Qabul qilindi: 16-noyabr 2026-yil • Ma’qullandi: 18-noyabr 2026-yil • Nashr qilindi: 20-noyabr 2026-yil

KAM AZOTLI OZIQA SHAROITIDA TERMIT KOLONIYALARINING AZOT BALANSI VA ICHAK SIMBIONTLARINING ROLI

Rustamov Kaxraman Juraboyevich
Markaz direktori, biologiya fanlari bo‘yicha falsafa doktori (PhD)
Otajonov Anvarjon Abduraxim o‘g‘li
Markazning Farg‘ona, Andijon va Namangan viloyatlari bo‘yicha hududiy vakili, PhD
O‘zbekiston Respublikasi Fanlar akademiyasi Zoologiya instituti huzuridagi Respublika termitlarga qarshi kurashish ilmiy ishlab-chiqarish markazi

Annotatsiya. Yog‘och yoki qurigan o‘simlik qoldiqlari bilan oziqlanuvchi termitlarda uglerodga boy ratsion oqsil sintezi uchun zarur azotni cheklashi mumkin. Sharhda oziqa va atmosfera orqali kiradigan azot, siydik kislotasidan qayta o‘zlashtiriladigan azot hamda kastalar o‘rtasidagi oziqa almashinuvi koloniya miqyosida tahlil qilindi. Izotop bilan belgilash tajribalarida Reticulitermes flavipes ichak bakteriyalari qayta ishlagan urat azoti termit to‘qimalarida aniqlangan. Coptotermes formosanus yosh koloniyalari bo‘yicha kuzatuvlarda esa tashqi oziqa manbasi va ota-ona zaxirasining ahamiyati rivojlanish bosqichiga bog‘liq bo‘lgan. O‘zbekistondagi Anacanthotermes turlari uchun oziqa tanlovi, kasta tarkibi va ichak metagenomi haqidagi ma’lumotlar qiyoslandi. Mahalliy koloniyalarda atmosfera azotining oziqlanishga qo‘shgan ulushini aniqlash uchun azotning mutlaq massasini va uning manbasini birga baholash zarur.

Kalit so‘zlar: Termitlar, Anacanthotermes, biologik azot fiksatsiyasi, siydik kislotasi, ichak mikrobiotasi, trofallaksis, azot izotoplari.

Kirish

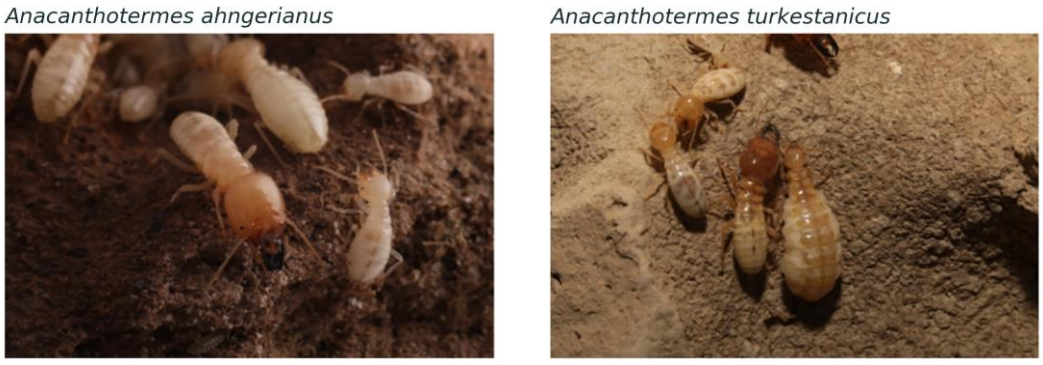
Yog‘och tarkibidagi sellyuloza va gemitsellyuloza termit hamda uning simbiontlari uchun uglerod manbaidir. Oqsil, nuklein kislotalar va xitin sintezi esa azotni ham talab qiladi. Bir bo‘lak yog‘ochni kemirib yashayotgan ishchining energiya bilan ta’minlanishi va

shu oziqa hisobidan butun koloniyaning o‘sishi ikki xil biologik savoldir [1, 2]. Ayniqsa yangi koloniya tashkil topganda, dastlabki avlod tanasida paydo bo‘lgan azotning bir qismi ota-onada avvaldan mavjud bo‘lishi mumkin [3].

