

**ЎЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ УНИВЕРСИТЕТИ БИОФИЗИКА ВА
БИОКИМЁ ИНСТИТУТИ ҲУЗУРИДАГИ ИЛМИЙ ДАРАЖАЛАР
БЕРУВЧИ DSc.03/30.12.2019.В.01.13 РАҚАМЛИ ИЛМИЙ КЕНГАШ**

ЎЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ УНИВЕРСИТЕТИ

МИРЗАЖОНОВА ГУЛЧИРОЙ СОЛИЖОНОВНА

***ANACANTHOTERMES ANGERIANUS* JACOBS ТУРИ ТЕРМИТЛАРИ
АЙРИМ ФУНКЦИОНАЛ КЎРСАТКИЧЛАРИНИНГ БИОРИТМЛАРИ**

03.00.08 – Одам ва ҳайвонлар физиологияси

**БИОЛОГИЯ ФАНЛАРИ БЎЙИЧА ФАЛСАФА ДОКТОРИ (PhD)
ДИССЕРТАЦИЯСИ АВТОРЕФЕРАТИ**

Тошкент – 2021

Фалсафа доктори (PhD) диссертацияси автореферати мундарижаси

Оглавление автореферата диссертации доктора философии (PhD)

Contents of dissertation abstract of doctor of philosophy (PhD)

Мирзажонова Гулчирой Солижоновна

Anacanthotermes Ahngerianus Jacobs тури термитлари айрим

функционал кўрсаткичларининг биоритмлари.....3

Мирзажонова Гулчирой Солижоновна

Биоритмы некоторых функциональных свойств у термитов рода

Anacanthotermes Ahngerianus Jacobs.....21

Mirzajonova Gulchiroy Solijonovna

Biorhythms of some functional paramets in termites of the species

Anacanthotermes Ahngerianus Jacobs.....39

Эълон қилинган ишлар рўйхати

Список опубликованных работ

List of published works.....43

**ЎЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ УНИВЕРСИТЕТИ БИОФИЗИКА ВА
БИОКИМЁ ИНСТИТУТИ ҲУЗУРИДАГИ ИЛМИЙ ДАРАЖАЛАР
БЕРУВЧИ DSc.03/30.12.2019.В.01.13 РАҚАМЛИ ИЛМИЙ КЕНГАШ**

ЎЗБЕКИСТОН МИЛЛИЙ УНИВЕРСИТЕТИ

МИРЗАЖОНОВА ГУЛЧИРОЙ СОЛИЖОНОВНА

***ANACANTHOTERMES ANGERIANUS* JACOBS ТУРИ ТЕРМИТЛАРИ
АЙРИМ ФУНКЦИОНАЛ КЎРСАТКИЧЛАРИНИНГ БИОРИТМЛАРИ**

03.00.08 – Одам ва ҳайвонлар физиологияси

**БИОЛОГИЯ ФАНЛАРИ БЎЙИЧА ФАЛСАФА ДОКТОРИ (PhD)
ДИССЕРТАЦИЯСИ АВТОРЕФЕРАТИ**

Тошкент – 2021

Фалсафа доктори (PhD) диссертацияси мавзуси Ўзбекистон Республикаси Вазирлар Маҳкамаси ҳузуридаги Олий аттестация комиссиясида В2018.1.PhD/B149 рақам билан рўйхатга олинган.

Диссертация иши Ўзбекистон Миллий университетда бажарилган.

Диссертация автореферати уч тилда (ўзбек, рус, инглиз (резюме) Илмий кенгаш веб-саҳифасида (www.ibb-nuu.uz) ва «ZiyoNet» Ахборот–таълим порталида (www.ziyounet.uz) жойлаштирилган.

Илмий раҳбар:

Кучкарова Любовь Салижановна
биология фанлари доктори, профессор

Расмий оппонентлар:

Шахмурова Гульнара Абдуллаевна
биология фанлари доктори, профессор

Қурбонов Абдулазиз Шаниязович
биология фанлари номзоди, доцент

Етакчи ташкилот:

Самарқанд давлат университети

Диссертация ҳимояси Ўзбекистон Миллий университети Биофизика ва биокимё институти ҳузуридаги DSc.03/30.12.2019.B.01.13 рақамли Илмий кенгашнинг 2021 йил «24» МАРТ соат 16⁰⁰ даги мажлисида бўлиб ўтади (Манзил: 100174, Тошкент ш., Олмазор т, Талабалар шаҳарчаси, Университет кўчаси, 174. Тел.: (99871) 246–68–96).

Диссертация билан Ўзбекистон Миллий университети ҳузуридаги Биофизика ва биокимё институти Ахборот-ресурс марказида танишиш мумкин (25 рақами билан рўйхатга олинган). Манзил: 100174, Тошкент ш., Олмазор т, Талабалар шаҳарчаси, Университет кўчаси, 174. Тел.: (99871) 246-68-96. E-mail: www.ibb-nuu@mail.ru; mamurjon2281@mail.ru

Диссертация автореферати 2021 йил «9» МАРТ кун тарқатилди.
(2021 йил «9» МАРТ даги № 1 рақамли реестр баённомаси).



