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

Zamburug‘ yetishtiruvchi termitlarda lignosellyulozaning tashqi hazmi va ishchilar o‘rtasidagi mehnat taqsimoti

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. Macrotermitinae kenja oilasiga mansub termitlar yig‘ilgan o‘simlik qoldiqlarini uyada Termitomyces zamburug‘i o‘sadigan qatlamga aylantiradi. Ushbu sharhda oziqaning ishchi termit ichagidan o‘tishi, uyada yetilishi va koloniya a’zolari tomonidan qayta iste’mol qilinishi bir-biriga bog‘liq jarayonlar sifatida tahlil qilindi. Kimyoviy o‘lchovlar lignin va ksilanning parchalanishi bog‘ qatlamlari bo‘ylab davom etishini ko‘rsatadi. Ferment faolligi, ichak mikrobiotasi hamda barqaror izotoplar bo‘yicha natijalar zamburug‘ning ikki vazifasini ajratishga imkon beradi. Zamburug‘ o‘simlik tolasini qayta ishlaydi va o‘zi ham oziqa manbai bo‘ladi. Bu vazifalarning nisbiy ahamiyati termit turi, ratsion va qatlamning yetilishiga bog‘liq. O‘zbekistondagi Anacanthotermes turlarining oziqa kameralariga oid kuzatuvlar bilan qiyoslash asosida o‘simlik zaxirasini parvarishlanadigan zamburug‘ bog‘idan ajratish mezonlari berildi.

Kalit so‘zlar: Macrotermitinae, Termitomyces, zamburug‘ bog‘i, tashqi hazm, lignosellyuloza, ishchi kastasi, ichak mikrobiotasi, Anacanthotermes.

Kirish

Termit uyasiga olib kirilgan poya bo‘lagi bilan ishchi termit yutgan oxirgi oziqa orasida bir necha biologik bosqich bor. Yosh ishchi avval o‘simlik zarralarini zamburug‘

tugunchalari bilan birga yutadi. Ichakdan chiqqan material uyadagi bog‘ning yangi qatlamiga qo‘shiladi. Shu yerda zamburug‘ o‘sadi, o‘simlik hujayra devori o‘zgaradi va material qayta iste’molga kiradi. Demak, bitta ishchining ichak namunasida kuzatilgan jarayonni tushunish uchun oziqa undan avval qayerda bo‘lganini ham bilish zarur [1, 2].

Sharhning maqsadi va yondashuvi

Sharh uch savolga qaratildi. O‘simlik tolasining qaysi o‘zgarishlari ichakda va qaysilari uyada kechadi? Mehnat taqsimoti bu ikki muhitni qanday bog‘laydi? Mahalliy termitlarning oziqa kameralarida qanday belgilar kuzatilgan? Shu savollar uchun xulq-atvor kuzatuvlari, kimyoviy tahlillar, genomik va izotop tadqiqotlari hamda O‘zbekistonga oid dala ishlari tanlandi. Natijalarni qiyoslashda termit turi, tahlil qilingan material va o‘lchov birligi hisobga olindi.

Uyada o‘simlik qoldig‘ining zamburug‘ bog‘iga aylanishi

Bu yerda «zamburug‘ bog‘i» atamasi ishchilar ichagidan birinchi marta o‘tgan o‘simlik zarralari va ularda o‘sayotgan Termitomyces mitseliysidan tashkil topgan g‘ovak tuzilmani anglatadi. Uning yuzasidagi och rangli tugunchalarda zamburug‘ning jinssiz sporalari bo‘ladi. Termit yangi qatlamga navbatdagi materialni qo‘shganida, bog‘dagi boshqa qismlar allaqachon yetilayotgan yoki oziqa sifatida iste’mol qilinayotgan bo‘lishi mumkin. Shu bois bir uyadagi ikki bo‘lakning tarkibi va ozuqaviy qiymati ham farqlanishi tabiiy [1, 2].



1-rasm. Chapda Macrotermes natalensis askari va bog‘dagi och rangli tugunchalar, markazda M. bellicosus nimfalari va ishchilari, o‘ngda Odontotermes ishchilari va g‘ovak qatlam. Fotosuratlar Michael Poulsen va Nicky P. M. Bos. Da Costa va boshq. [2], 1-rasmning B–D qismlari ajratib joylashtirildi. CC BY 4.0.