Sharhning maqsadi — qaysi jarayon koloniyaga azot olib kirishini, qaysi jarayon mavjud azotni saqlab qolishini va ularni qanday dalil bilan ajratish mumkinligini ko‘rsatish. Bu farq O‘zbekistonda yog‘och bilan birga o‘tsimon o‘simliklar poyasini ham iste’mol qiladigan yig‘uvchi termitlarni o‘rganishda alohida ahamiyatga ega [4, 5].

Oziqa tanlovi va tabiiy ratsionning tarkibi

Turkiston termitining (Anacanthotermes turkestanicus) zararlangan yog‘och ichida topilishi yog‘och uning yagona oziqasi ekanini anglatmaydi. Khamraev va hammualliflar laboratoriyada 15 xil, dala sharoitida esa 25 xil o‘simlik materialini sinagan. Kungaboqar va shirin jo‘xori poyalari ikkala sharoitda ham ko‘p iste’mol qilingan. Qamish esa taqqoslangan boshoqdoshlar ichida eng kam iste’mol qilingan [4]. Bu ish ratsion tarkibini hududdagi yetakchi o‘simliklar ro‘yxatiga yoki zararlangan qurilish materialiga qarab belgilash qanchalik noaniq ekanini ko‘rsatadi.



1-rasm. O‘zbekistonda uchraydigan yig‘uvchi termitlar. Chapda Anacanthotermes ahngerianus, o‘ngda A. turkestanicus. Fotosuratlar Jan Šobotník tomonidan olingan. Togaev va hammualliflar [5] chop etgan 1-rasmning A va B panellari ajratib berildi (CC BY 4.0).

Azot ta’minotini baholashda oziqaning quruq massasini uning tarkibidagi azot ulushiga ko‘paytirish kerak. Yumshoq poyaning ko‘proq kemirilishi uning oqsilga boyligini isbotlamaydi. Poya ko‘proq yeyilgani hisobiga, hatto undagi azot ulushi pastroq bo‘lsa ham,

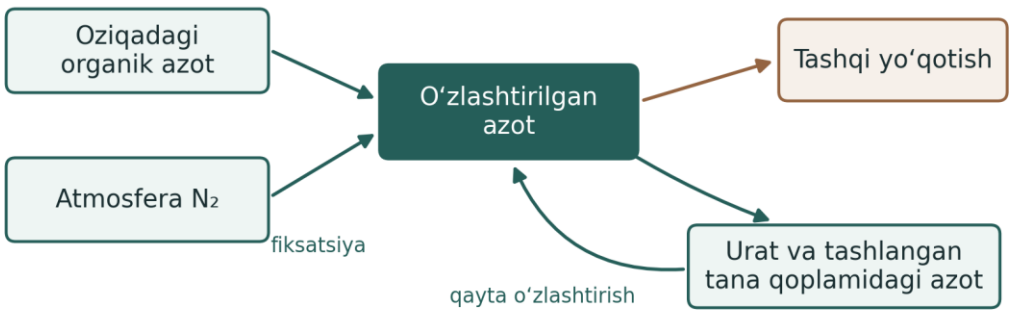
koloniyaga undan ko‘proq azot kirishi mumkin. Oziqa tanlovi haqidagi tajriba [4] qaysi materiallarni kimyoviy tahlilga kiritish kerakligini asoslaydi. Qaysi manba koloniyaga qancha azot yetkazganini baholash uchun har bir manba bo‘yicha iste’mol va tarkib ma’lum bo‘lishi kerak.

Sharhga manbalarni tanlash

Mavzuli sharhga termitlarda azotning kirishi, qayta ishlatilishi yoki kastalar bo‘ylab uzatilishini o‘rgangan birlamchi ishlar, ichak simbioziga oid umumlashtiruvchi maqolalar hamda O‘zbekiston termitlari haqidagi dala va metagenom tadqiqotlari kiritildi. Qiyoslashda termit turi, kuzatilgan biologik birlik va o‘lchangan kattalik hisobga olindi. Tur, vaqt oralig‘i va natija birliklari farq qilgani uchun tajribalardagi foizlardan yagona o‘rtacha qiymat chiqarilmadi.

