

УДК: 575.1

ANACANTHOTERMES JACOBSON, 1904 АВЛОДИ ТЕРМИТЛАРИНИНГ ОЗУҚАНИ ҲАЗМ ҚИЛИШ ФИЗИОЛОГИЯСИ ВА БИОКИМЁСИ

Абдуллаев Икрам Искандарович,
биология фанлари доктори, раис

Хоразм Маъмун академияси

Рахимбаева Феруза Рашидовна,
«Илмий тадқиқотлар, инновациялар ва илмий-педагогик кадрлар тайёрлаш»
бўлими муҳандиси;

Искандаров Абдулла Икромович,
магистр

Урганч давлат университети

Аннотация. Ушбу мақолада *Anacanthotermes* авлоди термитларининг овқат ҳазм қилиш физиологияси ва биокимёси бўйича олинган тадқиқот натижалари келтирилган. Бунда термитларнинг сўлак ва ичак безларидаги ферментлар фаоллиги муҳим аҳамият касб этади. Кўрилаётган ҳашаротларнинг овқат ҳазм қилишида қатнашувчи ферментлар фақат гидролитик типга кириши ва уларнинг фаоллиги тўғрисидаги маълумотлар келтирилган. Экзоцеллюлаза ферменти фаоллиги катта ёшдаги термитларда кичик ёшдагиларга нисбатан 1,5 марта, нимфага нисбатан 3,0 марта юқори эканлиги аниқланган бўлса, навкарларда экзоцеллюлаза ферменти фаоллиги кузатилмаган. Шунингдек, карбоксиметилцеллюлаза, целлобиаза фаоллиги ҳеч бир табақада аниқланмаган. Мальтаза, сахароза, лактаза фаоллиги термитларнинг барча табақаларида деярли бир хиллиги аниқланган. Биринчи марта *Anacanthotermes* авлоди турли табақа термитларининг сўлак безларидаги лактаза фаоллиги аниқланган.

Таянч тушунчалар: полиморфизм, целлобиаза, симбионт, термит, карбонат ангидрид.

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ ТЕРМИТОВ РОДА ANACANTHOTERMES JACOBSON, 1904

Абдуллаев Икрам Искандарович,
доктор биологических наук, председатель

Хорезмская академия Маъмуна

Рахимбаева Феруза Рашидовна,
инженер «Научных исследований, инноваций и подготовки научно-педагогических кадров»;

Искандаров Абдулла Икромович,
магистр

Ургенчский государственный университет

Аннотация. В статье приведены результаты исследований по физиологии и биохимии пищеварения термитов рода *Anacanthotermes*. Отмечено, что важную роль в этом процессе играют слюнные и кишечные ферменты. Ферменты, участвующие в пищеварении рассматриваемых насекомых, относятся исключительно к гидролитическому типу. Данные свидетельствуют, что активность фермента экзоцеллюлазы у взрослых термитов в 1,5 раза больше по сравнению с молодыми особями и в 3 раза больше, чем у нимф, а

у солдат активность фермента экзоцеллюлазы не наблюдается вообще. Вместе с тем, ни в одной касте не обнаружена активность карбоксицеллюлазы и целлобиазы. Установлено, что активность мальтазы, сахарозы, лактазы практически одинакова во всех группах термитов. Впервые определена активность лактазы в слюнной железе у разных каст рода *Anacanthotermes*.

Ключевые слова: полиморфизм, целлобиаза, симбионт, термиты, парниковый газ.

THE PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF THE DIGESTION SYSTEM OF TERMITES OF THE GENUS ANACANTHOTERMES JACOBSON, 1904

Abdullaev Ikram Iskandarovich,
Doctor of Biological Sciences, Chairman

Khorezm Academy of Mamun

Rakhimbaeva Feruza Rashidovna,
Engineer of the Department «Scientific research, Innovation and Training of Scientific and Pedagogical Personnel»;