1-jadval. Bog‘dan olingan materialni biologik bosqichiga ko‘ra tavsiflash [1, 2, 3]

Material	Asosiy belgi	Ilmiy talqin
Tashib kelingan qoldiq	Poya, barg yoki yog‘och bo‘lagi	Boshlang‘ich substratni tavsiflaydi.
Yangi qatlam	Maydalangan o‘simlik zarralari va yutilgan sporalar	Ishchi ichagidan birinchi o‘tishdan keyingi holat.
Yetilayotgan qatlam	Zamburug‘ gifalari o‘simlik zarralari oralig‘iga tarqalgan	O‘simlik polimerlari va zamburug‘ biomassasi birga o‘zgaradi.
Tuguncha	Mitseliy va jinssiz sporalar to‘plami	Zamburug‘ materiali ishchiga va yangi qatlamga o‘tishi mumkin.

Tuguncha bilan yetilgan qatlamni alohida ko‘rish muhim. Tuguncha zamburug‘ to‘qimasiga boy. Qatlamning butun bir bo‘lagi esa zamburug‘ bilan birga turli darajada parchalangan o‘simlik moddasini ham o‘z ichiga oladi. Namuna faqat «bog‘» deb berilganida aynan nimaning oqsili, fermenti yoki tolasi o‘lchangani noaniq qoladi.

Bir koloniyaning yangi va yetilgan qatlamini o‘zaro solishtirish o‘sha uyadagi oziqa manbasi va oila tarixiga bog‘liq tafovutni kamaytiradi. Turli koloniyalardan bittadan, lekin turli yoshdagi qatlamlar olinsa, o‘simlik tarkibidagi boshlang‘ich farq yetilish natijasi sifatida ko‘rinishi mumkin. Shu sabab qiyoslash uchun eng muhim ma’lumotlar namunaning qaysi koloniyadan olingani, oziqa turi va qatlamning yetilish bosqichidir [3, 4, 5].

Ishchining yoshi va kastasi oziqa yo‘lini qanday belgilaydi

Macrotermes subhyalinus koloniyalarida Badertscher va hammualliflar oziqani yig‘ish va qayta ishlashdagi mehnat taqsimotini o‘rgangan [6]. Tashqarida yem yig‘adigan ishchining vazifasi bilan bog‘ning yangi qismini barpo etadigan yosh ishchining vazifasi oziqa harakatining turli nuqtalariga to‘g‘ri keladi. Yoshga bog‘liq bunday ixtisoslashuv etologiyada yosh polietizmi deb ataladi. Uni tana o‘lchami bilan tenglashtirish chalg‘itadi. «Yirik ishchi» morfologik guruhni, «yoshi katta ishchi» esa rivojlanish holatini bildiradi. Sxemani bir turdan boshqasiga qo‘llashda kuzatilgan kasta alohida ko‘rsatilishi kerak [2, 3, 6].



2-rasm. Macrotermes natalensis bog‘i yonida yirik ishchi (MjW), kichik askar (MiS) va yirik askar (MjS). Surat Saria Otani tomonidan olingan. Vidkjær va boshq. [7], 1A paneli. CC BY 4.0.