Atmosfera azotining bog‘lanishi va oziqadan keladigan azot

Molekulyar azot (N_2) atmosferada ko‘p bo‘lsa ham, termit uni bevosita oqsil sinteziga jalb qila olmaydi. Ayrim ichak mikroorganizmlari nitrogenaza fermenti vositasida N_2 ni biologik o‘zlashtiriladigan shaklga o‘tkazadi. Breznak va hammualliflarning tajribalari termitlarda bunday faollik mavjudligini ko‘rsatgan [6]. Oziqa bilan kiradigan organik azot ham, ichakda bog‘langan atmosfera azoti ham koloniya chegarasidan o‘tgan tashqi kirimdir. Urat tarkibidagi azotning qayta ishlanishi esa ichki oqimdir (2-rasm).



2-rasm. Koloniyaga azot kirishining ikki yo‘li va ichki qayta aylanish. Chiziqlar oqim yo‘nalishini ko‘rsatadi. Ularning qalinligi miqdorni ifodalamaydi. Sxema [3, 6, 7, 8] manbalar asosida tuzildi.

Ichakdagi mikroorganizmlar bir-birining modda almashinuvi mahsulotlaridan

foydalanishi mumkin. Hongoh va hammualliflar Coptotermes formosanus ichagidagi sellyulozani parchalovchi protistda yashaydigan bakteriyaning genomida azot fiksatsiyasi va aminokislotalar sinteziga doir genlarni topgan [9]. Hodotermopsis sjoestedti bo‘yicha ishda esa ichak fraksiyalaridagi o‘lchovlar fiksatsiya faolligining asosiy qismini Eucomonympha protistining bakterial endosimbiontlari bilan bog‘lash imkonini bergan [10]. Birinchi xulosa genlar majmuasiga, ikkinchisi organizmlar bilan bog‘langan faollik o‘lchoviga ham tayanadi.

Bu topilmalarni butun koloniyaning azot budjetiga tatbiq etish uchun ratsion va yashash sharoiti muhim. Mullins va Su taqqoslagan quruq yog‘ochda yashovchi Kalotermitidae vakillarida nitrogenaza genlarining ifodalanishi yuqoriroq bo‘lgan. O‘rganilgan yerosti Rhinotermitidae vakillarida fiksatsiya faolligi tuproqdagi fon qiymatlaridan sezilarli farq qilmagan [11]. Tuproq va chirindiga kira oladigan termit uchun tashqi organik modda ham azot manbasi bo‘la oladi [12]. Shu sabab bir yog‘och bo‘lagida yashaydigan turning ko‘rsatkichini yig‘uvchi termit uchun tayyor koeffitsiyent sifatida ishlatish asossiz.

Siydik kislotasidagi azotning qayta o‘zlashtirilishi

Termit to‘qimalarida hosil bo‘ladigan siydik kislotasi tarkibida azot bor. Potrikus va Breznak Reticulitermes flavipes ishchilarida bu moddaning taqdirini ikki xil izotop belgisi orqali o‘rgangan. Uglerod belgisi moddaning yog‘ tanasidan Malpigi naychalari orqali orqa ichakka o‘tishini kuzatishga xizmat qilgan. Azoti ^{15}N bilan belgilangan siydik kislotasidan foydalanganda esa ichak bakteriyalari parchalagan moddaning azoti keyinchalik termit to‘qimalarida aniqlangan [7]. Shu tariqa tashish yo‘li va azotning mezbonga qaytishi alohida dalillar bilan ko‘rsatilgan.



3-rasm. Reticulitermes flavipes ishchisining bosh qismi va shu turda izotop belgisi orqali kuzatilgan urat yo‘li [7]. Fotosurat USGS Native Bee Inventory and Monitoring Laboratory tomonidan olingan (Wikimedia Commons, CC BY 2.0). O‘ngdagi sxema tadqiqot asosida tuzildi.