Сабиров Равшан Заирович
Илмий даражалар берувчи илмий кенгаш раиси, б.ф.д., академик

Позиллов Маъмуржон Комилжонович
Илмий даражалар берувчи илмий кенгаш илмий котиби, б.ф.д.

Ахмеджанов Искандар Гулямович
Илмий даражалар берувчи илмий кенгаш қошидаги илмий семинар раиси, б.ф.д., профессор

Кириш (фалсафа доктори (PhD) диссертацияси аннотацияси

Диссертация мавзусининг долзарблиги ва зарурати. Бутун дунё бўйича термитларнинг прогрессив тарқалиши ва иқтисодий зарари тадқиқотчилар эътиборини тортмоқда. Аҳоли популяциясининг глобал ортишига пропорционал равишда қишлоқ хўжалиги маҳсулотларига бўлган талабнинг ортиши, жамият ва табиат ўртасидаги динамик мувозанатнинг бузилиши оқибатида термитлар табиий ҳудудлардан антропоген зоналарга ўтиб, маданий ёдгорликлар, аҳоли турар жойлари, техник ва ҳарбий қурилмалар ҳамда қишлоқ хўжалиги маҳсулдорлигига катта иқтисодий зарар етказмоқда. АҚШ зараркунандаларни бошқарув миллий ассоциацияси маълумотларига кўра, термитлар ҳар йили 5 миллиард доллардан ортиқ иқтисодий зарар етказди¹. Мазкур далиллар термитлар организми ва ташқи муҳит ўртасида моддалар ва энергия алмашинувида етакчи бўлган висцерал ва сенсор функцияларнинг биоритмларини кенгроқ ўрганишни тақозо этади.

Дунёнинг кўплаб илмий марказларида термитлар сонини назорат қилишда ҳашаротларнинг табақавий дифференциацияси, жамоадаги озуқа занжирининг спецификацияси, симбиотик ва хусусий ҳазм, кимёвий коммуникация, репродуктив физиологиясига ва бошқа функционал кўрсаткичларига катта эътибор берилмоқда. Зараркунандаларнинг яширин ҳаёт тарзи ва антитермит воситаларга юқори адаптивлиги туфайли термитларга қарши кураш чоралари етарли даражада мукамал эмаслиги кўрсатилган. Шунга мувофиқ, термитлар назорат стратегияси зараркунандалар ҳаёт циклининг турли даврларида метаболик, нафас, сенсор функцияларнинг мавсумий ва циркадиан ритмларга асосланган изланишларни тақозо этади.

Мамлакатимизда термитларга қарши курашишда, уларнинг озуқа танлаш, трофолакис, айрим репеллент ва аттрактантларнинг таъсири, кимёвий коммуникацияси борасида илмий тадқиқот ишларига алоҳида эътибор қаратилиб, муайян натижаларга эришилди. Ўзбекистон Республикасини янада ривожлантириш бўйича Ҳаракатлар стратегиясида «... илмий-тадқиқот ва инновация фаолиятини рағбатлантириш, илмий ва инновация ютуқларини амалиётга жорий этишнинг самарали механизмларини яратиш»² юзасидан муҳим вазифалар белгилаб берилган. Мазкур вазифалардан келиб чиқиб, республикада қурилмаларнинг энг хвфли зараркунандалардан бири бўлган *Anacotermes ahngerianus* Jacobs термитлари функционал кўрсаткичлари, биоритмлари ва молекуляр физиологик параметрларни тадқиқ этиш муҳим аҳамият касб этади.

Ўзбекистон Республикаси Президентининг 2020 йил 12 августдаги ПҚ-4805-сон «Кимё ва биология йўналишларида узлуксиз таълим сифатини ва илм-фан натижадорлигини ошириш чора-тадбирлари тўғрисида»ги ва Ўзбекистон Республикаси Вазирлар Маҳкамасининг 2017 йил 28 декабрдаги

¹ <https://www.vpmaonline.com/for-consumers/pest-prevention-tips-consumer-37/19-the-big-bite-of-termites-5-billion-a-year-in-damages.html>

² Ўзбекистон Республикаси Президентининг 2017 йил 7 февралдаги ПФ-4947-сон «Ўзбекистон Республикасини янада ривожлантириш бўйича Ҳаракатлар стратегияси тўғрисидаги» Фармони

1027-сон «Табиий, техноген ва экологик хусусиятли фавкулудда вазиятлар мониторинги, ахборот алмашинуви ва прогнозлаш ягона тизимини ташкил этиш тўғрисида»ги Қарорлари ҳамда мазкур фаолиятга тегишли бошқа меъёрий-ҳуқуқий ҳужжатларда белгиланган вазифаларни амалга оширишга ушбу диссертация тадқиқоти муайян даражада хизмат қилади.

Тадқиқотнинг республика фан ва технологиялари ривожланиши устувор йўналишларига мослиги. Мазкур тадқиқот республика фан ва технологиялар ривожланишининг V. «Қишлоқ хўжалиги, биотехнология, экология ва атроф-муҳит муҳофазаси» устувор йўналишига мувофиқ бажарилган.