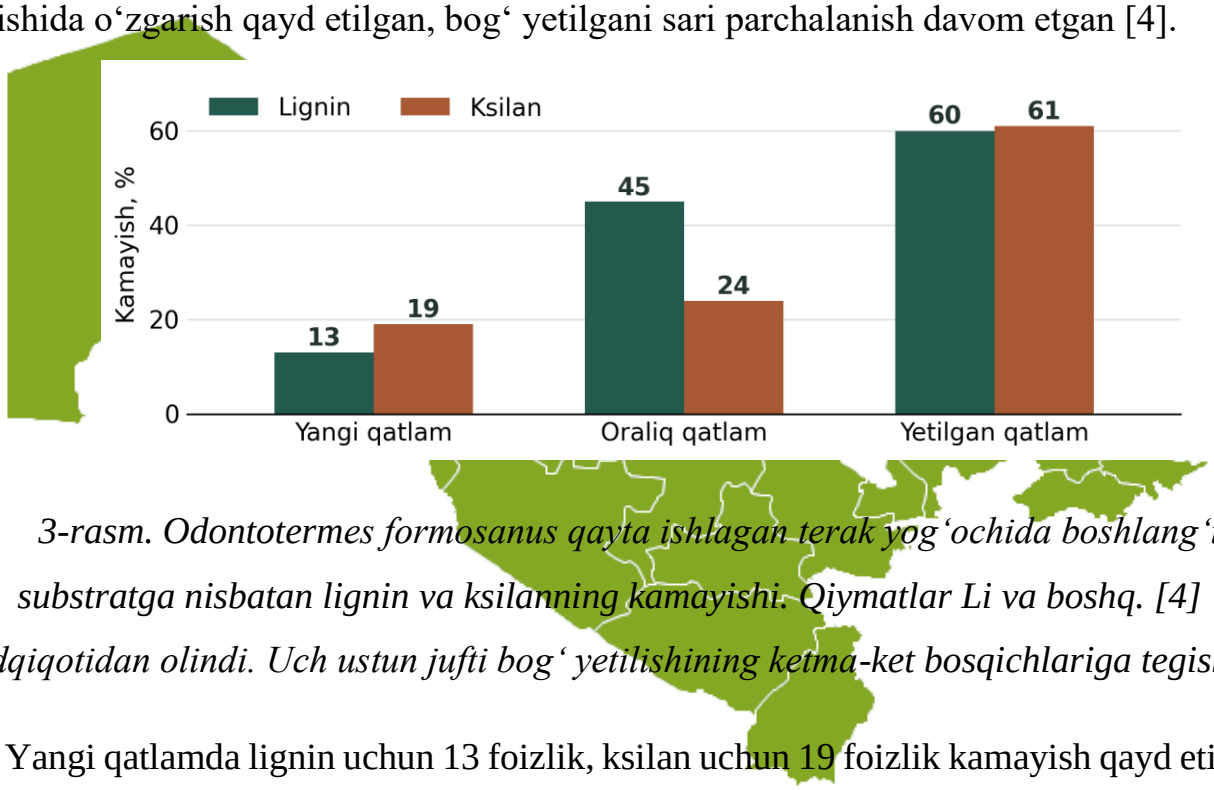
2-jadval. Mehnat taqsimoti va namuna tanlash o‘rtasidagi bog‘lanish

Kuzatilgan guruh	Oziqa bilan bog‘liq vazifa	Talqinda zarur tafsilot
Tashqarida yem yig‘uvchi ishchi	O‘simlik materialini topish va uyaga tashish	Tashilgan material bilan bevosita yutilgan materialni farqlash.
Yangi qatlam hosil qiluvchi ishchi	O‘simlik zarralari va tugunchalarni birga yutish	Ishchining yosh guruhi va bog‘ qaysi qismidan olinganini qayd etish.
Yetilgan qatlamni yeyayotgan ishchi	Parchalangan o‘simlik va zamburug‘ moddasini iste’mol qilish	Qatlam tarkibi bilan ichak tarkibini juft holda qiyoslash.

Ichakda topilgan moddalar ham bu farqni aks ettiradi. Janubiy Afrikadagi uch tur bo‘yicha metabolitlar tahlilida ishchi va askar kastalari o‘rtasida farqlar kuzatilgan [7]. Otani va hammualliflar ichak bakterial jamoasining tarkibi ham kasta ratsioni bilan bog‘liqligini ko‘rsatgan [8]. Bu kuzatuvlar muayyan ishni qaysi kasta bajarganini tushuntirishda bevosita xulq-atvor qaydlarini to‘ldiradi.

Lignin va ksilanning parchalanishi qaysi bosqichda kechadi

Lignin o‘simlik hujayra devoriga qattiqlik beradi. Ksilan esa gemitsellyulozaning asosiy tarkibiy qismlaridan biridir. Li va hammualliflar Odontotermes formosanus qayta ishlagan terak yog‘ochini kuzatib, boshlang‘ich materialni bog‘ning yangi, oraliq va yetilgan qismlari bilan taqqoslagan. Ikki o‘lchamli yadro magnit rezonansi va kimyoviy tarkib tahlili birgalikda ishlatilgan. Yosh ishchi ichagidan o‘tishning o‘zidayoq lignin tuzilishida o‘zgarish qayd etilgan, bog‘ yetilgani sari parchalanish davom etgan [4].