Iskandarov Abdulla Ikramovich,
Master

Urgench State University

Abstract. *The article provides research results on the physiology and biochemistry of the digestion system of termites of the genus *Anacanthotermes*. It should be noted that the salivary and intestinal enzymes play an important part in this process. The enzymes involved in the digestion of the studied insects are exclusively of the hydrolytic type. The data indicate that adult termites have 1.5 times as much exocellulase as young individuals do and 3 times more than nymphs, while the exocellulase in soldiers remains inactive. At the same time, no active carboxycellulase and cellobiase was registered in any of the castes. It was found that the activity of maltase, sucrose, lactase is almost the same in all groups of termites. For the first time, the activity of lactase in the salivary gland was determined for different castes of the genus *Anacanthotermes*.*

Keywords: *polymorphism, cellobiase, symbiote, termites, greenhouse gas.*

Введение

Термиты отряда Isoptera – мелкие или средней величины насекомые, обычно избегающие света и живущие семьями в специальных гнездах, устроенных в земле, древесине или построенных из особого картоноподобного материала. В отличие от общественных перепончатокрылых – Нуменоптера, полиморфизм термитов развился на основе неполного превращения и распространяется кроме вполне развитых имагинальных форм также на особей с личинкоподобным обликом [1, 2].

По оценкам энтомологов, отряд Isoptera включает от 2000 до 2900 видов, относящихся к 9 семействам, большинство из которых обитает в тропических и субтропических областях, и лишь два вида распространены в зоне умеренного климата [3, 4]. На территории СНГ обитают всего 7 видов терми-

тов, являющихся представителями четырех семейств: Kalotermitidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae и Termitidae [5].

На территории Узбекистана термиты распространены во всех 13 регионах, включая Каракалпакстан, в 76 районах и городах. По данным Министерства сельского и водного хозяйства Республики Каракалпакстан, площадь, занятая термитами, достигла 780 км², при этом за последние два года она увеличилась на 30 км². Особенно остро стоит вопрос о вредоносности термитов в регионе экологической катастрофы Южного Приаралья [6].

Термиты наносят серьезный вред деревянным конструкциям культурно-исторических памятников, объектам стратегического назначения, гидротехническим сооружениям, населенным пунктам и административным зданиям. Одна семья термитов из 25 тысяч

особей, обитающая на территории объемом 100 см³, в год потребляет в среднем до 50 тысяч см³ различного вида целлюлозы [7]. Вместе с тем все это приводит к глобальному круговороту углерода и повышению в атмосфере концентрации парникового газа – диоксида углерода, за счет пищеварительных секретов термитов и ферментов симбионтов, а также активности биохимических процессов [8].

Скрытый образ жизни термитов, сильная защита от экологических факторов и окружающей среды, функциональная специализация каст в термитнике и способность в кратчайшие сроки восстанавливать свою популяцию затрудняют применение средств борьбы с ними. Исходя из этого, определение популяционной экологии термитов и взаимоотношений с позвоночными-беспозвоночными и микроорганизмами, а также разработка современных биологических методов борьбы, контролирующей численность термитов, имеют актуальное значение.

Объем пищеварительного тракта термитов в 108 раз меньше, чем рубец жвачных животных, и обладает при этом значительно большей площадью поверхности на единицу объема. Если допустить, что кишечник имеет сферическую форму, то нетрудно рассчитать, что показатель притока кислорода на единицу объема у термитов будет примерно в 500 раз выше, чем у жвачных [9].

Все животные в качестве основных питательных веществ используют набор определенных макромолекул или других сложных компонентов. Для того чтобы эти вещества могли участвовать в метаболизме, необходимо расщепить их до простых форм с помощью специальных ферментов. Ферменты, участвующие в пищеварении животных, в том числе и рассматриваемых насекомых, относятся исключительно к гидролитическому типу.

Общеизвестно, что макрокомпоненты пищи включают углеводы, белки, жиры и нуклеиновые кислоты. В ходе эволюции сформировался такой набор пищеварительных ферментов, который способен расщеплять каждое из перечисленных веществ до простых единиц, всасываемых и включаемых затем в обмен веществ. У разных групп животных набор пищеварительных ферментов сильно варьирует, от-

ражая сложный характер влияния адаптации к разным видам пищи и эволюционное происхождение [10].