Thong-On va hammualliflar sakkiz tur termit ichagidan siydik kislotasini parchalay oladigan, 16 turga mansub anaerob bakteriyalarni ajratgan [13]. Bunday xilma-xillik bir fiziologik vazifani turli bakterial guruhlar bajarishi mumkinligini ko‘rsatadi. Ajratilgan bakteriyaning xususiyati muayyan turning tabiiy koloniyasida bir oy davomida qancha azot saqlanganini o‘z-o‘zidan belgilamaydi. Buning uchun moddaning ichakka yetib borishi, parchalanishi va ajralgan azotning biologik to‘qimaga qaytishi o‘zaro bog‘liq holda baholanishi kerak.

Azot zaxirasini talqin qilish

To‘qimada ko‘p urat topilishi ikki holatga mos keladi. Urat tez hosil bo‘layotgan bo‘lishi yoki hosil bo‘lgan urat sekin qayta ishlanayotgan bo‘lishi mumkin. Aksincha, oz miqdordagi zaxira jarayon sustligini bildirmaydi, chunki tez hosil bo‘lib, tez sarflanadigan modda to‘planib ulgurmaydi. Shuning uchun yakuniy zaxira massasi bilan birga vaqtga bog‘liq o‘zgarish yoki belgilangan azotning qaysi to‘qimaga o‘tgani haqidagi axborot kerak [7, 13].

Koloniya rivojlanishi va kastalararo oziqa almashinuvi

Yangi koloniyada lichinka tanasiga o‘tgan azotning manbasini tushunish uchun ota-ona tanasidagi o‘zgarishni ham kuzatish zarur. Coptotermes formosanus bo‘yicha tajribada kam azotli sharoitda asoschi juft o‘z azot zaxirasining qariyb yarmini birinchi avlodga o‘tkazgan. Ishchilar paydo bo‘lgach ham, 12 oy ichida koloniyadagi jami azot ortmagan [3].

Boshqa tajribada organik moddaga boy tuproqdan foydalana olgan shu tur koloniyalarining 14-oydagi biomassasi qumda saqlangan koloniyalarnikidan qariyb 2,65 baravar yuqori bo‘lgan. Shu vaqtdan keyin tuproqdan ajratilgan koloniyalarda keyingi olti oy davomida jami azot va koloniya kattaligi deyarli o‘zgarmagan [12].



4-rasm. Ishchi va askar termitlar. Askarlarning boshi to‘qroq, mandibulalari yirikroq. Fotosurat Scott Bauer, USDA Agricultural Research Service, K9056-1. Tasvir kastalar o‘rtasidagi tashqi farqni ko‘rsatadi.

Termitlar orasida trofallaksis, ya’ni individlarning oziqani bir-biriga uzatishi, ma’lum bir ishchi topgan resursni boshqa kastalarga yetkazadi [14]. Tong va hammualliflar Coptotermes gestroi tashlagan tana qoplamini oqsil belgisi bilan kuzatgan. Belgi tekshirilgan barcha ona termitlarda topilgan, birinchi yoshdagi lichinkalarda esa aniqlanmagan. Mualliflar ishchilar qoplamni iste’mol qilishi va undan olingan modda reproduktiv individlar hamda askarlarga oziqa almashinuvi orqali yetib borishini ko‘rsatgan [8]. Bu belgi oziqaning yo‘lini ochib beradi. Qabul qiluvchiga o‘tgan azot massasini esa alohida o‘lchash lozim.

Tashlangan qoplamning oziqaviy qiymati ratsionga ham bog‘liq. C. gestroi koloniyalarida qoplam qo‘shimcha berilganda kam azotli sharoitdagi biomassa o‘sishi