3-rasm. Odontotermes formosanus qayta ishlagan terak yog‘ochida boshlang‘ich substratga nisbatan lignin va ksilanning kamayishi. Qiymatlar Li va boshq. [4] tadqiqotidan olindi. Uch ustun jufti bog‘ yetilishining ketma-ket bosqichlariga tegishli.

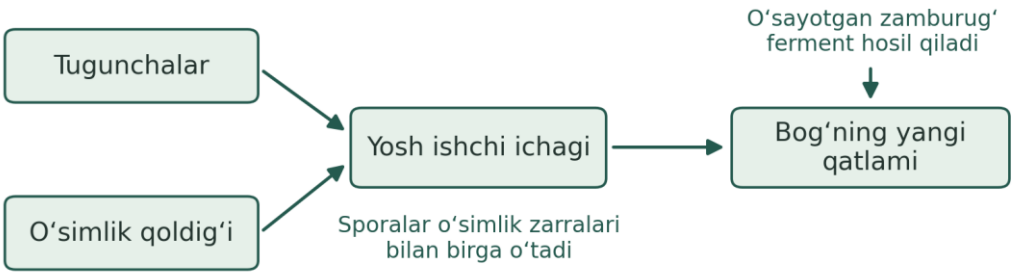
Yangi qatlamda lignin uchun 13 foizlik, ksilan uchun 19 foizlik kamayish qayd etilgan. Oraliq qatlamda lignin bo‘yicha kamayish 45 foizga yetgan, ksilan uchun esa 24 foiz bo‘lgan. Yetilgan qatlamda ikkala ko‘rsatkich bir-biriga yaqinlashgan. Bu foizlar har safar boshlang‘ich materialga nisbatan berilgan. Ularni qo‘shib «umumiy parchalanish» deb hisoblash bir davr ichidagi o‘zgarishni takroran sanashga olib keladi [4].

Ahmad va hammualliflarning ayni termit turidagi tadqiqoti bu manzarani aniqlashtiradi. Yosh ishchi ichagidan keyin lignin, gemitsellyuloza va sellyulozaning salmoqli qismi hali yangi qatlamga o‘tgan. Parchalanishning asosiy qismi bog‘da kechgan va eski qatlamda erkin oddiy shakarlar ko‘proq aniqlangan [9]. Bir bog‘lanishning erta uzilishi bilan polimer massasining ko‘p qismi qayerda yo‘qolishi alohida savollardir. Shu farq ikki tajriba natijasini o‘zaro muvofiq o‘qishga imkon beradi.

Hyodo va hammualliflar Macrotermes gilvus bo‘yicha ham turli yoshdagi qatlamlarda ligninning o‘zgarishini o‘rgangan [10]. Turlararo qiyosda esa uglevodning ligninga nisbati Macrotermes turlarida bog‘ yetilishi bilan ko‘tarilgan, ayrim boshqa avlodlarda esa pasaygan yoki deyarli o‘zgarmagan [11]. Demak, terak yog‘ochi uchun olingan miqdorlarni barcha tabiiy ratsionlarga ko‘chirish mumkin emas.

Zamburug‘ va ichak bakteriyalarining vazifalarini ajratish

Poulsen va hammualliflar Macrotermes natalensis, uning zamburug‘i va ichak bakteriyalarining genetik imkoniyatlarini qiyoslagan. O‘simlik polisaxaridlarini parchalash va ulardan hosil bo‘lgan kichikroq molekulalarni o‘zlashtirish uchun zarur fermentlar hamkorlar orasida turlicha taqsimlangan [1]. Ichakda zamburug‘ hujayra devori qismlariga ta’sir qilishi mumkin bo‘lgan ferment genlari ham uchraydi. Bunday genlar zamburug‘ yetishtiruvchi termitlarda ayrim yog‘ochxo‘r termitlarga nisbatan ko‘proq namoyon bo‘lgan [12]. Bu natija yutilgan zamburug‘ biomassasi ham hazm qilinishi mumkinligi haqidagi fikrga mos keladi.



4-rasm. Sporalar, o‘simlik zarralari va o‘sayotgan zamburug‘ning yangi qatlam bilan aloqasi. Sxema [1, 3, 13] asosida tuzildi. Fermentning qaysi yo‘l bilan qancha kelishi ko‘rsatilmagan.