Следует отметить недостаточность научных исследований причин переселения и распространения термитов из природных условий в урбанизированные экосистемы в целях защиты населенных пунктов и других сооружений от вреда термитов. В настоящее время весьма актуальными вопросами являются проблемы определения распространения популяции термитов, их физиолого-биохимических процессов, связанных с пищеварительными секретами, и совершенствования методов борьбы, основанных на создании ядовитых приманок на основе патогенов-грибов и микроорганизмов.

Материалы и методы

В основу настоящей работы легли качественные и количественные сборы термитов из естественных и урбанизированных экосистем, проведенные в северо-западном и центральном регионах, охватывающих территории Республики Каракалпакстан, Хорезмской, Самаркандской, Бухарской и Навоийской областей Узбекистана. Маршрутными методами исследования были охвачены практически все регионы республики. Термиты рода *Anacanthotermes* собирались общепринятыми энтомологическими методами [11].

Всего собрано и исследовано с помощью аппарата «Экстerra» 10525 экз. термитов двух видов: *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson, 1904 и *A. turkestanicus* Jacobson, 1904.

Для решения ряда вопросов, связанных с жизнедеятельностью термитов *Anacanthotermes ahngerianus* и *A. turkestanicus*, использованы общепринятые методы [12].

Для выявления участия ферментов слюнных желез различных каст термитов были использованы крупные и мелкие рабочие термиты, солдаты и нимфы *A. ahngerianus* и *A. turkestanicus* из ширкатного хозяйства «Хива» Хорезмской области. В лабораторных условиях до тестирования насекомые содержались в пластических контейнерах при 80-100%-ной влажности, комнатной температуре, естественной освещенности и с увлажненной фильтровальной бумагой в качестве источника пищи.

У термитов (старшие и младшие рабочие, нимфы, солдаты) после слабого хлороформного наркоза отсекали головы, очищали их от хитиновых покровов под световым микроскопом Leica CLS (Швейцария) и выделяли из них слюнные железы. Полученные биологические пробы разводили ацетатным буфером (рН=4,5) в расчете 1:10. В одной пробе для биохимического анализа объединяли препараты 60 термитов. Для анализа каждого фермента использовали 5 (n). Полученную смесь гомогенизировали тефлоновым пестиком со скоростью 400 об/мин. в течение минуты, в полученном гомогенате определяли активность: α-амилазы методом А.М. Уголева и Н.Н. Иезуитовой (1969), экзоцеллюлазы, карбоксиметилцеллюлазы, целлобиазы, мальтазы, сахаразы и лактазы глюкозооксидазным методом, основанным на количестве образующейся в результате гидролиза глюкозы с помощью набора «Глюко-Фен».

Для выяснения особенностей переваривания целлюлозы у различных каст туркестанского термита использованы особи *A. turkestanicus*: крупные рабочие, солдаты и нимфы.

Кишечники использовали далее для определения активности целлюлазы ткани кишечника (собственных ферментов), а смыв – для определения активности ферментов, продуцируемых микроорганизмами (симбионтного происхождения). Активность ферментов определяли методом А.М. Уголева и Н.Н. Иезуитовой (1969), выражая ее в мкг/мин. образующейся глюкозы на одного термита.

Результаты и обсуждение

Разнообразие морфологических и функциональных особенностей пищеварительной системы термитов связано с их пищевой специализацией. Рассматриваемые термиты питаются древесиной. Таким кормом питаются рабочие особи, личинки старших возрастов, нимфы младших возрастов. Солдаты, личинки младших возрастов и половые особи получают от рабочих уже частично обработанную пищу.

Слюна при этом является прямым участником обменных процессов, происходящих между особями различных каст. Важно учитывать, что первым гидролитическим барьером, которому подвергается пища, попавшая в полость рта термитов, является секрет слюнных желез.

Результаты по определению активности гидролаз углеводного пищеварения термитов различных каст представлены в таблице 1.

В качестве фермента начальной стадии гидролиза целлюлозы определена активность экзоцеллюлазы. Оказалось, что экзоцеллюлаза участвует в переваривании пищевых полимеров у рабочих, нимф, но не солдат. Самая высокая активность экзоцеллюлазы отмечена у рабочих термитов. При этом у рабочих старших возрастов она была выражена больше, чем у рабочих младших. Экзоцеллюлазная активность у старших рабочих была в 1,5 и 3 раза выше, чем у младших рабочих и нимф соответственно.

