

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



ИНБЮМ

15
—
1983

1. Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М. Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометиздат, 1979. — 192 с.
2. Иванова М. Б., Уминов А. А. Способы определения продукции популяций водных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 119—132.
3. Новожилов А. В., Титлянова Т. В., Павликов А. Г. Характеристики поля анфелции и их связь с динамикой вод в проливе. Старка (Японское море). — Биология моря, Владивосток, 1981, № 4, с. 19—26.
4. Парчевский В. П., Парчук Г. В. Анализ морфологических признаков черноморских цистозир в онтогенетическом ряду в природных условиях. — В кн.: 3-е все-союз. совещ. по мор. альгологии-макрофитобентосу (Севастополь, окт. 1979 г.): Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1979, с. 96.
5. Boden G. T. The effect of depth on summer growth of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta, Laminariales). — *Phycologia*, 1979, 18, N 4, p. 405—408.
6. Conover J. T. The importance of natural diffusion gradient of substances Related to Benthic Marine Plant Metabolism. — *Bot. Mar.*, 1968, 17, p. 1—9.
7. Drew E. A. Factors affecting photosynthesis and its seasonal variation in the Seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers, and *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Mediterranean. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1978, 31, p. 173—194.
8. King R. J., Schramm W. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. — *Mar. Biol.*, 1976, 37, p. 215—222.
9. Muus B. J. A field method for measuring „Exposure“ by means of plaster Balls. — *Preliminary Account Sarsia*, 1968, 34, p. 61—68.
10. Wheeler W. N. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. — *Mar. Biol.*, 1980, 56, p. 103—110.

Ин-т биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено
03.05.82

S. E. ZAVALKO

GROWTH AND STRUCTURE PARAMETERS OF THE CYSTOSEIRA CRINITA (DESF.) BORY POPULATION UNDER CONDITIONS OF NATURAL GRADIENT OF WATER MOBILITY

Summary

Cystoseira response (the level of a population and age group) to water mobility gradient was studied for the population density, biomass, specific surface of branches, population growth intensity and rate. Water mobility was measured by the gypsum ball method and estimated in $\text{g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$. The response varies in all the parameters. For biomass population density and growth rate it is of one-peak pattern with maxima: for biomass ($8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) — in a moderate ($0.15 \text{ g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) water mobility zone, for density ($1600 \text{ specimens} \cdot \text{m}^{-2}$) and growth rate ($10 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$) — in a high ($0.25 \text{ g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) water mobility zone. A rise in water mobility evokes a slight increase in growth intensity and a decrease of a specific surface of branches. It is found that biomass, density and growth rate maxima of young age groups (1.0-4.5 years) are confined to a high water mobility zone. With respect to these parameters for mature (4.5-9.75 years) and old (9.75-15.0 years) ages, the most favourable is a zone with moderate values of water mobility.

УДК 597:591.3:577.1(262.5)

А. В. ЧЕПУРНОВ, Н. К. ТКАЧЕНКО

ЛИПИДЫ, ГЛИКОГЕН, СВОБОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ГОНАДАХ, ЭМБРИОНАХ И ЛИЧИНКАХ НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Изучению основных биохимических веществ (липидов, гликогена, свободных аминокислот) на ранних этапах развития рыб уделяется особое внимание. Органические вещества, накапливаемые в половых клетках в период созревания, расходуются по мере роста и развития эмбрионов и личинок до перехода на внешнее питание. В период эм-

брионального развития салаки расходуется около 15% запасных веществ [10]. Основные траты липидов за время развития балтийской салаки, полосатого окуня [6, 16], радужной форели [17] происходят за счет самой энергоемкой фракции — триглицеридов. От начала развития до перехода на внешнее питание у личинок севрюги и осетра расходуется 38—42% жира, 34—46 белка, 80 гликогена [9], у бычков — 51,2 органического вещества, 82% липидов [2].