Nobre va Aanen taklif etgan gipotezaga ko‘ra, tugunchalarni yutgan yosh ishchilar sporalar bilan birga zamburug‘ fermentlarini ham yangi substratga olib o‘tishi mumkin [13]. Da Costa va hammualliflarning uch tur bo‘yicha ferment tahlillari bu talqinga mos kelgan. Shu bilan birga, zamburug‘ genlarining ifodalanishiga oid dastlabki natijalar fermentlarning

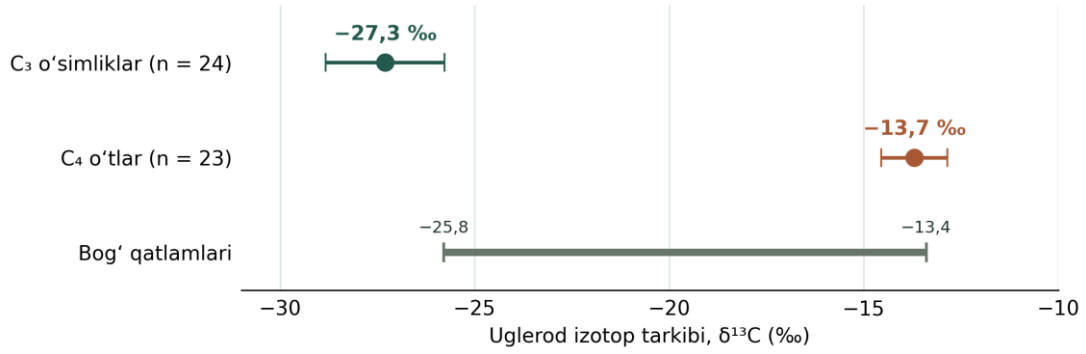
bir qismi qatlamning o‘zida ham hosil bo‘lishini ko‘rsatgan [3]. Yangi qatlamdan topilgan faol fermentning manbasini aniqlashda bu ikki yo‘lni hisobga olish zarur.

3-jadval. Bir xil biologik jarayonni yoritadigan turli dalillar

Dalil turi	Aniqlanadigan xususiyat	Talqin chegarasi
Genlar tarkibi [1, 12, 14, 15]	Fermentni hosil qilish imkoniyati	Gen borligi uning ayni paytdagi faolligini o‘lchamaydi.
Ferment faolligi [3]	Berilgan substratga nisbatan katalitik faollik	Ferment qayerda sintezlanganini alohida aniqlash zarur.
Polimer tahlili [4, 9]	Bog‘ bosqichlarida substratning o‘zgarishi	Qaysi hamkor hissasi qancha ekanini yolg‘iz o‘zi ajratmaydi.
Izotop nisbati [5, 11]	Oziqa manbalarining to‘qima yoki qatlamga ehtimoliy hissasi	Mahalliy manbalar va izotop nisbatining o‘zgarishi hisobga olinadi.

Tabiiy ratsion va uya mikroiqlimi

Laboratoriyada aniq bir yog‘och turi parchalanishini kuzatish mumkin. Dalada esa bir koloniya o‘t, barg, po‘stloq hamda yog‘och bo‘laklarini har xil nisbatda yig‘adi. Keniyaning janubidagi Tsavo hududida Vesala va hammualliflar ikki Macrotermes turining oziqa manbalarini tahlil qilish uchun olti uchastkadagi 59 ta uyadan zamburug‘li qatlam namunalarini olgan. Yog‘ochlanuvchi C_3 o‘simliklar va C_4 o‘tlarning uglerod izotop tarkibi o‘sha hududda yetarlicha farqlangan. Shu farqdan koloniyalar ratsionini baholashda foydalanilgan [5].



5-rasm. Tsavodagi oziqa manbalari va zamburug‘li qatlamlarning $\delta^{13}C$ qiymatlari. Nuqtalar o‘simlik guruhining o‘rtacha qiymatini, ularning chiziqlari ±1 standart og‘ishni bildiradi. Pastdagi kesma bog‘ namunalari bo‘yicha kuzatilgan minimum va maksimumni ifodalaydi. Vesala va boshq. [5] ma’lumotlari.