Несмотря на то, что основной пищей термитов является целлюлоза, активность фермента, участвующего в начальных стади-

Таблица 1

Активность некоторых карбогидраз в слюнных железах термитов (M±m, n=5)

Карбогидразная активность мк. моль/мин./г ткани	Крупные рабочие	Мелкие рабочие	Нимфы	Солдаты
Экзоцеллюлазная	0,09±0,01	0,06±0,004	0,03±0,01	0,01-0,05
Амилазная	9,15±0,5	6,30±0,03	4,32±0,07	3,71±0,06
Карбоксиметилцеллюлазная	0	0	0	0
Целлобиаза	0	0	0	0
Мальтазная	1,16±0,02	1,07±0,02	1,00±0,02	1,06±0,02
Сахаразная	1,05±0,03	0,95± 0,08	1,00±0,06	1,05±0,05
Лактазная	2,10±0,03	2,2±0,16	1,7±0,14	1,9±0,09

ях ее расщепления, т.е. экзоцеллюлазы, была выражена в 10-20 раз меньше по сравнению с другой карбогидразой – α -амилазой, расщепляющей крахмал. Активность α -амилазы также имела кастовую специфичность. Ее активность у рабочих младших возрастов, нимф и солдат по сравнению со старшими рабочими была в 1,5, 2,1 и 2,5 раза соответственно ниже.

Активность ферментов карбоксиметилцеллюлазы и целлобиазы, участвующих в гидролизе продуктов целлюлозы, т.е. в завершающих этапах ее расщепления, отсутствовали вовсе.

Активность дисахаридазы, участвующей в гидролизе димера, образующегося при расщеплении крахмала, обнаружена у всех исследуемых представителей каст термитов. Кастовой специфичности при этом не было обнаружено. Приблизительно такая же активность проявилась и у сахаразы, она была на одном и том же уровне у всех каст термитов.

В отношении лактазы, которая участвует в переваривании молочного сахара, можно отметить лишь то, что она была почти в 2 раза больше активности других ферментов.

Слюнные железы большинства насекомых функционируют в тесной связи с органами питания, поэтому ферментный состав слюны зависит от пищевого режима насекомых. Слюнные железы не содержат симбионтов, все ферменты, обнаруженные в них, имеют собственное происхождение. В ряде работ показано, что экстракты желез рабочих термитов многих видов могут гидролизовать значительное число олиго- и полисахаридов, а также гетерозидов, однако в этих исследованиях не уделялось внимания другим кастам термитов [13]. Мы показали, что в слюнных железах *A. turkestanicus* имеются гидролитические системы, участвующие в начальной и конечной стадиях гидролиза углеводов.

Из полученных данных видно, что те ферменты, которые участвуют в начальных стадиях гидролиза макромолекул, а именно: α -амилаза и экзоцеллюлаза, у рабочих более выражены по сравнению с представителями других каст. Переваривание полимеров имеет кастовую выраженность и ослабевает в ряду: старшие рабочие – младшие рабочие – нимфы – солдаты.

Ферменты, принимающие участие в конечных стадиях гидролиза углеводов, в слюнных железах термитов выражены неоднозначно. Гидролазы, завершающие расщепление целлюлозы (карбоксиметилцеллюлаза, целлобиаза), отсутствуют. Между тем дисахаридазы, не расщепляющие продукты гидролиза целлюлозы, – мальтаза, сахаразы и лактаза – обнаруживаются. Возможно, последние участвуют в переваривании не только димеров естественной пищи термитов, но и частично переработанной микроорганизмами кишечника пищи, которая может попасть к ним при транзите ее от термита к термиту при оральной или капрофагальной передаче.

Показано, что в слюнных железах, помимо наличия некоторой экзоцеллюлазной активности, проявляется достаточно высокая активность α -амилазы, а также некоторая активность таких дисахаридаз, как мальтаза, сахаразы и лактаза, которые в переваривании основного пищевого компонента насекомых – целлюлозы – не участвуют.