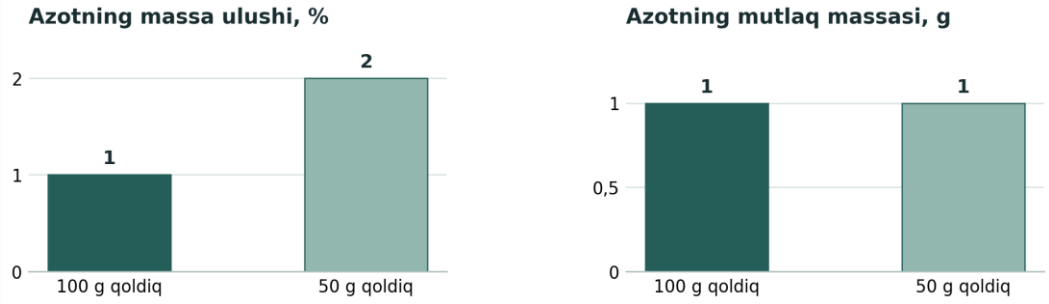
kuchaygan, azotga boy sharoitda esa shunday samara kuzatilmagan [15]. Tabiiy uyada o‘z individidan qolgan qoplamni iste’mol qilish mavjud azotning ichki qayta aylanishidir. Tajribachi boshqa koloniyadan qoplam olib kelganda u tajribadagi koloniya uchun tashqi kirimga aylanadi.

Modda balansi va konsentratsiyani talqin qilish

Kuzatuv chegarasiga tirik individlar, ularning simbiontlari va uyada saqlanayotgan oziqa hamda qoldiqlar kiritilsa, bir davr uchun balans quyidagicha yoziladi. Barcha hadlar bir xil birlikda, masalan, mg N/koloniya hisobida olinadi.

$$\Delta N = N(\text{oziqa kirimi}) + N(\text{fiksatsiya}) - N(\text{tashqi chiqim})$$

Bu yerda ΔN — davr oxiridagi va boshidagi umumiy azot zaxiralari farqi. Tashqi chiqimga chegaradan olib chiqilgan azot, masalan, uyadan uchib ketgan qanotli individlar yoki tashqariga chiqarilgan qoldiqdagi azot kiradi. Kasta ichidagi yoki kastalararo almashinuv butun koloniya yig‘indisida qisqaradi. Shartli ravishda oziqa orqali 8 mg azot kelsa va avvalgi zaxiradan 3 mg qayta ishlatilsa, boshqa kirimlar yo‘qligida tashqi kirim 8 mg ni tashkil etadi. 3 mg ichki oqimni qo‘shish ayni atomlarni ikki bor sanashga olib keladi.



5-rasm. Qoldiqning quruq massasi 100 g dan 50 g gacha kamayganda 1 g azotning massa ulushi 1 foizdan 2 foizga ko‘tariladi. Shartli hisobiy misol.

1-jadval. Quruq qoldiqda konsentratsiya va mutlaq massani birga hisoblash

Qoldiq holati	Quruq massa	Azot ulushi	Azot massasi
Boshlang‘ich	100 g	1,0 %	1,00 g
Massa kamaygan	50 g	2,0 %	1,00 g
Farq	−50 g	+1,0 foiz bandi	0,00 g

1-jadvalda azot konsentratsiyasining ortishini quruq massa yo‘qolishining o‘zi

tushuntiradi. Shu bois uyadagi eski materialda azot foizi yangi materialdagidan balandroq chiqsa, ikkala namunada quruq massa, mutlaq azot va tashqaridan aralashgan material ham tekshirilishi kerak. Turli yoshdagi ikkita qoldiqni bir marta solishtirish parchalanish davomida aynan qancha azot kirgani yoki chiqqanini aniqlash uchun yetarli emas.

Azot manbasini aniqlashda dalillarning kuchi

Tayasu va hammualliflar yog‘och bilan oziqlanuvchi turlardan tuproq organik moddasini iste’mol qiluvchi turlarga o‘tilganda to‘qimadagi tabiiy $\delta^{15}N$ qiymati odatda ortishini ko‘rsatgan [16]. Bu qiymat namunadagi $^{15}N/^{14}N$ nisbatining standartga nisbatan farqini bildiradi. U ratsiondagi farqni ko‘rsatishi mumkin, biroq o‘simlik, tuproq va chirindi boshlang‘ich izotop tarkibi bo‘yicha ham farqlanadi. Muayyan joydagi oziqa manbalarining fon qiymatlari noma’lum bo‘lsa, termit to‘qimasining bitta $\delta^{15}N$ qiymatidan atmosfera azotining aniq ulushini chiqarib bo‘lmaydi.

