной субмоделью начального торможения роста, для набора параметров ели [7, 12] в диапазоне фрактального параметра  $\mu$  (0, 1), который согласно представлениям фрактальной геометрии [11] соответствует множествам, состоящим из *точечных* элементов. В этом диапазоне  $\mu$  имеются ветви первых 3-х порядков, т.е. биомасса размещена по высоте дерева в виде множества зеленых точек, чего в современной растительности визуально не наблюдается. В [12] демонстрируется, что появление ветвей порядка  $j = 1, 2$  и  $3$  в этом диапазоне  $\mu$  связано именно с учетом в модели начального торможения роста.

## О ФРАКТАЛЬНЫХ СВОЙСТВАХ ЛИНЕЙНЫХ МНОЖЕСТВ ТОЧЕК

Механизмы фотосинтеза высших растений и цианобактерий практически одинаковы. Это объясняется историей появления растений в ходе симбиоза и/или эндосимбиоза цианобактерий с протистами. Согласно [13–15], хлоропласты современных растений являются прошедшими эволюционные преобразования потомками цианобактерий, когда-то вступившими в эндосимбиоз с протистами. Таким образом, фотосинтез в растениях и сейчас осуществляется точечными элементами

(хлоропластами), размещенными в клетках зеленой биомассы растения [15, 16]. Особенности размещения точек множества в пространстве влияют на величину фрактального параметра и, таким образом, на эффективность использования растением солнечного света и на рост растения. Следует заметить, что точечные множества и деревья являются естественными объектами фрактальной геометрии, что позволяет непосредственно использовать ее методы [11].



**Рис. 1.** Зависимость времени жизни  $j$ -ветвей  $t_{D,j}$  в диапазоне фрактального параметра  $\mu$  (0,1) для модели *регулярных* ветвей, дополненной субмоделью начального торможения роста [6], по натурным данным [7]. На врезке для 1-ветви в увеличенном масштабе, звездочка – появление 1-ветви при  $\mu_{\#19}$ .

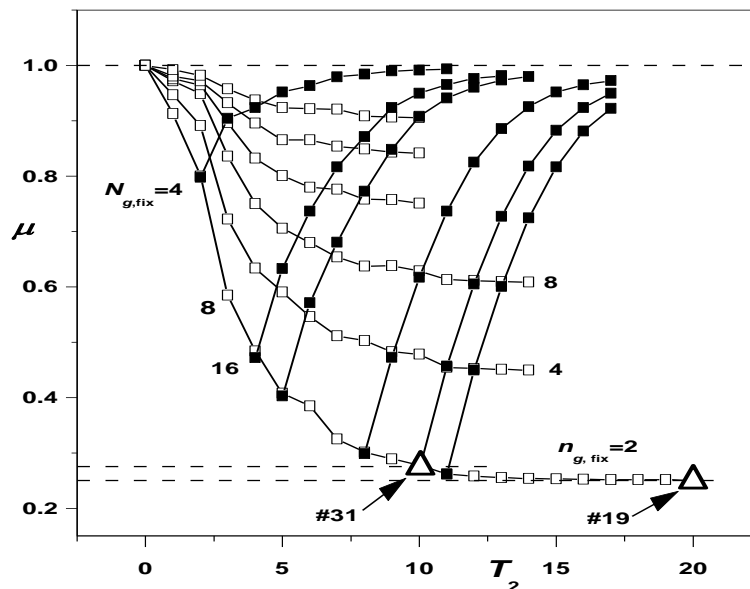
Полагая, что первичная инвазия цианобактерий в клетку хозяина эндосимбиоза имела единичный характер и не приводила сразу к компактным размещениям и, учитывая, что протисты на несколько порядков крупнее цианобактерий, можно оценить параметр  $\mu$  для множества  $N_p$  точек на отрезке прямой, используя обычный алгоритм *клеточной размерности* [11]. При *не групповом* размещении точек на интервале, т.е. при равномерном случайном размещении, как и при шаговом –  $\mu \approx 1.0$ . Групповое размещение точек на интервале дает  $\mu < 1$ . Можно заметить, что обычно рассматриваемые *канторовские* точечные множества фактически являются групповыми размещениями с  $\mu < 1$  [11].

Для групповых размещений точек на отрезке: 1) величина  $\mu$  практически не зависит от относительной величины *скважности* шагового размещения групп  $A$ ; 2)  $\mu$  зависит от типа размещения точек в группе; 3) при шаговом размещении групп значение  $\mu$  довольно устойчиво к случайным и довольно большим отклонениям положений групп [12].