Это наводит на мысль о том, что в полости рта у термитов имеет место гидролиз только легкорасщепляемых продуктов, а более трудногидролизуемые, например, целлюлоза, скорее всего, подвергаются перевариванию в медиальных и дистальных отделах пищеварительного канала с участием симбиотных организмов. Ранее нами было показано, что в полости тонкой кишки активность ферментов симбиотного происхождения доминирует. Тем не менее интенсивность пищеварительных процессов, более выраженная в ротовой полости старших рабочих, свидетельствует о том, что они являются не только фуражирами, но и особями, доминирующими в переработке пищи по сравнению с другими представителями семьи в конвейере трофолаксиста.

Известно, что пищей туркестанского термита является древесина или другие материалы на основе целлюлозы. Выраженность активности целлюлазы в кишечнике *A. turkestanicus* до настоящего времени не изучена.

Активность ферментов начальной стадии гидролиза целлюлозы. В качестве фермента начальной стадии гидролиза углеводов мы определяли активность экзоцеллюлазы. Оказалось, что экзоцеллюлаза участвует в переваривании

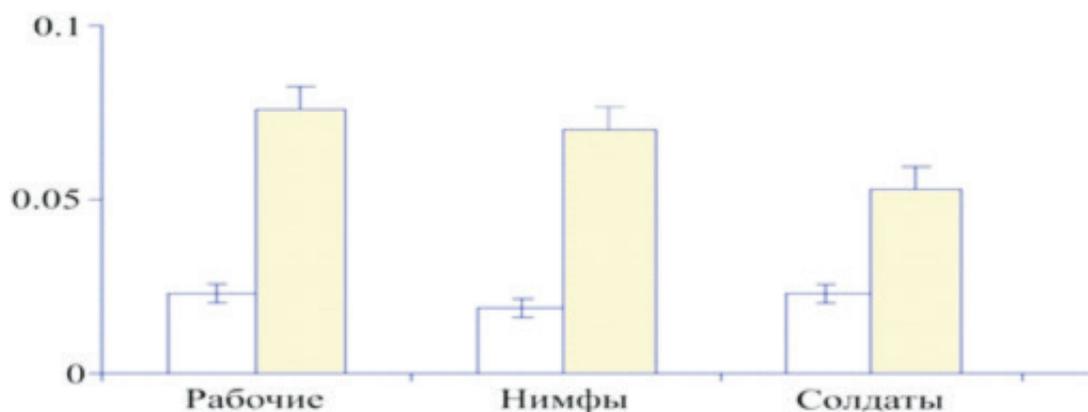


Рис.1. Активность собственной (белые столбики) и симбионтной (желтые столбики) целлюлазы в кишечнике у различных каст термитов

пищевых полимеров у каст термитов – рабочих, нимф и солдат. Так, целлюлазная активность в ткани кишечника (собственная) проявляется на очень низком уровне у всех исследованных нами каст термитов. Однако активность экзоцеллюлазы в полости кишечника (симбионтная) увеличивается в 3,5 раза у рабочих, 3 раза – у нимф и 2,4 раза – у солдат по сравнению с таковой в ткани кишечника (рис. 1).

Кроме того, собственная активность этого фермента у всех трех исследуемых каст термитов мало отличалась, тогда как симбионтная активность у рабочих и нимф была выражена больше, чем у солдат.

Следовательно, у термитов, независимо от кастовой принадлежности, в начальных стадиях переваривания целлюлозы ведущую роль играют ферменты, находящиеся в полост

ти кишечника, т.е. ферменты, продуцируемые микроорганизмами – симбионтами. Симбиотическое пищеварение при этом у представителей различных каст проявляется неодинаково.