2-jadval. Kuzatuv ko‘rsatkichi bilan ilmiy xulosa o‘rtasidagi bog‘lanish

Dalil	**Qaysi savolga javob beradi?**	**Qo‘shimcha shart yoki cheklov**
Tabiiy $\delta^{15}N$ [16]	Turlar yoki oziqa guruhlari izotop tarkibi bo‘yicha farqlanadimi?	O‘sha hudud oziqasi va tuprog‘ining fon qiymatlari zarur.
^{15}N bilan belgilangan urat [7]	Uratdagi azot mezbon to‘qimasiga qaytadimi?	Kuzatilgan qaytish aynan shu tur va tajriba davriga tegishli.
nifH va boshqa genlar [17, 18]	Mikrob jamoasida fiksatsiya bilan bog‘liq genetik imkoniyat bormi?	Genning mavjudligi bir vaqt birligida bog‘langan N_2 massasini bermaydi.
Koloniyaning jami azoti [3, 12]	Kuzatuv davrida azot zaxirasi ortdimi?	Manbani ajratish uchun ratsion, boshlang‘ich zaxira va chiqimlar haqida ma’lumot kerak.
Oziqadagi oqsil belgisi [8]	Material qaysi kastalarga yetib borgan?	Belgi qayd etilgan individga qancha azot o‘tganini alohida baholash lozim.

Ichak metagenomlari turli termit nasablarida uglevod va azot almashinuviga oid genlar keng tarqalganini, ularning nisbiy miqdori esa oziqlanish guruhlari bo‘yicha farqlanishini ko‘rsatadi [17]. Ohkuma va hammualliflar termitlar ichak jamoalarida nitrogenaza bilan

bog‘liq nifH genining turli variantlarini aniqlagan [18]. Gen topilishi, uning ifodalanishi va koloniyadagi jami azotning ortishi uch xil kuzatuvdir. Ular bir koloniyada, bir xil vaqt oralig‘ida taqqoslangandagina genetik imkoniyatning oziqlanish uchun miqdoriy ahamiyati haqida asosliroq xulosa chiqarish mumkin.

3-jadval. Turli tajribalardagi miqdoriy natijalarning biologik mazmuni

Tur va manba	**E’lon qilingan natija**	**O‘lchovning biologik mazmuni**
C. formosanus [3]	Asoschi juft azot zaxirasining qariyb yarmi birinchi avlodga o‘tgan.	Avlodlar o‘rtasida ilgari to‘plangan azotning taqsimlanishi.
C. formosanus [12]	14-oydagi biomassa organik tuproqda 184,30 ± 42,45 mg, qumda 69,60 ± 5,61 mg.	Jami biomassaning o‘rtacha qiymati ± standart og‘ish. O‘rtacha qiymatlar nisbati 2,65.
C. gestroi [8]	Tashlangan tana qoplami quruq massasining qariyb 11 foizi azotdan iborat.	Qoplamning azot konsentratsiyasi. Barcha qoplamlarning jami hissasi uchun ularning massasi ham zarur.

O‘zbekiston yig‘uvchi termitlari uchun tadqiqot savollari

Togaev va hammualliflar Xorazmning Xiva tumanidagi uyadan olingan A. ahngerianus hamda Navoiy viloyati Xatirchi tumanidagi zararlangan uylardan yig‘ilgan A. turkestanicus ishchilarining ichak metagenomini solishtirgan. Har bir tur uchun 15 ishchining ichagi bitta birlashtirilgan namunada tahlil qilingan [5]. Bu ikki namunaning mikrob tarkibi haqida ma’lumot beradi. Tur, hudud va yashash joyi bir vaqtda o‘zgargani sababli, kuzatilgan farqni faqat ratsion yoki faqat termit turi bilan izohlash qiyin.

