

УДК 591.1:595.7

ДИНАМИКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ НАСЕКОМЫХ ЩИТНИКА ЛИНЕЙЧАТОГО (*Graphosoma lineatum* L.) И СОВКИ КАПУСТНОЙ (*Mamestra brassicae* L.)

© 2011 г. Т. А. Алексеева, Н. Д. Озернюк

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,

119991 Москва, ул. Вавилова 26

E-mail: taalexeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 10.06.10 г.

Окончательный вариант получен 05.10.10 г.

Проведено сравнение динамики роста и потребления кислорода в ходе онтогенеза насекомых с прямым (щитник линейчатый *Graphosoma lineatum* L.) и непрямом (совка капустная *Mamestra brassicae* L.) развитием. Показано, что характер изменения энергетического обмена коррелирует с особенностями развития насекомых данных видов. Так, у насекомых с непрямом развитием наблюдается циклическое снижение потребления кислорода в период линек и резкое падение во время метаморфоза. У насекомых с прямым развитием снижение потребления кислорода наблюдается только в периоды линек. Коэффициент *a* аллометрической зависимости потребления кислорода от массы тела имаго у совки капустной более чем в два раза выше, по сравнению со щитником линейчатым.

Ключевые слова: насекомые, онтогенез, прямое и непрямое развитие, рост, потребление кислорода.

Динамика энергетического обмена в онтогенезе различных видов животных существенно различается (Зотин, 1974; Озернюк, 1992, 2000; Зотин, Зотина, 1993; Радзинская и др., 2003). Особенно значительная вариабельность изменения энергетического обмена характерна для беспозвоночных и, в частности, для насекомых, что связано со спецификой их индивидуального развития. Два основных типа онтогенеза насекомых – прямой и непрямой, включающий стадию метаморфоза, затрагивают не только морфологические особенности развития, но и динамику физиологических параметров, в частности, энергетического обмена. Очевидно, что тот или иной характер изменения энергетического обмена в ходе индивидуального развития животных связан с особенностями их роста, формированием органов дыхания, развитием кровеносной и сердечно-сосудистой систем.

Энергетический обмен насекомых как показатель физиологического состояния зависит от образа жизни вида, от уровня двигательной активности и температуры обитания. Важным фактором, определяющим уровень энергетического обмена насеко-

мых, является трахейная дыхательная система, позволяющая доставлять кислород к каждой клетке организма, что обеспечивает необычайно высокую эффективность процесса дыхания (Тыщенко, 1976; Росс и др. 1985; Бызова, 2007). При всем разнообразии динамики энергетического обмена на разных этапах онтогенеза насекомых, общим является возрастание интенсивности потребления кислорода на ранних стадиях и снижение на поздних (Gromadzka, 1968; Радзинская, Никольская, 1972, 1982; Алексеева, 1985; Никольская, Радзинская, 1986; Gromysz-Kałkowska, Hubicka, 1988; Алексеева и др., 1991; Yaginuma, Yamashita, 1999; Радзинская и др., 2003). Однако работы по изучению энергетического обмена в течение всего периода онтогенеза насекомых с прямым и непрямом типом развития носят, как правило, фрагментарный характер.

Целью настоящей работы было изучение особенностей роста и параметров энергетического обмена (скорости и интенсивности потребления кислорода) в ходе индивидуального развития представителей насекомых с прямым и непрямом типом развития.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для сравнения динамики роста и уровня энергетического обмена были использованы: щитник ли-

¹ Работа выполнена при частичной поддержке федерального бюджета по Программе фундаментальных исследований ОБН РАН “Биоразнообразие, подпрограмма “Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение”.