Активность ферментов заключительной стадии гидролиза целлюлозы. Прежде всего нами выявлено, что в кишечнике термитов имеется спектр ферментов – β-глюкозидаз, участвующих в заключительной стадии гидролиза олигомеров (табл. 2). У рабочих активность всех ферментов ткани тонкой кишки, участвующих в расщеплении продуктов гидролиза целлюлозы, проявлялась слабо (карбоксиметилцеллюлаза, метилцеллюлаза) либо практически отсутствовала (целлобиаза), тогда как в содержимом кишечника она хорошо регистрировалась. Активность карбоксиметилцеллюлазы, метилцеллюлазы и целлобиазы

Таблица 2

Активность карбогидраз заключительной стадии гидролиза углеводов (мкг/мин./термит) в ткани и содержимом тонкой кишки каст термитов – у рабочих, нимф и солдат (M±m; n-5)

Фермент	Пищеварение	Касты термитов		
		рабочие	нимфы	солдаты
Карбоксиметилцеллюлаза	собственное	0,038±0,010	0,0271±0,002	0,0181±0,002
	симбионтное	0,130±0,022	0,0661±0,005	0,0541±0,006
Метилцеллюлаза	собственное	0,031±0,006	0,0261±0,004	0,0231±0,001
	симбионтное	0,134±0,043	0,0761±0,008	0,0531±0,006
Целлобиаза	собственное	0,000±0,0	0,0311±0,004	0,0151±0,002
	симбионтное	0,0991±0,023	0,0821±0,006	0,0451±0,005

Примечание: P – показатель достоверности различий между активностями одноименных ферментов в ткани и содержимом кишечника.

симбионтного происхождения у рабочих была в 3,7, 2,4 и 3 раза выше, чем в ткани кишечника. У нимф активность ферментов β -глюкозидаз, участвующих в расщеплении продуктов гидролиза целлюлозы, также проявлялась в следовых количествах в ткани тонкой кишки, а активность ферментов-целлюлаз симбионтного происхождения превалировала над одноименными активностями собственных ферментов (карбоксиметилцеллюлаза – в 2,4 раза, метилцеллюлаза – в 2,9 раза и целлобиаза – в 3 раза).

Что касается активности пищеварительных ферментов у солдат, то в гидролитической способности их сохранялась та же тенденция, что и у рабочих и нимф, однако активность практически всех одноименных ферментов была на более низком уровне.

Следовательно, не только продуцируемые микроорганизмами ферменты начальной стадии гидролиза, но и симбиотические ферменты заключительной стадии гидролиза углеводов у рабочих, нимф и солдат в переваривании целлюлозы имеют определяющее значение. Роль собственных тканевых целлюлаз незначительна. Нельзя не заметить, что и в этом случае гидролитическая активность всех исследуемых целлюлаз проявляется в наибольшей степени у рабочих по сравнению с нимфами и солдатами.

Итак, опыты демонстрируют, что в переваривании целлюлозы у термитов участвуют ферменты начальной и заключительной стадии гидролиза. Ферменты симбионтного пищеварения у всех каст термитов играют основную роль в ее переваривании. Ранее были исследованы особенности ряда термитов азиатского региона переваривать пищу с помощью целлюлаз симбионтов, населяющих тонкую кишку, а также количественное соотношение целлюлазной активности у этих видов [14].

Относительно туркестанского термита такие сведения практически отсутствуют. Наши данные показывают, что у туркестанского термита целлюлазная активность по сравнению с другими видами проявляется слабее. К тому же выявлено, что пищеварительная способность у рабочих выражена больше, чем у нимф и солдат. Возможно, такое эффективное переваривание целлюлозы у рабочих связано с более активной пищедобывательной и двигательной активностью по сравнению с нимфами и солдатами. Подобная активность требует больших энергетических затрат и, следовательно, большей ассимиляции энергетического материала (целлюлозы). Кроме того, высокой активности целлюлазы, вероятно, способствует и то, что обычно у термитов солдаты и нимфы старших возрастов самостоятельно не питаются, а получают от рабочих уже частично переработанную пищу.

В целом, можно заключить, что физиологические особенности переваривания целлюлозы у туркестанского термита в тонкой кишке связаны с эволюционно-трофической адаптацией различных каст туркестанского термита к ассимиляции целлюлозы [15, 16].

Выводы

1. Определена достаточно эффективная система экзо- и эндоцеллюлазы в процессе переваривания олигомеров термитами.
2. Охарактеризованы причины повреждений древесины термитами, связанные с карбогидразной активностью слюнных и кишечных желез и симбионтных ферментов.
3. Выявлено, что в составе слюнных желез всех каст термитов карбоксихлелюлаза и целлобиаза не проявляют активность.
4. Отмечена активность фермента лактазы в слюнных железах термитов рода *Anacanthotermes*.