Mahalliy sharoitda mavsumiy tanlanma ham natijaga ta’sir qiladi. G‘aniyeva, Rustamov va hammualliflar to‘qqizta tabiiy termit uyasidagi kuzatuvlarda iyul oyida A. turkestanicus lichinkalarining ulushi 46,5 foizga yetganini qayd etgan [19]. Bu son kasta tarkibini tavsiflaydi. Uni koloniyadagi azotning 46,5 foizi lichinkalarda jamlangan, deb talqin qilib bo‘lmaydi. Bunday xulosa uchun har bir guruhdagi individlar sonidan tashqari bir individning quruq massasi va azot ulushi kerak. O‘zbekistonda Amitermes rhizophagus ham qayd etilgan [20]. Shu bois ishlatilgan turning identifikatsiyasini aniq berish, ayniqsa

bir nechta hudud qiyoslanganda, muhimdir.

4-jadval. Mahalliy koloniyalar bo‘yicha tekshirish mumkin bo‘lgan savollar

Savol	Qiyoslanadigan dalillar	Natijani ifodalash
Qaysi oziqa manbasi ko‘proq azot beradi?	Bir hududdagi o‘simlik qoldiqlarining iste’mol qilingan quruq massasi va azot ulushi	Har bir manbadan kirgan mg N, bir xil davr uchun
Mavsumda azot qaysi guruhga o‘tadi?	Bir turga mansub mustaqil koloniyalarda kasta soni, o‘rtacha quruq massa va to‘qimadagi azot	Har bir kastadagi mg N va koloniya zaxirasidagi ulushi
Metagenom dalili fiksatsiyaga mos keladimi?	Bir xil yashash joyidagi koloniyalarda genetik ko‘rsatkich va azot oqimining mustaqil bahosi	Har bir koloniya uchun alohida qiymat va noaniqlik

Xulosa

Termit koloniyasida azot tanqisligiga qanday moslanish yuz berganini tushuntirish uchun azotning qayerdan kelgani va undan necha marta foydalanilganini ajratish kerak. R. flavipes bo‘yicha izotop dalili ichak orqali azot qayta o‘zlashtirilishini, Coptotermes bo‘yicha kuzatuvlar esa ota-ona zaxirasi, oziqa almashinuvi va tuproq organik moddasining ahamiyatini ko‘rsatadi. O‘zbekistonning Anacanthotermes turlarida keyingi tekshiriladigan savol — poya, yog‘och va boshqa tabiiy oziqa hisobidan keladigan azot mavsumiy kasta tarkibi o‘zgarganda koloniyaning ehtiyojini qay darajada qoplashidir. Bunga javob berish uchun eng muhim o‘lchovlar iste’mol qilingan quruq massa, undagi azot va kastalar bo‘yicha mutlaq azot zaxirasidir.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Brune A. (2014). Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. Nature Reviews Microbiology, 12(3), 168–180. DOI 10.1038/nrmicro3182

2. Brune A., Dietrich C. (2015). The Gut Microbiota of Termites: Digesting the Diversity in the Light of Ecology and Evolution. Annual Review of Microbiology, 69(1), 145–166. DOI 10.1146/annurev-micro-092412-155715

3. Mullins A., Su N.Y. (2018). Parental Nitrogen Transfer and Apparent Absence of

N2 Fixation during Colony Foundation in Coptotermes formosanus Shiraki. Insects, 9(2), 37. DOI 10.3390/insects9020037

4. Khamraev A., Lebedeva N., Zuginisov T., Abdullaev I., Rakhmatullaev A., Raina A.K. (2007). Food preferences of the Turkestan termite Anacanthotermes turkestanicus (Isoptera: Hodotermitidae). Sociobiology, 50(2), 469–478. USDA ARS nashr qaydi

5. Togaev U., Mathur V., Rakhmonkulova A., Agarwal S., Mathur A., Turageldiyev S., et al. (2026). Comparative metagenomic analysis of gut microbiota in Anacanthotermes turkestanicus and A. ahngerianus reveals diet- and habitat-driven functional divergence. Frontiers in Insect Science, 6, 1807673. DOI 10.3389/finsc.2026.1807673

6. Breznak J.A., Brill W.J., Mertins J.W., Coppel H.C. (1973). Nitrogen fixation in termites. Nature, 244(5418), 577–580. DOI 10.1038/244577a0