### ФРАКТАЛЬНЫЕ ТРАЕКТОРИИ ЭВОЛЮЦИИ ПРОТОРАСТЕНИЯ

Эндосимбиоз есть сожительство протиста и цианобактерий как естественное развитие их симбиоза в ходе трофических отношений между гетеротрофными протистами и фотосинтезирующими прокариотами [13, с. 25]. При этом цианобактерии могли попадать в условия, близкие к естественным для них в симбиозе, находясь в капсуле, внутренняя стенка которой имеет те же свойства, что и наружная у хозяина, и продолжать в начале эндосимбиоза обычное функционирование [17]. Эндосимбиоз начинается с минимального числа цианобактерий внутри хозяина  $N_p = N_g * n_g$  и в группе  $n_g$ , что определяется исходным отсутствием у него соответствующей системы

снабжения цианобактерий (т.е. инфраструктуры). Численность групп  $N_g$ , по-видимому, менее критична, т.к. снабжение их в этом случае локально и может осуществляться на уровне симбиоза. Таким образом, в ходе эволюции эндосимбиоза сначала должно расти число групп из 1-й и/или 2-х точек и по достижении какого-то уровня снабжения (инфраструктуры) может начать меняться (расти)  $n_g$ .



**Рис. 2.** Двумерные изображения трехмерных траекторий зависимостей  $\mu(N_g, n_g)$ . Примеры траекторий: участок  $n_{g,fix}$  при фиксированном значении  $n_g$  (пустые квадраты) и участок  $N_{g,fix}$  при фиксированном  $N_g$  (черные квадраты),  $A = 0.005$ . Пустые треугольники –  $\mu_{\#19}$  и  $\mu_{\#31}$ , соответствующие натурным данным [7] и их модельной интерпретации [6] (см. врезку на рисунке 1, #19).

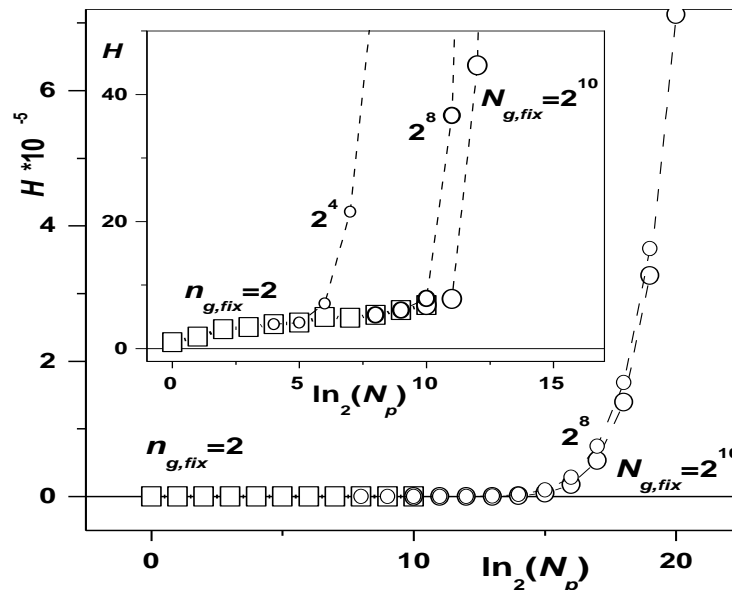
На рисунке 2 представлены зависимости  $\mu(N_g)$  (пустые квадраты) для нескольких фиксированных значений  $n_g$ . При минимальном фиксированном числе ( $n_g = 2$ ) точек в группе и росте числа групп  $N_g$  от 1 параметр  $\mu$  уменьшается от 1 до  $\approx 0.25$ . На этом же рисунке показаны зависимости  $\mu(n_g)$  для нескольких фиксированных значений  $N_g$  (черные квадраты). При малом фиксированном числе групп  $N_g (\geq 2)$  и росте числа точек  $n_g$  в группе  $\mu$  слабо растет, при больших  $N_g$  растет с  $n_g$  в начале круто и потом медленно, оставаясь чуть меньше единицы. На рисунке 2 по оси абсцисс откладывается эволюционное время  $T_2$  в виде полного числа удвоений (хлоропласты размножаются делением пополам) соответствующей активной (не фиксированной) переменной –  $N_g$  или  $n_g$ .