Гликогенез и гликолиз как показатели углеводного обмена на ранних стадиях развития морских рыб почти не изучены. По мере развития с увеличением интенсивности дыхания скорость гликолиза растет [19]. Резкое снижение гликогена перед выклевом отмечено у зародышей чешуйчатого карпа [4], карася [5] и карпа [11]. У зародышей китайского золотого карася [5] гликоген накапливается только на ранних стадиях дробления с пиком на стадии морулы,

Изучение качественного и количественного составов свободных аминокислот, участвующих в синтезе белков икры и развивающихся эмбрионов, представляет не только теоретический, но и практический интерес. Своевременное внесение важнейших аминокислот непосредственно в воду при их недостаточном содержании или отсутствии влияет на качество икры у личинок. Установлено, что внесение добавок из смеси аминокислот (гистидина, метионина, лизина) в первые 5—15 дней после вылупления личинок карпа повышает выживаемость последних на 31,3% [3]. Сведения об интенсивности расходования запасов желточного мешка, а также отдельных структурных компонентов к концу эндогенного питания имеют большое значение при переводе личинок на внешний корм. Известно, что у личинок некоторых видов морских рыб желточный мешок резорбируется к моменту перехода на внешнее питание [22, 24], а у личинок *Sardinops caerulea* значительно раньше. [23]. При отсутствии кормов к этому времени у личинок начинают расходоваться структурные компоненты тканей, что резко снижает их жизнестойкость.

В данной работе проведен анализ липидов, гликогена, свободных аминокислот в гонадах и органах производителей в период созревания и растянутого нереста у рыб разной экологии с целью выяснения обеспеченности личинок эндогенной пищей. Исследования проводили на пяти видах рыб Черного моря: ставриде (*Thachurus mediterraneus ponticus* Aleev), султанке (*Mullus barbatus ponticus* Essipov), скорпене (*Scorpaena porcus* L.), бычке-кругляке (*Neogobius melanostomus* Pallas) и калкане (*Scophthalmus maoticus maoticus* P.). Фиксацию навесок на гликоген проводили по методике Шабадаш [14]. Пробы перед определением промывали в нескольких сменах 96%-ного этанола в течение 12 ч. Количественное содержание гликогена устанавливали модифицированным антроновым методом Зейфтера [25].

Для определения свободных аминокислот навеску сырой ткани гомогенизировали и фиксировали 80%-ным этанолом из расчета 1 мл этанола на 100 мг навески. Свободные аминокислоты разделяли методом тонкослойной хроматографии на пластинах силуфола. Количественное содержание устанавливали денсиметрически, соотношением каждой аминокислоты находили по интегральной кривой [21].

Методом тонкослойной хроматографии липиды разделяли на пластинах силикагеля на пять фракций: фосфолипиды, холестерин, жирные кислоты, триглицериды и эфиры холестерина. Количественное содержание отдельных фракций липидов определяли колориметрированием на ФЭК-56 [12]. Содержание липидов, гликогена выражали в мг на 10 экземпляров.

Результаты исследования. Изменения в содержании липидов и гликогена в мышцах и печени исследованных рыб в течение нерестового сезона представлены на рис. 1. К моменту созревания половых продуктов в мышцах султанки, скорпены и бычка-кругляка гликоген имеет сходные значения, а в мышцах ставриды его содержание выше. Коли-

чество липидов в мышцах этих рыб изменяется в значительно больших пределах, чем содержание гликогена. У малоподвижных «тощих» рыб скорпены и бычка-кругляка уровень гликогена и липидов, а также динамика их изменений в период нереста одинаковая. У ставриды и султанки: липиды преобладают в

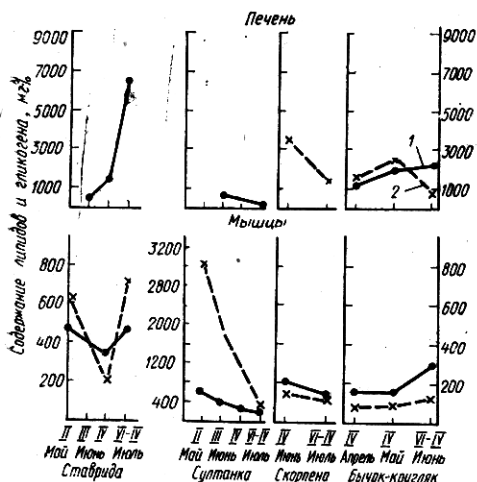


Рис. 1. Изменения гликогена (1) и липидов (2) в печени и мышцах ставриды, султанки, скорпены и бычка-кругляка в период нереста.

ных аминокислот, из них преобладают: серин+треонин, глицин+аспарагиновая кислота. В отличие от мышц в печени бычка повышено содержание гистидина+аргинина.