Bog‘ qatlamlari uchun $\delta^{13}C$ qiymatlari −25,8 dan −13,4 promillegacha o‘zgargan. Yaqin atrofda daraxt va butalar qoplami ko‘paygan sari ratsionda yog‘ochlanuvchi o‘simliklardan kelgan moddaning model bo‘yicha baholangan hissasi ham ortgan. Ikki termit turining oziqa doiralari sezilarli darajada ustma-ust tushgan [5]. Shu bois bir uyadagi qatlam tarkibini faqat termitning tur nomi bilan izohlash yetarli emas. Atrofdagi o‘simliklarning mavjudligi ham natijaga ta’sir qiladi.

Uya tuzilishi va zamburug‘ o‘sadigan muhit

Tsavo ekotizimidagi boshqa tadqiqotda 164 ta Macrotermes uyasining tashqi o‘lchamlari qayd etilgan, ulardan bir qismida harorat yil davomida kuzatilgan. Havo almashinuvi ochiq bo‘lgan yirik uyalar nisbatan salqinroq, ayrim kichik ochiq yoki yopiq uyalar ichkarisi esa iliqroq bo‘lgan. Ana shu hududdagi uch zamburug‘ guruhidan biri faqat iliq uyalarda aniqlangan [16]. Bunday bog‘liqlik simbiozga mos mikroiqlimni tushuntirishga yordam beradi. Uya o‘lchami bir o‘zi zamburug‘ turini belgilashini ko‘rsatish uchun esa boshqa omillarni ham ajratish zarur.

Simbiozning kelib chiqishi va avlodlar o‘rtasida uzatilishi

Tanzaniyaning Rukva rift havzasidan topilgan taxminan 25 million yillik termit uyalarida bog‘ning bevosita qazilma izlari saqlangan [17]. Bunday dalil ma’lum davrga kelib uya ichida zamburug‘ yetishtirish mavjud bo‘lganini ko‘rsatadi. Mualliflarning qazilma bilan kalibrlangan molekulyar hisobida hamkorlikning boshlanishi taxminan 31 million yil avvalga to‘g‘ri keladi. Birinchi sana topilmaning geologik yoshini, ikkinchisi esa model orqali baholangan evolyutsion vaqtni anglatadi [17]. Hozirgi turlarning qarindoshligi va tarqalishini qiyoslagan avvalgi tadqiqotlar ham Afrika tropik o‘rmonlarini ehtimoliy dastlabki muhit sifatida ko‘rsatgan [18].



6-rasm. Tanzaniyaning Rukva havzasida topilgan RRBP 08248a namunasida saqlangan zamburug‘ bog‘i. Strelka bog‘ qoldig‘ini ko‘rsatadi. Masshtab 1 sm. Roberts va boshq. [17], 3A paneli ajratib olindi. CC BY 4.0.

Bir koloniyadan kelib chiqadigan yangi koloniyada zamburug‘ simbionti qanday paydo bo‘ladi? Ko‘p o‘rganilgan turlarda u atrofdagi sporalardan olinadi. Ayrimlarida esa ota-ona koloniyasidan yangi uyaga olib o‘tiladi. Microtermes vakillarining tekshirilgan turlarida zamburug‘ni urg‘ochi, Macrotermes bellicosus turida esa erkak reproduktiv individ tashishi aniqlangan [19]. Bunday farq hatto yaqin ekologik vazifaga ega koloniyalar ham hamkorni turlicha yo‘l bilan saqlab qolishini ko‘rsatadi.

Aanen va hammualliflarning tadqiqotida tashqi muhitdan genetik jihatdan xilma-xil sporalarni olishi mumkin bo‘lgan Afrika termitlari yetilgan koloniyada simbiontning yakka variantini ko‘paytirgan [20]. Bir uyada bitta variant ustun bo‘lishi bilan butun termit turi doim bitta o‘zgarmas zamburug‘ga bog‘langan bo‘lishi turli darajadagi hodisalardir. Uzoq muddatli hamkorlikni tekshirishda termit va zamburug‘ning qarindoshlik daraxtlari,

geografik tarqalishi va yangi koloniyada simbiont qayerdan olinishi birgalikda ko‘riladi [19, 20].