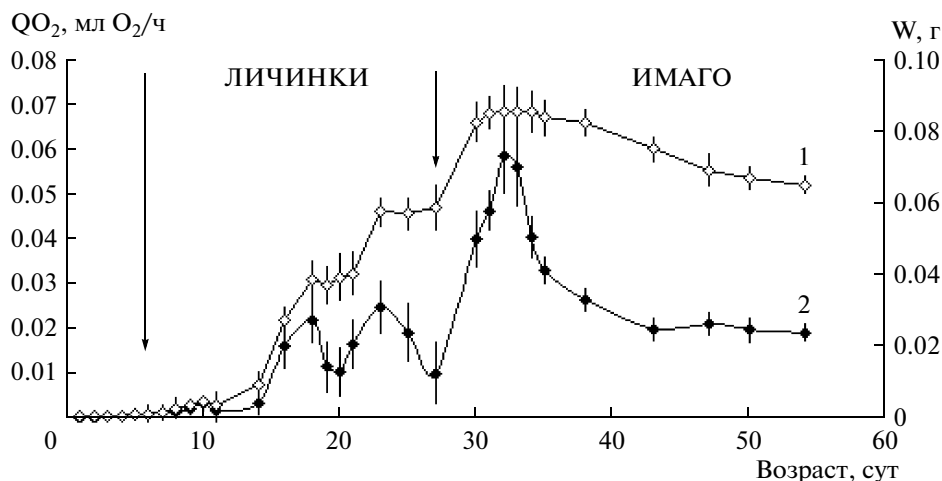


Рис. 1. Изменение массы тела (1) и скорости потребления кислорода (2) в онтогенезе клопа щитника линейчатого *Graphosoma lineatum* L. По оси абсцисс — время развития; по левой оси ординат — скорость потребления кислорода; по правой оси ординат — масса тела. Стрелки указывают: начало вылупления личинок и имаго.

нейчатый *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera, Pentatomidae) и совка капустная *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae).

Работу проводили на Кропотовской биостанции Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН в летние сезоны 2006–2008 гг. Собранных насекомых размещали в лабораторных термостатах при температуре $20 \pm 1^\circ\text{C}$. Каждый из исследуемых видов насекомых содержали на привычном для вида пищевом субстрате. В термостатах поддерживали влажность в пределах 60–70% и соблюдали световой диапазон (14/10 ч) суток (Веck, 1980). При откладке яиц регистрировали время появления кладок, количество яиц в каждой кладке, взвешивали и размещали яйца каждой кладки на отдельном влажном фильтре, который помещали в сосудик для опыта. Для измерения потребления кислорода использовали манометрический метод Варбурга с сосудиками различных объемов (от 5 до 20 мл), в зависимости от размеров объекта. Личинок первого и второго возрастов помещали в сосудики по несколько штук. Измерения потребления кислорода проводили при температуре $20 \pm 0.2^\circ\text{C}$, регистрировать первые замеры начинали через 1–1.5 ч после начала опыта, чтобы насекомые могли прийти в состояние покоя. Замеры делали через каждые 30 мин в течение 3 ч. Всего проведено примерно 1200 опытов. Скорость потребления кислорода (Q_{O_2}) рассчитывали в мл O_2 /ч, а интенсивность потребления кислорода (q_{O_2}) — в мл O_2 /ч/г. Данные на рисунках представлены в виде средних значений скорости потребления кислорода (Q_{O_2}), интенсивности потребления кислорода (q_{O_2}), массы (M), а также указаны стандартные ошибки измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост

Масса развивающегося яйца в период эмбриогенеза щитника линейчатого (*Graphosoma lineatum*) при активном росте собственно зародыша почти не меняется и составляет, в среднем, 0.64 ± 0.03 мг. В период личиночного развития наблюдается значительный рост массы тела, но поскольку личиночное развитие сопровождается линьками, то увеличение массы тела носит ступенчатый характер (рис. 1). При переходе к стадии имаго масса увеличивается примерно на 30–35%, достигая максимума (85.0 ± 8.0 мг) на этой стадии. Впоследствии масса тела имаго несколько снижается.

В ходе эмбриогенеза совки капустной (*Mamestra brassicae*) масса собственно зародыша растет, а масса яйца фактически не меняется и, в среднем, составляет 0.12 ± 0.02 мг. Интенсивный рост массы тела происходит в личиночный период (рис. 2). В отличие от щитника, у капустной совки максимальное значение массы тела отмечено в конце личиночного периода, когда масса достигает максимального значения 0.86 ± 0.09 г. При переходе к стадии предкуколки рост массы прекращается. Период окукливания сопровождается интенсивной, почти двукратной потерей массы тела, что связано с выделением жидкости из личинок при окукливании. Куколки зимуют в состоянии диапаузы в грунте. За время зимовки наблюдается снижение массы тела ещё на 20–30%. В период вылета бабочки из кокона потеря массы происходит за счет сбрасывания покровов куколки и выделения жидкости. У имаго масса тела меняется незначительно.