Гонады султанки и ставриды отличаются повышенным содержанием липидов. Максимальная сумма липидных фракций у ставриды составляет 1600 мг % (в июле), а у султанки — 1200 мг % (в июне). В конце нереста содержание липидов в гонадах снижается до 800 мг %. Среди липидных фракций преобладают триглицериды. Количество таких фракций, как фосфолипиды и холестерин, сохраняется на одном уровне (рис. 2). Не выявлено различий и в содержании гликогена в созревающей икре султанки и ставриды, при этом значения его в десятки раз ниже, чем липидов (таблица).

Среди исследованных видов малоподвижных рыб (калкан, бычок-кругляк, скорпена) калкан и скорпена имеют минимальное содержание липидов в гонадах, при этом доля глицеридов значительно ниже доли других фракций. Гонады бычка-кругляка отличаются повышенным содержанием липидов с преобладанием триглицеридов (см. рис. 2). Близки по значениям данные о гликогене скорпены и бычка-кругляка (см. таблицу). Однако абсолютные значения липидов и гликогена в гонадах бычка-кругляка по сравнению с таковыми другими видами рыб будут значительно выше, так как донная икра кругляка по величине желточного мешка в несколько раз превышает пелагическую икру калкана, скорпены, ставриды и султанки. В гонадах кругляка обнаружено 20 свободных аминокислот, из них незаменимые: гистидин, лизин, триптофан, фенилаланин, метионин, треонин, лейцин и валин; заменимые: глутаминовая кислота, аспарагиновая, аланин, серин и пролин. Нейтральные аминокислоты составляют 31—79%; серин+треонин — 13—33, глицин+аспаргин — 9—26, тирозин+метионин+лейцин — 8—19%. В наименьшем количестве выявлены ароматические аминокислоты (пролин 0,5—5%, триптофан 0,8—3%) и фенилаланин.

В развивающейся икре бычка-кругляка (эмбрион+желток) на стадии бластулы по сравнению со зрелой икрой уменьшается общая сумма свободных аминокислот и увеличивается содержание гликогена

и триглицеридов (рис. 3). Изменения в содержании гликогена и триглицеридов имеют одинаковый характер, причем количество триглицеридов в миллиграммах на 10 икринок выше и эти различия сохраняются до начала выклева. Траты триглицеридов у выклюнувшихся личинок составляют 33%. Резкое падение гликогена происходит к X этапу развития эмбрионов, однако у выклюнувшихся личинок содержа-

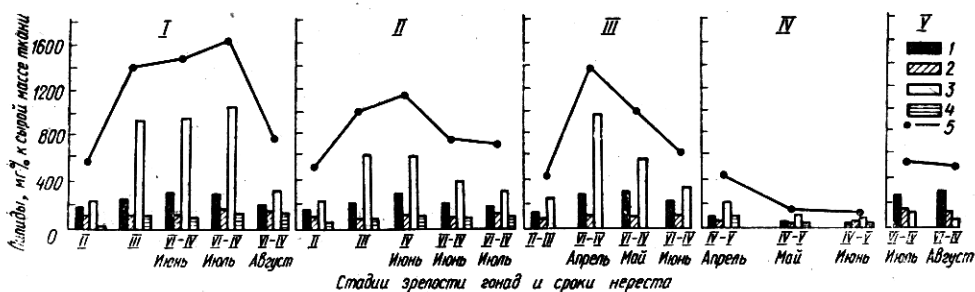


Рис. 2. Динамика содержания фосфолипидов (1), холестерина (2), триглицеридов (3), эфиров холестерина (4) и общей суммы фракций (5) в период созревания и нереста в гонадах ставриды (I), султанки (II), бычка-кругляка (III), камбалы-калкана (IV) и скорпены (V).

ние гликогена увеличивается. В течение эндогенного питания триглицериды и гликоген расходуются интенсивно.

Развивающаяся икра бычка-кругляка отличается повышенным содержанием таких аминокислот, как серин, теронин, глицин, аспарагиновая кислота, фенилаланин и триптофан. По мере развития икры относительные величины серина+треонина, глицина и аспарагиновой кислоты уменьшаются, но увеличивается содержание фенилаланина, триптофана, метионина+лейцина и пролина. К концу развития и формирования зародыша существенно увеличивается относительное содержание фенилаланина+триптофана.