Рассмотрим возможные траектории такого эндосимбиотического проторастения в пространстве  $(\mu, N_g, n_g)$ . Очевидно, что проторастение начинается с инвазий по одной цианобактерии в тело хозяина в случайных местах отрезка. Поскольку размножение их при этом невозможно, то  $\mu = 1$  независимо от числа точек. Когда цианобактерии получают возможность делиться с ограничением  $n_g \leq 2$  и снимается (если было) ограничение по числу групп  $N_g$ , начинается эволюция по траектории  $n_{g,fix} = 2$  (рис. 2), идущая с уменьшением  $\mu$  до  $\approx 0.25$ . Когда при некотором  $T_2$  сразу или постепенно в ходе эволюции снимается ограничение деления цианобактерий в группах, эволюция проторастения переходит на соответствующую траекторию  $N_{g,fix}$  (рис. 2), ведущую к росту величины  $\mu$  к значению 1. По достижении  $\mu = 1$  ситуация соответствует уже множествам из линейных элементов, т.е. кусочно-линейному или сплошному (с учетом конечности размера зеленых точек) заполнению отрезка. Эта процедура в сборе изображена на рисунке 3 для нескольких комбинаций фиксированных величин  $n_{g,fix}$  и  $N_{g,fix}$ . Таким образом, в ходе эволюции проторастения зависимость фрактального

параметра  $\mu(T_2)$  должна была, выйдя из 1, пройти через минимум и снова стремиться к значению 1. В этой картине, очевидно, возможны детализации, зависящие от симбиотического опыта протиста и цианобактерий – например, все могло начинаться с  $n_{g,fix} = 4$ , как показано на рисунке 2, или от зависящего от хозяина значения  $N_g$ , при котором происходит смена типа траектории, но характера траектории проторастения это не меняет. Можно заметить, что из этого следует *счётность* множества вариантов такой эволюции, которые приводили каждое проторастение в состояние растения с  $\mu = 1$  за различные *эволюционные* времена  $T_2$  и, соответственно, могли давать разную предыдущую и/или последующую историю эволюции растений. На рисунке 2 звездочками отмечены положения на траектории  $n_{g,fix} = 2$ , соответствующие значениям  $\mu$  (#19 и #31), полученным для двух наборов натуральных значений  $t_{D,j}$  или [7]. Видно, что прото-ель (#19) потратила на эволюцию примерно в два раза больше времени, чем прото-ель (#31), и это отразилось на их потомках [6, рис. 5].

### НАЧАЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА ПРОТОРАСТЕНИЯ

Поскольку, как видно, в эволюции проторастения ведущей переменной является зеленая биомасса (число цианобактерий, участвующих в эндосимбиозе), то перевернув соотношение (1) можно, используя полученную динамику  $\mu(T_2)$ , вычислить динамику размера системы точек  $H(T_2) \sim (N_g(T_2) * n_g(T_2))^{1/\mu(T_2)}$ . На рисунке 3 показаны примеры динамики  $H(T_2)$ , показывающие весьма слабый рост на этапе  $n_{g,fix}$ , сменяющийся экспоненциальным ростом на этапе  $N_{g,fix}$ .



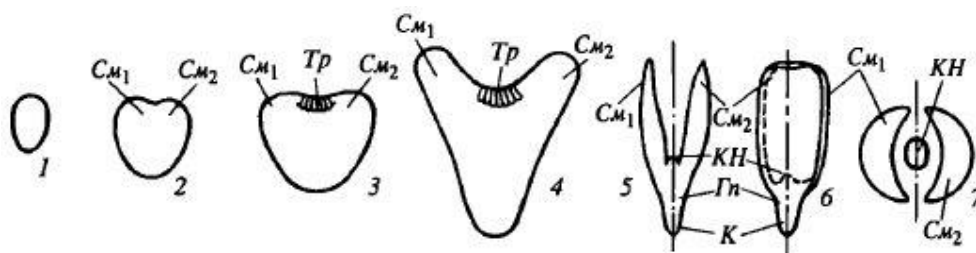
**Рис. 3.** Начальное торможение роста проторастения в ходе эндосимбиоза. Динамика размера  $H \sim B^{1/\mu}$  системы зеленых “точек”, соответствующая росту их биомассы (численности, единица биомассы – масса одной цианобактерии). На врезке движение по траекториям  $\mu(n_{g,fix}, N_{g,fix})$  при росте числа групп  $N_g$  на первом участке, где число точек в группе  $n_{g,fix}$  (квадраты) фиксировано, и размножение удвоением числа точек  $n_g$  в группах на втором участке  $N_{g,fix}$  (кружки, штриховая) при соответствующей динамике фрактального параметра  $\mu(T_2)$  (см. рис. 2).