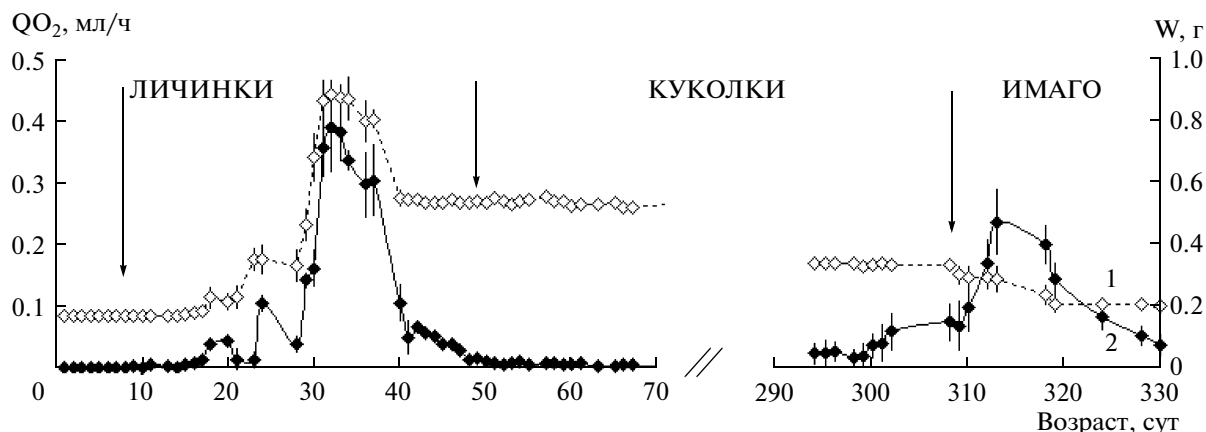


Рис. 2. Изменение массы тела (1) и скорости потребления кислорода (2) в онтогенезе совки капустной *Mamestra brassicae* L. По оси абсцисс — время развития; по левой оси ординат — скорость потребления кислорода; по правой оси ординат — масса тела. Стрелки указывают: начало вылупления личинок, начало метаморфоза и появление имаго.

Скорость потребления кислорода

Данный параметр энергетического обмена в период зародышевого развития щитника линейчатого мало изменяется, однако, по мере роста личинок, он возрастает от 0.00027 до 0.0203 мл O_2 /ч (рис. 1). Этот подъем носит колебательный характер, что связано с линьками. Максимум потребления кислорода отмечен на 33 сут онтогенеза и составляет 0.0586 ± 0.0012 мл O_2 /ч, т.е. увеличивается более чем в 200 раз, по сравнению с зародышевым развитием. По мере увеличения возраста имаго скорость потребления кислорода уменьшается. Так, на 47 сут онтогенеза этот показатель падает более чем в два раза и примерно на этом уровне остается до поздних стадий онтогенеза.

На основании полученных экспериментальных данных и в соответствии с формулой:

$$QO_2 = aM^k \quad (1)$$

(где QO_2 — скорость потребления кислорода, M — масса тела, a и k коэффициенты), был рассчитан коэффициент a аллометрической зависимости потребления кислорода от массы тела взрослого насекомого этого вида (при k равном 0.75). Коэффициент a равен 1.21 ± 0.08 .

В ходе эмбрионального развития совки капустной скорость потребления кислорода меняется незначительно. Однако во время роста личинок она возрастает более чем в 300 раз на 32 сут (рис. 2). В период окукливания скорость потребления кислорода падает и остается на низком уровне до конца метаморфоза. Далее у имаго этот показатель возрастает до 0.237 ± 0.022 мл O_2 /ч на 313 сут развития и затем снижается. На основании полученных результатов и в соответствии с формулой (1) был рассчитан коэффициент a аллометрической зависимости скоро-

сти потребления кислорода от массы тела имаго (при k равном 0.75), который равен 2.64 ± 0.2 .