Обсуждение результатов. Черноморская ставрида по степени функциональной активности выделяется среди типично донных рыб (скорпены, султанки, бычка-кругляка, калкана). Однако существенно различные по биологии ставрида и султанка имеют одинаковый характер динамики жирности [18] и фракционный состав белков сыворотки крови [21]. В период нереста в качестве энергетического источника ставрида использует липиды и гликоген, султанка — в основном липиды. Нерестовый минимум жирности и содержания гликогена для ставриды отмечен в июне, после чего идет их накопление. Гонады султанки созревают на фоне постоянного снижения мышечных липидов. Годовые колебания условий нагула нерестового стада могут изменять сроки и уровень максимального накопления липидов в зрелых гонадах. В условиях растянутого нереста трудно установить и долю участия депонированных липидов, гликогена и их динамику в генеративном обмене, так как энергетические запасы постоянно пополняются за счет интенсивного питания. У большинства исследованных рыб к концу нереста определяется четкая тенденция к снижению запасов липидов. Наряду со снижением липидов в гонадах бычка-кругляка уменьшается общая сумма свободных аминокислот. Сокращение липидов в гонадах рыб отмечено на фоне как снижения их в теле и органах (султанка, скорпена, бычок-кругляк), так и их накопления (ставрида). Очевидно, и жизнестойкость личинок, выклюнувшихся в конце нерестового сезона, понижается.

Для зрелых гонад ставриды и султанок характерны преобладание фракции триглицеридов и сравнительно низкое содержание гликогена. Гонады донных рыб обеспечены липидами слабо. Основные запасы липидов и гликогена сосредоточены в печени скорпены, калкана и быч-

ка-кругляка. В печени скорпены количество гликогена по сравнению с другими видами рыб значительно выше. Имеются сведения о том, что скорпена в качестве источника энергии использует не липиды, а гликоген [20]. В зрелой икре скорпены также отмечено преобладание гликогена над липидами. Следовательно, у выклюнувшихся личинок скорпены энергетические запасы представлены гликогеном.

Уровень липидов и гликогена в икре отражает характер «адаптивных приспособлений» в постэмбриональный период жизни. Таким

Содержание гликогена в сырой ткани гонад
IV стадии зрелости, мг %

Вид рыбы	Число проанализированных самок	Количество гликогена, $M \pm m$
Султанка	34	$122 \pm 9,3$
Ставрида	23	$69 \pm 28,7$
Скорпена	8	$302 \pm 39,8$
Бычок-кругляк	23	$244 \pm 33,0$

Сравнительно высокое содержание триглицеридов в созревающей икре султанки и ставриды свидетельствует об обеспечении пелагических личинок этих рыб энергетическими веществами и, очевидно, более высокой выживаемости. Меньше всего липидов в икре и личинках калкана, что сказывается на периоде перехода личинок калкана на внешнее питание [13]. Можно предположить, что у калкана, имеющего пелагическую икру с малым запасом энергоемких веществ, необходимый уровень воспроизводства достигается высокой плодовитостью. По данным М. И. Шатуновского [15], балтийская речная камбала, отличающаяся большей относительной плодовитостью и более мелкой икрой, характеризуется вместе с тем меньшей жирностью гонад.

В демерсальной икре бычка-кругляка за продолжительный период эмбрионального развития окончательно формируются органы и системы. Выклюнувшиеся личинки способны начать питаться в течение первых суток. Период эндогенного питания обеспечивает нормальную жизнедеятельность личинок в течение 7—8 дней. В эти дни в значительной степени расходуются триглицериды. Сумма свободных аминокислот сохраняется за это время на одном уровне. При отсутствии экзогенной пищи белковый рост прекращается на 7-е сутки. Более длительное голодание в течение 16 суток не вызывает функциональных нарушений отдельных органов и систем [1]. Сравнительно большие запасы энергетических веществ на ранних этапах жизни бычка-кругляка повышают их устойчивость к воздействию абиотических факторов среды.