7. Potrikus C.J., Breznak J.A. (1981). Gut bacteria recycle uric acid nitrogen in termites: A strategy for nutrient conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 78(7), 4601–4605. DOI 10.1073/pnas.78.7.4601

8. Tong R.L., Choi E.K., Ugarelli K., Chouvenc T., Su N.Y. (2023). Trophic Path of Marked Exuviae Within Colonies of Coptotermes gestroi (Blattodea: Rhinotermitidae). Journal of Insect Science, 23(2), 3. DOI 10.1093/jisesa/iead007

9. Hongoh Y., Sharma V.K., Prakash T., Noda S., Toh H., Taylor T.D., et al. (2008). Genome of an Endosymbiont Coupling N_2 Fixation to Cellulolysis Within Protist Cells in Termite Gut. Science, 322(5904), 1108–1109. DOI 10.1126/science.1165578

10. Ohkuma M., Noda S., Hattori S., Iida T., Yuki M., Starns D., et al. (2015). Acetogenesis from H_2 plus CO_2 and nitrogen fixation by an endosymbiotic spirochete of a termite-gut cellulolytic protist. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(33), 10224–10230. DOI 10.1073/pnas.1423979112

11. Mullins A., Su N.Y. (2023). Nitrogen fixation in different termite lineages and diets. Annals of the Entomological Society of America, 116(6), 372–375. DOI 10.1093/aesa/saad027

12. Mullins A., Chouvenc T., Su N.Y. (2021). Soil organic matter is essential for

colony growth in subterranean termites. Scientific Reports, 11, 21252. DOI 10.1038/s41598-021-00674-z

13. Thong-On A., Suzuki K., Noda S., Inoue J.I., Kajiwara S., Ohkuma M. (2012). Isolation and Characterization of Anaerobic Bacteria for Symbiotic Recycling of Uric Acid Nitrogen in the Gut of Various Termites. Microbes and Environments, 27(2), 186–192. DOI 10.1264/jsme2.me11325

14. Nalepa C.A. (2015). Origin of termite eusociality: trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. Ecological Entomology, 40(4), 323–335. DOI 10.1111/een.12197

15. Tong R.L., Patel J.S., Gordon J.M., Lee S.B., Chouvenc T., Su N.Y. (2023). Exuviae Recycling Can Enhance Queen Oviposition and Colony Growth in Subterranean Termites (Blattodea: Rhinotermitidae: Coptotermes). Environmental Entomology, 52(2), 254–258. DOI 10.1093/ee/nvad009

16. Tayasu I., Abe T., Eggleton P., Bignell D.E. (1997). Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. Ecological Entomology, 22(3), 343–351. DOI 10.1046/j.1365-2311.1997.00070.x

17. Arora J., Kinjo Y., Šobotník J., Buček A., Clitheroe C., Stiblik P., et al. (2022). The functional evolution of termite gut microbiota. Microbiome, 10, 78. DOI 10.1186/s40168-022-01258-3

18. Ohkuma M., Noda S., Kudo T. (1999). Phylogenetic Diversity of Nitrogen Fixation Genes in the Symbiotic Microbial Community in the Gut of Diverse Termites. Applied and Environmental Microbiology, 65(11), 4926–4934. DOI 10.1128/aem.65.11.4926-4934.1999

19. Ганиева З.А., Рустамов К.Ж., Ахмедов В.Н., Хашимова М.Х., Тургунбаев О.С. (2026). Изучение доли репродуктивных особей термитов рода Anacanthotermes по отношению к другим кастам в составе колонии. Научное обозрение. Биологические науки, 3, 14–21. DOI 10.17513/srbs.1462

20. Rustamov K.D., Mirzaeva G.S., Kholmatov B.R., Akhmedov V.N., Lebedeva N.I.,

Ganieva Z.A., et al. (2024). Amitermes rhizophagus Belyaeva, 1974 – a new genus and species of termites (Blattodea: Termitidae) in the fauna of Uzbekistan. Acta Biologica Sibirica, 10, 1185–1197. DOI 10.5281/zenodo.13937888