O‘zbekistondagi yig‘uvchi termitlarning oziqa kameralari

Ganieva va hammualliflar O‘zbekistonda Anacanthotermes termitlari yashaydigan cho‘l va chala cho‘l hududlarida 72 tur, inson faoliyati ta’siridagi hududlarda 74 tur o‘simlikni qayd etgan [21]. Bu raqamlar yashash joyidagi floraga tegishli. Oziqa kameralarida quruq o‘simlik bo‘laklari alohida o‘rganilgan. Turkiston termitining oziqa tanloviga bag‘ishlangan tajribalarda esa kungaboqar va shirin jo‘xori poyalari ham laboratoriyada, ham dalada ko‘p iste’mol qilingan [22]. Ushbu kuzatuvlar termitlar qaysi resursni yig‘ishini yoritadi. Yig‘ilgan poya ustida zamburug‘ o‘sishi uning muntazam parvarishlanadigan simbiont ekanini ko‘rsatish uchun kifoya qilmaydi.



7-rasm. O‘zbekiston bo‘yicha qiyosda tilga olingan yig‘uvchi termitlar. Chapda Anacanthotermes ahngerianus, o‘ngda A. turkestanicus. Fotosuratlar Jan Šobotník tomonidan olingan. Togaev va boshq. [23], 1-rasmning A va B qismlari. CC BY 4.0.

4-jadval. Mahalliy kuzatuvdan qanday xulosa chiqarish mumkin?

Savol	Tegishli dalil	Asosli xulosa
Nima yig‘ilgan?	Kameradagi poya, barg yoki yog‘ochning aniqlanishi [21, 22]	Koloniya qaysi o‘simlikdan foydalanganini tavsiflash.
Qaysi mikroblar bor?	Ichak yoki kamera namunasiga tegishli taksonomik ma’lumot [23]	Aniqlangan organizmni aynan tekshirilgan muhitga bog‘lash.
Zamburug‘ parvarishlanadimi?	Bir xil simbiontning takroriy qaydi, ishchilarning qatlamga ishlov berishi va uning oziqa siklida ishtiroki [1, 2, 19]	Parvarish va oziqalanish o‘rtasidagi bog‘lanishni baholash.

Xulosa

Macrotermitinae koloniyasida o‘simlik moddasining o‘zlashtirilishi ishchi ichagi va zamburug‘li qatlam orasida davom etadi. Yosh ishchi yangi substrat hosil qiladi, zamburug‘ uning kimyoviy tarkibini o‘zgartiradi, yetilgan qatlam esa koloniya ratsioniga qaytadi. Lignin yoki ksilan miqdorini o‘lchash tolaning taqdirini, izotop tahlili oziqaning kelib chiqishini, xulq-atvor kuzatuvi esa materialni qaysi ishchi tashiganini ochib beradi. O‘zbekistondagi yig‘uvchi termitlarda eng muhim ochiq savol — zaxiradagi o‘simlik materialini ishchilar qanday qayta iste’mol qilishi va bu davrda undagi mikroorganizmlar qanday vazifa bajarishidir.

Foydalanilgan adabiyotlar

1. Poulsen M., Hu H., Li C., Chen Z., Xu L., Otani S., et al. (2014). Complementary symbiont contributions to plant decomposition in a fungus-farming termite. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(40), 14500–14505. DOI 10.1073/pnas.1319718111

2. da Costa R.R., Hu H., Li H., Poulsen M. (2019). Symbiotic Plant Biomass Decomposition in Fungus-Growing Termites. Insects, 10(4), 87. DOI 10.3390/insects10040087

3. da Costa R.R., Hu H., Pilgaard B., Vreeburg S.M.E., Schückel J., Pedersen K.S.K., et al. (2018). Enzyme Activities at Different Stages of Plant Biomass Decomposition in Three Species of Fungus-Growing Termites. Applied and Environmental Microbiology, 84(5), e01815–17. DOI 10.1128/aem.01815-17

4. Li H., Yelle D.J., Li C., Yang M., Ke J., Zhang R., et al. (2017). Lignocellulose pretreatment in a fungus-cultivating termite. Proceedings of the National Academy of Sciences, 114(18), 4709–4714. DOI 10.1073/pnas.1618360114

5. Vesala R., Rikkinen A., Pellikka P., Rikkinen J., Arppe L. (2022). You eat what you find – Local patterns in vegetation structure control diets of African fungus-growing termites. Ecology and Evolution, 12(3), e8566. DOI 10.1002/ece3.8566