Таким образом, по количественному и качественному составам липидов, гликогена и свободных аминокислот в гонадах, эмбрионах, личинках морских рыб можно прогнозировать сроки безопасного голодания, продолжительность перехода на внешнее питание, своевременно

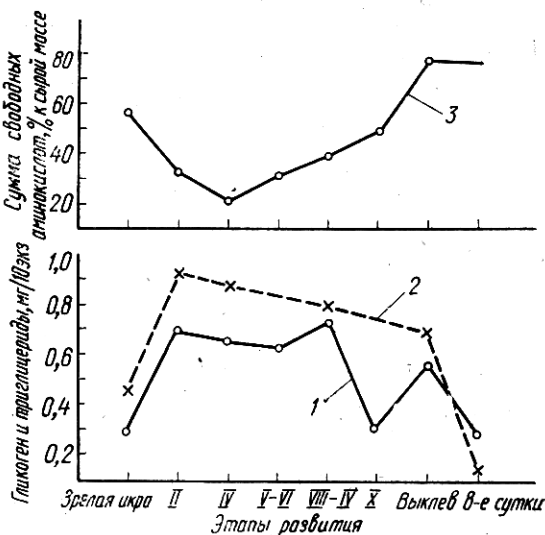


Рис. 3. Изменение содержания гликогена (1), триглицеридов (2) суммы свободных аминокислот (3) на ранних этапах развития бычка-кругляка.

производить добавки биологически активных веществ, что имеет большое значение в морском рыбоводстве.

1. Битюкова Ю. Е., Ткаченко Н. К., Чепурнов А. В. Толерантность молоди бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* Pallas к голоданию в искусственных условиях. — Экология моря, Киев, 1980, вып. 1, с. 92—98.
2. Виноградов А. К. Биохимический состав некоторых черноморских рыб на ранних этапах онтогенеза. — Гидробиол. журн., 1976, 12, вып. 2, с. 85—87.
3. Владимиров В. И. Зависимость качества эмбрионов и личинок карпа от возраста самок, содержания аминокислот в икре и добавок их в воду в начале развития. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 94—113.
4. Герасимова Т. Д. Показатели энергетического обмена в зрелых половых продуктах и в теле развивающихся зародышей чешуйчатого карпа. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по экологии и физиологии рыб, 24—26 янв., г. Москва, М.: Наука, 1973, с. 97—98.
5. Даниленко Т. П. Динамика гликогена на ранних этапах эмбриогенеза китайского золотого караса. — Гидробиол. журн., 1970, 6, вып. 4, с. 84—89.
6. Дергалева Ж. Т., Шатуновский М. И. Данные о липидном обмене личинок и молоди полосатого окуня *Morone saxatilis* (Mitchill). — Вopr. ихтиологии, 1977, 17, вып. 6, с. 947—949.
7. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1973. — 234 с.
8. Кондратьева Т. П. Изменения содержания общего белка и фракционного состава белков сыворотки крови некоторых черноморских рыб в период нереста. — Гидробиол. журн., 1977, 13, вып. 4, с. 75—79.
9. Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Некоторые особенности обмена веществ у осетра и севрюги на ранних стадиях развития. — Вopr. ихтиологии, 1970, 10, вып. 3, с. 469—474.
10. Лапин В. И., Мацук В. Е. Утилизация желтка и изменение биохимического состава икры наваги *Eleginus navaga* Pallas в процессе эмбрионального развития. — Там же, 1979, 19, вып. 2, с. 341—346.
11. Мороз И. Е., Лужин Б. П. Динамика обмена веществ в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития *Surginus carpio* L. — Там же, 1976, 16, вып. 6, с. 1061—1069.
12. Чепурнов А. В., Ткаченко Н. К. Количественная и качественная характеристика липидов нерестовых самок и потомства в период эмбрионального развития бычка-кругляка Азовского моря. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1973, с. 200—206.
13. Чепурнов А. В., Ткаченко Н. К., Денисова Л. И. К вопросу о морфофизиологической изменчивости камбалы-калкана Черного моря на ранних этапах онтогенеза в связи с проблемой искусственного разведения. — В кн.: Биологические основы морской аквакультуры. Киев: Наук. думка, 1975, вып. 1, с. 12—21.
14. Шабаташ А. Л. Рациональная методика гистохимического обнаружения гликогена и ее теоретическое обоснование. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1947, 6, с. 745—760.
15. Шатуновский М. И. Динамика жирности и обводнения мяса и гонад балтийской речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.) и ее связь с особенностями созревания гонад. — Вopr. ихтиологии, 1963, 3, вып. 4, с. 652—667.
16. Шатуновский М. И. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря. — Там же, 1970, 10, вып. 6, с. 1026—1034.
17. Шестакова Л. Т. Изучение состава липидов в ходе эмбрионально-личиночного периода развития радужной форели. — Изв. НИИ озер и реч. рыб. хоз-ва, 1976, 113, с. 59—61.
18. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1972. — 365 с.
19. Юровицкий Ю. Г. Особенности регуляции углеводного обмена в оогенезе, при созревании ооцита и в раннем эмбриогенезе. — Журн. общ. биологии, 1973, 34, вып. 1, с. 97—109.
20. Яковлева К. К., Шульман Г. Е. Соотношение белкового роста и жиронакопления у черноморской скорпены. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 1, с. 78—81.
21. Heathcothe I. G., Haworth C. The direct determination of amino acids on thin layer chromatogram by densitometry. — Biochem. J., 1969, 114, N 3, p. 667—668.
22. Jones A. Studies on egg development and larvae rearing of turbot *Scophthalmus maximus* L. in the laboratory. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1972, 52, N 4, p. 965—986.
23. Lasker R. Efficiency and rate of yolk utilization on by developing embryos and larvae of the Pacific Sardine *Sardinops caerulea* (Giard.). — J. Fish Res. Board. Can., 1962, 19, N 5, p. 867—875.
24. Laurens J. C. Growth and survival of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae in relation to planktonic prey concentration. — Там же, 1974, 31, № 8, p. 1415—1419.
25. Seifter S., Dayton S., Novic B. A., Muntwyler E. The estimation of glycogen with the antrone reagent. — Arch. biochem., 1950, 25, N 1, p. 191—200.