### ОБСУЖДЕНИЕ

В соответствии с современной эволюционной теорией биогенетический закон формулируется так: “в эмбриональном развитии иногда должны воспроизводиться этапы эволюционной истории” [14], т.е. возможны т.н. рекапитуляции, под которыми обычно понимается визуальное различимое сходство каких-либо этапов эмбриогенеза современного организма и онтогенеза его эволюционно далекого предка. В этом

смысле точечную рекапитуляцию в современном растении, визуально достаточно строго повторяющую ситуацию появления проторастения (в начале диапазона  $\mu < 1.0$  на рис. 1), по-видимому, можно ожидать увидеть у семенных растений, вообще говоря, дважды.

В первый раз – у двудольных в период эмбриогенеза, когда зародыш семени начинает зеленеть из-за трансформации имеющихся лейкопластов в хлоропласты [18], начиная с перехода от *глобулярной* к *сердцевидной* фазе эмбриогенеза (рис. 4) [19]. При этом форма (две семядоли) зародыша последней и размещения хлорофилла [20] могут ассоциироваться с появлением ветвей первого порядка у прото-ели (рис. 1) при  $\mu \approx 0.25$ . Очевидно, что полного совпадения нет, и не может быть, т. к. проторастение появлялось при исходном отсутствии соответствующих элементов инфраструктуры и генома у хозяина, а семя современного растения в начале эмбриогенеза все это в какой-то форме уже имеет. Согласно модели, можно полагать, что эмбриогенез проходит (конечно, неизмеримо быстрее, чем появление проторастения) некоторую составную траекторию, по сути подобную изображенной на рисунке 3, с учетом различия исходных позиций проторастения и образующегося семени современного растения. Отличительной особенностью рекапитуляции, по-видимому, можно считать групповой характер размещения пластид с фиксированным числом  $n_{g,fix}$  в группе (рис. 2, пустые квадраты) при росте их общего количества на глобулярной фазе эмбриогенеза (рис. 4, (1)) до и после перехода к сердцевидной. Результатом эмбриогенеза растения обычно является желтое, зрелое сухое семя, не имеющее активного хлорофилла (хлоропласты при созревании преобразуются в бесцветные пластиды – лейкопласты, [18]) и способное в таком виде дожидаться подходящих условий для прорастания.



**Рис. 4.** Схема развития и симметрия зародышей двудольных: 1–4 – раннее развитие зародыша; 5, 6 – вполне сформированный зародыш; вид в двух взаимно перпендикулярных плоскостях; 7 – поперечное сечение зародышей в области почечки;  $См_1$  и  $См_2$  – семядоли,  $Тр$  – точка роста (до оформления конуса нарастания  $КН$ );  $Гп$  – гипокотиль;  $К$  – корень. Штрихпунктирной линией показаны плоскости симметрии (по [19, с. 144, рис. 70]).

Во второй раз рекапитуляцию можно предполагать происходящей при прорастании исходно желтого, зрелого сухого семени растения, когда зародыш семени со сформировавшимися семядолями начинает зеленеть вследствие трансформации имеющихся бесцветных лейкопластов обратно в зеленые хлоропласты. Обычно этот естественный процесс увеличения количества активных хлоропластов выражается в нормальном онтогенезе растения. При этом для некоторых экономически важных культур было замечено и остается непонятным [22] почему семена, иногда при созревании остающиеся зелеными, т. е. имеющие при прорастании добавочный (лишний) хлорофилл, имеют плохую всхожесть, дают низкий урожай и, для масличных культур, плохое качество продукта. Если предположить, что ситуация в начале прорастания семени и активации системного хлорофилла отражается моделью проторастения, то роль несистемного лишнего хлорофилла проясняется. Поскольку очевидно, что активация хлоропластов в зародыше, имеющем соответствующую инфраструктуру, управляется геномом, наличие несистемных, не согласованных с инфраструктурой хлоропластов, размещенных достаточно произвольно, и

генерирующих лишний, несистемный кислород, способный повреждать структуры клетки [20, 23], может отрицательно влиять на процесс прорастания и дальнейший онтогенез. Причем может оказаться существенным, как количество, так и пространственное размещение лишних хлоропластов, несоответствующее имеющейся инфраструктуре.

Формально в этих двух ситуациях воссоздания фотосинтезирующей системы в ходе онтогенеза современного растения, похожих, по крайней мере, морфологически на модельную ситуацию появления проторастения, используются одни и те же элементы, находящиеся в одном из двух состояний – лейкопласта и хлоропласта, и единая технология переключения их из одного состояния в другое. Таким образом, эволюция, следуя принципу бритвы Оккама, не плодит лишних сущностей.

По-видимому, в связи с представленной моделью было бы целесообразно провести экспериментальное исследование и модельный анализ появления, размещения и трансформаций лейкопластов и хлоропластов зародыша и проростка дикого и соответствующих мутантных видов арабидопсиса в начале эмбриогенеза и прорастания с использованием флуоресцентной конфокальной микроскопии [20].