Интенсивность потребления кислорода

Данный показатель энергетического обмена значительно увеличивается в ходе эмбрионального развития щитника линейчатого, достигая максимального значения (0.94 ± 0.06 мл O_2 /ч/г) на стадии вылупления личинки из яйца (рис. 3). В течение развития личинок наблюдаются существенные колебания интенсивности потребления кислорода: снижение во время линек и подъем между ними. Средний уровень интенсивности потребления кислорода несколько снижается в ходе линек. Во время последней линьки отмечено минимальное значение этого показателя обмена (0.17 ± 0.06 мл O_2 /ч/г). При завершении последней линьки и появлении имаго происходит четырехкратное увеличение интенсивности потребления кислорода. На последующих этапах развития имаго интенсивность потребления кислорода снижается и затем меняется мало.

Интенсивность потребления кислорода существенно возрастает в период эмбрионального развития совки капустной и достигает максимума при вылуплении личинки из яйца (рис. 4). В процессе роста личинок, сопровождающегося линьками, происходят заметно выраженные циклические изменения интенсивности потребления кислорода. К стадии предкуколки этот показатель существенно снижается, достигая наименьшего значения у куколок (0.0049 ± 0.0002 мл O_2 /ч/г). Во время диапаузы куколок опыты не проводились. После завершения зимовки интенсивность потребления кислорода постепенно возрастает и достигает максимума после вылета бабочек. У имаго с возрастом этот показатель обмена постепенно снижается. Таким обра-

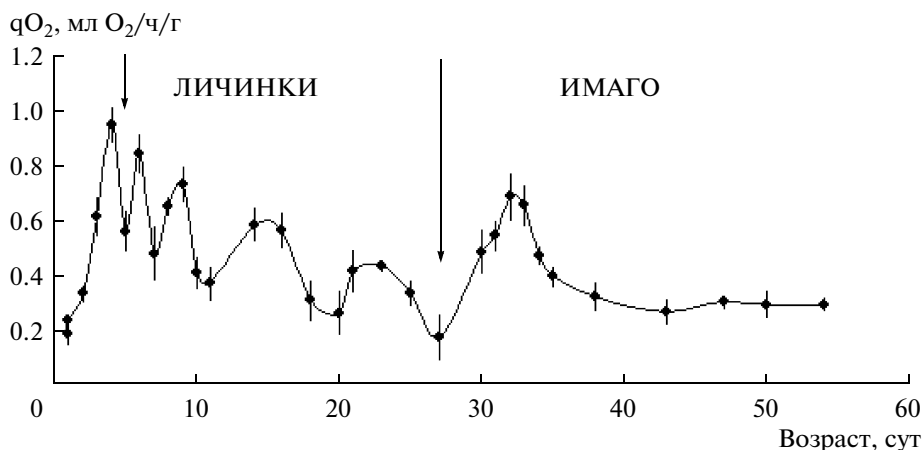


Рис. 3. Изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе клопа щитника линейчатого *Graphosoma lineatum* L. По оси абсцисс — время развития; по левой оси ординат — интенсивность потребления кислорода. Стрелки указывают: начало вылупления личинок и имаго.