LIPIDS, GLYCOGEN, FREE AMINO ACIDS IN GONADS,
EMBRYOS AND LARVAE OF CERTAIN BLACK SEA FISHES

Summary

It is determined that mature sex products of saurel, mullet, turbot, rock perch, bullhead from the Black Sea contain various amount of energy substances. Energy metabolism indices should be taken into account when determining periods of safe fasting and the time for larva transition to external nutrition.

УДК 595.2.34+578.087.73

Л. С. СВЕТИЧНЫИ

ВЫЧИСЛЕНИЕ БИОМАССЫ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД
ПРИ ПОМОЩИ КОЭФФИЦИЕНТОВ ПРОПОРЦИОНАЛЬНОСТИ
МЕЖДУ ОБЪЕМОМ И ЛИНЕЙНЫМИ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА

Определение индивидуальной массы тела у зоопланктонных организмов, необходимое при оценке биопродуктивности моря, обычно связано с методическими трудностями, которые обуславливают низкую точность результатов. Существующие методы: прямое взвешивание [3, 4, 6, 15, 28]; вычисление массы по эмпирической зависимости ее от размеров тела [8, 11, 16, 19], выражаемой обычно уравнением регрессии

$$P = qL^b, \quad (1)$$

где P — масса; L — длина тела; q и b — коэффициенты; вычисление объема тела по формулам подобных геометрических фигур или увеличение моделей [15, 25, 32], не позволяют вычислять биомассу копепод с погрешностью, меньшей $\pm 20-30\%$ [1, 11, 32]. Первые два метода связаны с необходимостью нахождения видоспецифичных величин массы на всех стадиях развития организмов или коэффициентов пропорциональности между их массой и длиной тела, которые, как оказалось, зависят от района обитания, температуры воды и других факторов, поэтому расхождение массы на одной и той же стадии развития может достигать 50% и больше [4, 11, 22]. Объемный метод позволяет учесть вариации общей длины и пропорций тела рачков и в принципе может освободить от необходимости учета систематических особенностей организмов. Как показал Л. Л. Численко [32], для вычисления объема рачков достаточно знать длину и основные пропорции их тела. В построенных им номограммах копеподы представлены 46 фигурами, позволяющими определять объем (или массу) большей части копепод. Допускаемая при этом погрешность определяется различием формы и строения тела натурального организма и его модели, а также неточностью оценки пропорций тела копепод при подборе в номограммах соответствующих им фигур [20].

В настоящей работе предлагается новый метод определения объема тела отдельных особей копепод с точностью $\pm 5-10\%$ и делается попытка улучшить объемный метод определения массы планктонных копепод. Для этого рассматриваются различные формулы связи объема с линейными размерами тела, полученные на основе собственных инструментальных измерений и с использованием обширных литературных данных. Связь объема с линейными размерами тела исследуется при помощи коэффициентов объемного наполнения в приведенных ниже формулах, в основу которых положена кубическая зависимость объема от размеров тела

$$W = K_L L^3, \quad (2)$$

$$W = K_d L d_c^2, \quad (3)$$