Автор признателен В.А. Шувалову и В.Д. Лакно за поддержку, А.К. Тимонину за советы по поиску литературных данных. Вычислительные ресурсы предоставлялись Межведомственным суперкомпьютерным центром РАН (МСЦ).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галицкий В.В. О динамике распределения по высоте биомассы свободно растущего дерева. *Доклады академии наук*. 2006. Т. 407. № 4. С. 564–566.
2. Галицкий В.В. Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы. *Журн. общ. биол.* 2010. Т. 71. № 1. С. 19–29.
3. Галицкий В.В. Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева. *Математическая биология и биоинформатика*. 2009. Т. 4. № 1. С. 1–20. doi: 10.17537/2009.4.1
4. Галицкий В.В. Модели динамики дерева и сообщества деревьев: развитие от двухмерных к трехмерным моделям. *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 54–80. doi: 10.17537/2012.7.54
5. Галицкий В.В. Секционная модель несвободного роста дерева. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т. 8. № 2. С. 307–322. [http://crm.ics.org.ru/uploads/crmissues/crm\\_2016\\_2/16.08.09.pdf](http://crm.ics.org.ru/uploads/crmissues/crm_2016_2/16.08.09.pdf) (дата обращения: 28.02.2016).
6. Галицкий В.В. Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ. *Журн. общ. биол.* 2012. Т. 73. № 6. С. 442–452.
7. Цельникер Ю.Л. Структура кроны ели. *Лесоведение*. 1994. № 4. С. 35–44.
8. Казимиров Н.И. *Ельники Карелии*. Л.: Наука, 1971. 139 с.
9. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. *Физиология древесных растений*. М.: Лесн. Пром., 1983. 462 с.
10. Трескин П.П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели. В: *Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги*. Л.: Наука, 1973. С. 222–240.
11. Федер Е. *Фракталы*. М.: МИР, 1991. 260 с.
12. Галицкий В.В. Об эволюции формы дерева по фрактальному параметру. *Quantitative Biology*. 2013. <http://vixra.org/abs/1311.0105> (дата обращения: 28.02.2016).
13. Маргелис Л. *Роль симбиоза в эволюции клетки*. М.: МИР, 1983. 351 с.
14. Борисов Н.М., Воробьев Ф.Ю., Гиляров А.М., Еськов К.Ю., Журавлев А.Ю., Марков А.В., Оскольский А.А., Петров П.Н., Шипунов А.Б. Доказательства

- эволюции. *Проблемы Эволюции*. Под ред. А.В. Маркова. 2010. URL: <http://evolbiol.ru/evidence.htm> (дата обращения: 28.02.2016).
15. Гамалей Ю.В. Природа пищевого тракта в васкулярных растениях. *Цитология*. 2009. Т. 51. № 5. С. 375–387.
  16. Hanson M.R., Kohler R.H. A Novel View of Chloroplast Structure. *Plant physiology online*. 2006. URL: <http://6e.plantphys.net/essay07.01.html> (дата обращения: 28.02.2016).
  17. Малахов В.В. Великий симбиоз: происхождение эукариотной клетки. *В мире науки*. 2004. № 2. С. 70–79.
  18. Жукова Г.Я. *Пластиды зародыша цветковых растений*: автореф. д.б.н. Спб., 1992.
  19. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Р.И., Савиных Н.П. *Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений*. М.: Академкнига, 2006. 543 с.
  20. Tejos R.I., Mercado A.V., Meisel L.A. Analysis of chlorophyll fluorescence reveals stage specific patterns of chloroplast-containing cells during Arabidopsis embryogenesis. *Biol. Res.* 2010. V. 43. P. 99–111. doi: 10.4067/S0716-97602010000100012.
  21. Allorent G., Courtois F., Chevalier F., Lerbs-Mache S. Plastid gene expression during chloroplast differentiation and dedifferentiation into non-photosynthetic plastids during seed formation. *Plant Mol Biol.* 2013. V. 82. P. 59–70. doi:10.1007/s11103-013-0037-0.
  22. Nakajima S., Ito H., Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll b Reductase Plays an Essential Role in Maturation and Storability of Arabidopsis Seeds. *Plant Physiology*. 2012. V. 160. P. 261–273. doi: 10.1104/pp.112.196881.
  23. Смоликова Г. Н., Медведев С. С. Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов. *Физиология растений*. 2016. Т. 63. № 1. С. 3–16.

Рукопись поступила в редакцию 10.08.2016.

Дата опубликования 31.10.2016.