6. Badertscher S., Gerber C., Leuthold R.H. (1983). Polyethism in food supply and processing in termite colonies of Macrotermes subhyalinus (Isoptera). Behavioral Ecology

and Sociobiology, 12(2), 115–119. DOI 10.1007/bf00343201

7. Vidkjær N.H., Schmidt S., Hu H., Bodawatta K.H., Beemelmanns C., Poulsen M. (2021). Species- and Caste-Specific Gut Metabolomes in Fungus-Farming Termites. Metabolites, 11(12), 839. DOI 10.3390/metabo11120839

8. Otani S., Zhukova M., Koné N.A., da Costa R.R., Mikaelyan A., Sapountzis P., et al. (2019). Gut microbial compositions mirror caste-specific diets in a major lineage of social insects. Environmental Microbiology Reports, 11(2), 196–205. DOI 10.1111/1758-2229.12728

9. Ahmad F., Yang G., Zhu Y., Poulsen M., Li W., Yu T., et al. (2022). Tripartite Symbiotic Digestion of Lignocellulose in the Digestive System of a Fungus-Growing Termite. Microbiology Spectrum, 10(6), e01234–22. DOI 10.1128/spectrum.01234-22

10. Hyodo F., Inoue T., Azuma J.I., Tayasu I., Abe T. (2000). Role of the mutualistic fungus in lignin degradation in the fungus-growing termite Macrotermes gilvus (Isoptera; Macrotermitinae). Soil Biology and Biochemistry, 32(5), 653–658. DOI 10.1016/s0038-0717(99)00192-3

11. Hyodo F., Tayasu I., Inoue T., Azuma J.-., Kudo T., Abe T. (2003). Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae: Isoptera). Functional Ecology, 17(2), 186–193. DOI 10.1046/j.1365-2435.2003.00718.x

12. Hu H., da Costa R.R., Pilgaard B., Schiøtt M., Lange L., Poulsen M. (2019). Fungiculture in Termites Is Associated with a Mycolytic Gut Bacterial Community. mSphere, 4(3), e00165–19. DOI 10.1128/msphere.00165-19

13. Nobre T., Aanen D.K. (2012). Fungiculture or Termite Husbandry? The Ruminant Hypothesis. Insects, 3(1), 307–323. DOI 10.3390/insects3010307

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

15. 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

16. Vesala R., Harjuntausta A., Hakkarainen A., Rönnholm P., Pellikka P., Rikkinen J. (2019). Termite mound architecture regulates nest temperature and correlates with species identities of symbiotic fungi. PeerJ, 6, e6237. DOI 10.7717/peerj.6237

17. Roberts E.M., Todd C.N., Aanen D.K., Nobre T., Hilbert-Wolf H.L., O‘Connor P.M., et al. (2016). Oligocene Termite Nests with In Situ Fungus Gardens from the Rukwa Rift Basin, Tanzania, Support a Paleogene African Origin for Insect Agriculture. PLOS ONE, 11(6), e0156847. DOI 10.1371/journal.pone.0156847

18. Aanen D.K., Eggleton P. (2005). Fungus-Growing Termites Originated in African Rain Forest. Current Biology, 15(9), 851–855. DOI 10.1016/j.cub.2005.03.043

19. Aanen D.K., Eggleton P., Rouland-Lefèvre C., Guldberg-Frøslev T., Rosendahl S., Boomsma J.J. (2002). The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(23), 14887–14892. DOI 10.1073/pnas.222313099

20. Aanen D.K., de Fine Licht H.H., Debets A.J.M., Kerstes N.A.G., Hoekstra R.F., Boomsma J.J. (2009). High Symbiont Relatedness Stabilizes Mutualistic Cooperation in Fungus-Growing Termites. Science, 326(5956), 1103–1106. DOI 10.1126/science.1173462

21. Ganieva Z.A., Kholmatov B.R., Karimov F., Zhuginisov T.I., Mirzaeva G.S. (2019). Habitat Plants and Foraging Preferences in Termites of the Genus Anacanthotermes. International Journal of Scientific & Technology Research, 8(11), 2863–2870. Nashr manbasi

22. 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. Nashr manbasi

23. 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