Источники и литература

1. Гиляров М.С., Правдина Ф.Н. Жизнь животных. – М.: Просвещение, 1984. – Т. 3. – С. 166-171.
2. Legendre F., Michael FW., Grandcolas P. Phylogenetic analyses of termite post embryonic sequences illuminate caste and developmental pathway evolution // *Evolution & Development*. – V. 15. – Issue 2. – Pp. 146-157.
3. Луппова А.Н. Вхождение видов термитов СССР в систему термитов мира // В сб.: Изучение термитов и разработка противотермитных мероприятий. – Ашхабад, 1973. – С. 13-24.

4. Krishna K., Grimaldi D.A., Krishna V., Engel M.S. *Treatise on the Isoptera of the world* // *Bulletin of the American Museum of Natural History* / – 2013. – V. 2. – № 377. – 2681 p.
5. Alfred E. Emerson. *Cretaceous insects from labrador a new genus and species of termite. (Isoptera: Hodotermitidae)* // *Syche* / – 1980. – V. 74. – № 4. – Pp. 276-289.
6. Хамраев А.Ш., Жугинисов Т.И., Ханзафарова Н.В. Термиты Южного Приаралья Узбекистана // *Вестник ККО АН РУз.* – Нукус, 2004. – № 1-2. – С. 22-24.
7. Баева В.Г., Муминов Н.Н., Лукьянова С.Н., Покивайлов А.А. Термиты (Isoptera) Таджикистана и меры борьбы с ними. – Душанбе, 1993. – 31 с.
8. Sapunov V.B. *Global dynamics of termite population: modeling, control and role in green house effect* // *Proc. 6th Int. Conf. Urban Pests.* – Budapest, 2008. – Pp. 389-393.
9. Brune A. *Termite guts: the world's smallest bioreactors* // *Tibtech J.* – 1998. – V. 16. – Pp. 16-21.
10. Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. *Определение активности инвертазы и других дисахаридоз* // *Исследование пищеварительного аппарата у человека.* – Ленинград: Наука, 1969. – С. 192-196.
11. Raina, A.K., Bland, J.M., Dickens, J.C., Park, Y.I., Hollister, B. 2003a. *Pre-mating behavior of dealates of the Formosan subterranean termite and evidence for the presence of a contact sex pheromone* // *Journal of Insect Behavior.* – № 16. – Pp. 233-245.
12. Скиржавичюс А.В. *Феромонная коммуникация насекомых.* – Вильнюс: Моклас, 1986. – 292 с.
13. Хамраев А.Ш., Кучкарова Л.С., Абдуллаев И.И., Ганиева З.А., Мирзаева Г.С. *Участие ферментов слюнных желез в углеводном пищеварении у различных каст термитов* // *Узбекский биологический журнал.* – Ташкент, 2010. – № 4. – С. 32-34.
14. Жужиков Д.П. *Термиты СССР.* – Москва: Изд-во МГУ, 1979. – 225 с.
15. Кучкарова Л.С., Хамраев А.Ш., Мирзаева Г.С., Лебедева Н.И. *Особенности химической экологии туркестанского термита* // *Сборник тезисов Республиканской научно-практической конференции.* – Ташкент, 2006. – С. 72.
16. Khamraev A.Sh., Lebedeva N.I., Zhuginisov T.I., Abdullaev I.I., Rakhmatullaev A., Raina A.K. *Food Preferences of the Turkestan termite Anacanthotermes turkestanicus (Isoptera: Hodotermitidae)* // *Sociobiology.* – 2007. – V. 50. – № 2. – Pp. 469-478.
17. Abdullaev I.I., Khamraev A.Sh., Martius Ch., Nurjanov A.A., Eshchanov R.A. *Termites (Isoptera) in irrigated and Arid Landscapes of Central Asia (Uzbekistan)* // *Sociobiology.* – USA, 2002. – V. 40. – № 3. – Pp. 605- 614.

Рецензент:

Аметов Я.И., доктор биологических наук, факультет «Биология»,
 Каракалпакский государственный университет.