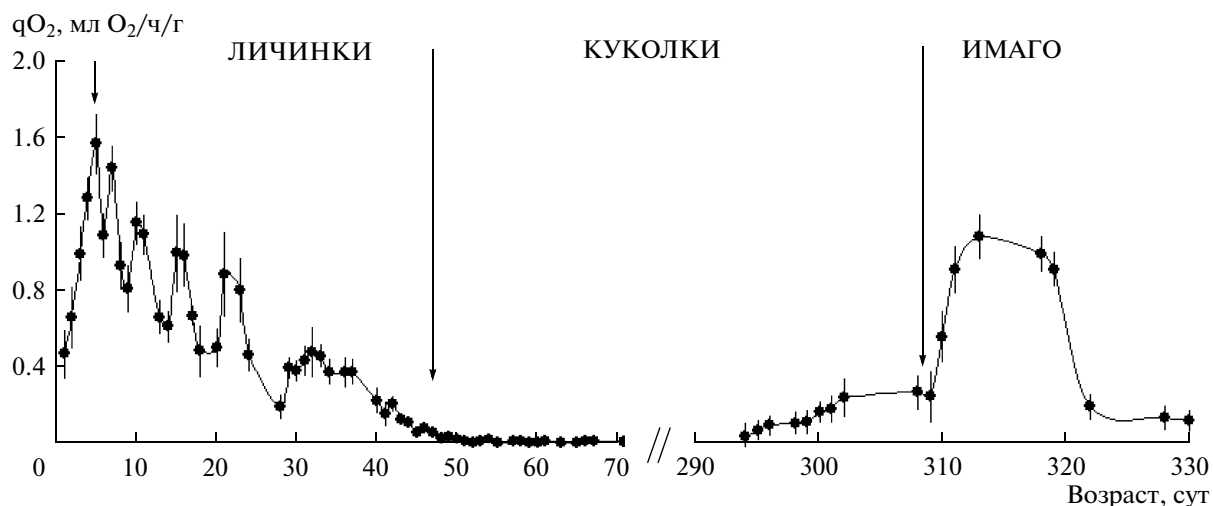


Рис. 4. Изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе совки капустной *Mamestra brassicae* L. По оси абсцисс — время развития; по левой оси ординат — интенсивность потребления кислорода. Стрелки указывают: начало вылупления личинок, начало метаморфоза и появление имаго.

зом, в онтогенезе капустной совки отмечено два максимума интенсивности потребления кислорода: после завершения периода эмбрионального развития и у взрослых особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные данные об особенностях роста и энергетического обмена (скорости и интенсивности потребления кислорода) свидетельствуют о заметных различиях между двумя видами насекомых, отличающимися типом развития. Прежде всего, отличается рост массы тела у насекомых с прямым и непрямым типом развитием.

У щитника линейчатого в ходе эмбриогенеза при увеличении массы собственно зародыша масса яйца не меняется. Основной прирост массы тела у данного вида, как и у других насекомых с прямым типом развития (Klingenberg, 1996), происходит во время личиночного периода, достигая максимума после перехода к стадии имаго, и плавно снижается в последующий период (рис. 1). Сходная динамика показана также для других видов насекомых с прямым типом развития: сверчка *Acheta domestica* L. (Никольская и др., 1986) и красноклопа обыкновенного *Pyrrhocoris apterus* L. (Радзинская, Никольская, 1982).

Характер изменения массы тела у совки капустной — вида с непрямом типом развития, иной. Как и у щитника, при росте собственно зародыша масса яйца в период эмбрионального развития не меняется. Масса тела у совки начинает увеличиваться во время личиночного развития и достигает максимума в конце личиночного периода (рис. 2), что существенно отличается от динамики изменения массы тела у щитника, для которого максимум приходится на период взрослого насекомого. Следует отметить, что у насекомых с непрямом развитием в период метаморфоза изменения массы тела незначительны и возможны за счет потери влаги. Сложный характер роста насекомых зависит, как известно, от последовательной смены секреции гормонов, контролирующей разные этапы их онтогенеза: рост, линьки, превращение в куколку, формирование имаго (Nova'k, 1975; Тыщенко, 1976; Росс и др., 1985; Takaki, Sakurai, 2003).

Динамика интенсивности потребления кислорода на разных этапах онтогенеза у насекомых с прямым и непрямом развитием также отличается. При этом, для изменения данного показателя в ходе индивидуального развития характерны и общие черты для всех насекомых. Изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе этих животных имеет двухвершинный характер. Этот показатель энергетического метаболизма в онтогенезе насекомых с прямым типом развития (щитник линейчатый) существенно возрастает во время эмбриогенеза, достигает максимума при вылуплении зародышей и затем снижается в ходе личиночного развития. Второй по высоте подъем этого показателя энергетического обмена отмечен при переходе к имагинальной стадии. Колебательный характер снижения интенсивности потребления кислорода в ходе личиночного развития показан также для еще одного вида с прямым типом развития — красноклопа *Pyrrhocoris apterus* (Радзинская, Никольская, 1982).

Для насекомых с непрямом типом развития (совка капустная) максимум интенсивности потребления кислорода отмечен при вылуплении личинок. Далее следует циклическое снижение данного показателя в ходе личиночного развития, которое переходит в значительное падение на стадии куколки (рис. 3). Данное снижение — специфичное для насекомых с непрямом типом развития, связано с зимней диапаузой на этой стадии (Саулич, Соколова, 2002). Сходное понижение уровня интенсивности потребления кислорода на стадии куколки получено и для других видов, в частности, для колорадского жука (Таланов, 1968, Радзинская и др., 2003). Падение уровня метаболических процессов в этот период обусловлено не только тем, что куколки неподвижны, но и глубокими внутренними преобразованиями, связанными с лизисом внут-

ренних органов насекомого и последующим постепенным формированием новых структур из имагинальных дисков. Таким образом, если у клопа щитника интенсивность потребления кислорода между двумя максимальными значениями частично снижается, сохраняя колебательный характер, то у капустной совки, в промежутке между двумя максимальными значениями, данный показатель на фоне метаморфоза падает до минимальных величин. Следует отметить, что в период метаморфоза нервная и частично трахейная система насекомого сохраняются, однако лизис остальных тканей не может не затрагивать структуры, связанные с энергетическим обменом (Иванова-Казас, Иванова, 1964; Sehna, et al., 1996; Бызова, 2007). При переходе к стадии имаго интенсивность потребления кислорода капустной совки существенно возрастает и затем снижается на более поздних этапах. Данная динамика с небольшими вариациями характерна и для других насекомых с непрямом типом развития, в частности, для тутового шелкопряда *Bombyx mori* (Радзинская, Никольская, 1972), дрозофилы *Drosophila melanogaster* (Алексеева, 1985), комара *Culex pipiens molestus* (Алексеева и др., 1991). Сходные результаты были получены и для жука *Callosobruchus subinnotatus* (Mbata et al., 2000).

Поскольку метаморфоз у животных, в том числе у насекомых, рассматривается как эволюционное усложнение онтогенеза (Шмальгаузен, 1938; Захваткин, 1949; Иванова-Казас, 1995), сравнение насекомых с прямым и непрямом развитием можно анализировать с этой точки зрения. Одним из подходов к изучению эволюционных процессов с позиций сравнительной и эволюционной физиологии является анализ сопоставимого стандартного обмена, численно равного величине коэффициента a аллометрической зависимости скорости дыхания от массы тела (Зотин, Зотин, 1999). Показано, что в ходе процесса эволюции насекомых, так же как и других животных, величина коэффициента a возрастает (Зотин, Зотин, 1999, Алексеева, 2009). Результаты настоящей работы показывают, что значение коэффициента a , рассчитанное для взрослых особей с непрямом типом развития (совки капустной), существенно выше, чем у щитника линейчатого с прямым типом развития. Полученные данные подтверждают заключение, сделанное ранее (Зотин, Алексеева, 1997), что коэффициент a для отрядов насекомых с прямым типом развития ниже (диапазон значений для разных видов составляет 1.02–2.91), чем для отрядов насекомых с непрямом типом развития (1.24–4.08).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что насекомые с различными типами онтогенеза различаются не только по динамике потребления кислорода, но также по величине коэффициента a , характеризующего стандартный

обмен видов. Исходя из этого, можно предположить, что насекомые, онтогенез которых протекает по непрямому типу развития, включающему период метаморфоза, приобретают преимущество перед насекомыми с прямым типом развития, поскольку повышение энергетического обмена дает им возможность занять более обширный ареал. В связи с этим, следует отметить, что бабочки совки, представители сем. Noctuidae, в мировой фауне представлены 35000 видов, в то время как клопы щитники, представители сем. Pentatomidae – примерно 4000 видов. Количество видов рассматривается как показатель направления эволюционного развития (Матвеев, 1968; Расницын, 2005), и принято считать, что процветающие группы представлены большим числом видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177–180.
- Алексеева Т.А. Изменение энергетического обмена в ходе эволюции насекомых // Экология, эволюция и систематика животных. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Рязань: НП “Голос губернии”. 2009. С. 300–302.
- Алексеева Т.А., Расницын С.П., Званцов А.В. Изменение интенсивности потребления кислорода в онтогенезе *Culex pipiens molestus* F. (Diptera, Nematocera, Culicidae) // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 3. С. 266–268.
- Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 328 с.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). М.: Сов. наука, 1949. 395 с.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста, старения. М.: Наука, 1974. 183 с.
- Зотин А.И., Алексеева Т.А. Прогрессивная эволюция и макросистематика в классе насекомых // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 2. С. 186–195.
- Зотин А.И., Зотин А.А. Направление скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука, 1999. 320 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста, старения организма. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Иванова-Казас О.М., Иванова Н.А. Метаморфоз ивового пилильщика *Pontania capreae* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). I. Гиподерма // Энтомологическое обозрение. 1964. V. 43. № 2. P. 309–326.
- Никольская И.С., Радзинская Л.И., Прокофьев Е.А. Изменение дыхания и веса сверчка *Acheta domestica* L. при росте и старении // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. № 4. С. 628–633.
- Матвеев Б.С. Современное состояние учения А.Н. Северцова о прогрессе и регрессе эволюции // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 1. С. 5–19.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.
- Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 264 с.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С. Энергетика развития тутового шелкопряда. 1. Дыхание и уровень АТФ в зародышевом развитии // Онтогенез. 1972. Т. 3. № 6. С. 602–608.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С. Изменение энергетического обмена в онтогенезе животных // Математическая биология развития. М.: Наука, 1982. С. 160–168.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А. и др. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377–381.
- Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 347 с.
- Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М.: Мир, 1985. 576 с.
- Саулич А.Х., Соколова И.В. Сезонные адаптации совков (Lepidoptera, Noctuidae) // Энтомологическое обозрение. 2002. Т. 81. № 3. С. 529–546.
- Тилавов Т.Т. О периодичности газообмена в онтогенезе колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Зоологический журнал. 1968. Т. 48. № 12. С. 118–125.
- Тыщенко В.П. Основы физиологии насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. Т. 1. 363 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Beck S.D. Insect Photoperiodism. New York: Academic Press. 1980. 387 p.
- Gromadzka J. Respiratory metabolism of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ekol. Polska. 1968. V. A16. № 17. P. 375–383.
- Gromysz” Kałkowska K., Hubicka J. Changes in oxygen consumption of the fly *Lipara similis* Schin. (Diptera) during various stages of its life // Comp. Biochem. Physiol. 1988. V. A91. P. 91–95.
- Klingenberg C.P. Individual variation of ontogenesis: a longitudinal study of growth and timing // Evolution. 1996. V. 50. № 6. P. 2412–2428.
- Mbata G.N., Hetz S.K., Reichmuth C., Adler C. Tolerance of pupae and adults of *Callosobruchus subinnotatus* Pic (Coleoptera: Bruchidae) to modified atmospheres: a function of metabolic rate // J. Insect Physiol. 2000. V. 46. P. 145–151.
- Nova’k V.J.A. Insect hormones. London: Chapman and Hall, 1975. 600 p.
- Sehnal F., Svacha P., Zrzavy J. Evolution of insect metamorphosis // Metamorphosis. Postembryonic reprogramming of gene expression in amphibian and insect cells. San Diego: Academic Press, 1996. P. 3–58
- Takaki K., Sakurai S. Regulation of prothoracic gland ecdysteroidogenic activity leading to pupal metamorphosis // Insect Biochem. Molec. Biol. 2003. V. 33. P. 1189–1199.
- Yaginuma T., Yamashita O. Oxygen consumption in relation to sorbitol utilization at the termination of diapause in eggs of the silkworm, *Bombyx mori* // J. Insect Physiol. 1999. V. 45. P. 621–627.

Dynamics of Energy Metabolism in Ontogenesis of Striped Shield Bug (*Graphosoma lineatum* L.) and Cabbage Moth (*Mamestra brassicae* L.)

T. A. Alekseeva and N. D. Ozernyuk

Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia

Abstract—Dynamics of growth and oxygen consumption during ontogenesis of insects with direct (striped shield bug *Graphosoma lineatum* L.) and indirect (cabbage moth *Mamestra brassicae* L.) development have been compared. The correlation between a character of energy metabolism alteration and peculiarities of development of the insects has been shown. Cyclic decrease of oxygen consumption during molt and sharp dropping during metamorphosis have been observed in insects with indirect development. The decrease of oxygen consumption has been observed in insects with direct development only during molts. The coefficient *a* of allometric dependence of oxygen consumption on body weight of imago for cabbage moth was two times higher than that for striped shield bug.

Keywords: insects, ontogenesis, direct and indirect development, growth, oxygen consumption