Муаммонинг ўрганилганлик даражаси. Жаҳонда термитларнинг биологик ва экологик хусусиятлари, тарқалиши, кимёвий ва биологик қарши кураш чоралари бўйича кенг миқёсда ишлар олиб борилган (Eggleton, 2001; Dhang, 2011; Elizalde, 2020). Ёғочларнинг зарарланиши билан боғлиқ бўлган ишлар Kartal S. (2003), L. Cornelius (2011) ва J. Cosme (2018) лар томонидан ёритилган. Термитларнинг анатомияси ва айрим физиологик ва биокимёвий хусусиятлари ҳам тадқиқ этилган (Zhang, 2020; Wang, 2018).

МДХ давлатларида ҳам термитларнинг таксономияси, морфологияси, анатомияси, овқатланиш ва ҳазм хусусиятлари, саноат материаллари ва буюмларининг мазкур ҳашаротлар томонидан зарарланиши ва уларга қарши кураш чоралари батафсил ёритилган (Жужиков, 1979; Khamraev, 2016; Нуржанов, 2019).

Республикада термитларнинг биолого-экологик хусусиятлари, тарқалиши, кимёвий экологияси (репеллент ва антрактантлар, из-феромон реакциялари) яхши ўрганилган. Озуқа танлаш хулқ-атвори, ичак микроэкологияси, хусусий ва симбиотик ҳазм, трофолакис ҳамда уларга қарши токсик (кимёвий ёки биологик) ем-хўрақларни ишлаб чиқиш бўйича кенг доирадаги ишлар профессор А.Ш. Ҳамраев бошчилигида амалга оширилган (Ҳамраев, 2008, 2010, 2016). Ҳозирги кунда мазкур изланишлар унинг шогирдлари томонидан давом эттирилмоқда (Ganieva, 2016; 2019; Шамуратова, 2016; Абдуллаев, 2017).

Тадқиқотнинг диссертация бажарилган олий таълим муассасасининг илмий-тадқиқот ишлари режалари билан боғлиқлиги. Диссертация тадқиқоти Ўзбекистон Миллий университетининг илмий-тадқиқот ишлари режасининг «Турли биологик фаол моддаларнинг организмдаги модда ва энергия алмашинувида таъсирини меъёр ва патологияда ўрганиш» йўналиши ҳамда ЎзР ФА Зоология институти Ф5-ФА-0-14830 «Ксилофаг ҳашаротларнинг популяцион экологияси ва уларнинг мосланувчанлик механизмлар комплексини текшириш» (2012-2016) мавзусидаги илмий лойиҳалари доирасида бажарилган.

Тадқиқотнинг мақсади *A. ahngerianus* термитларида айрим функционал кўрсаткичлар ва уларнинг биоритмларини аниқлашдан иборат.

Тадқиқотнинг вазифалари:

термитларнинг фаол ва тиним даврларида миграция, этологик фаоллиги ва яшовчанлигини аниқлаш;

термитларнинг фаол ва тиним даврларида тана таркибидаги асосий пластик ва энергетик моддалар миқдорини тадқиқ қилиш;

термитларнинг фаол ва тиним даврларида газлар (CO_2 ва O_2) ва энергия алмашинувини аниқлаш;

термитларидаги фототрансдукциянинг молекуляр физиологик асосларини аниқлаш;

ишчи термитларнинг физиологик фаол ва тиним даврида фототаксис ва ольфактор биоритмларни аниқлаш.

Тадқиқотнинг объекти сифатида *A. ahngerianus* тури кичик, ўрта, катта ёшдаги ишчилар, аскарлар ва имаго, тана массаси, оксил, углеводлар, липидлар (фосфолипид, глицерид, холестерин), O_2 ва CO_2 , омматидиялар, РНК, кДНК, родопсин гени ва оксиленинг молекуляр структураси танланган.

Тадқиқотнинг предмети термитларнинг фаоллиги ва яшовчанлиги, физиологик фаол ва тиним даврларида газ ва энергия алмашинувининг хусусиятлари, фототрансдукция, кўрув рецепторлардаги электр фаоллиги, фототаксис ва ольфактор циркадиан ритмларини аниқлаш ҳисобланади.

Тадқиқотнинг усуллари. Диссертация ишида центрифугалаш, спектрофотометрия, электрофизиологик, стерео ҳамда электронмикроскопия, РНКни ажратиш ва кДНК синтезлаш, генларни амплификацияси, гель-электрофорези, ПЗР (полимер занжир реакцияси) ва бошқа замонавий молекуляр биологик, физиологик тадқиқот усулларида, шунингдек, биоинформатик ва статистик дастурлардан фойдаланилган.

Тадқиқотнинг илмий янгилиги куйидагилардан иборат:

A. ahngerianus термитлар яшовчанлиги ва организмидаги асосий пластик ва энергетик моддалар, хусусан оксиллар, углеводлар, умумий липидлар миқдори фаол ва тиним даврида аниқланган;

термитларда фаол ва тиним даврида газлар (O_2 ва CO_2) ва энергия алмашинуви аниқланган;

термитларнинг кўрув рецепторлари молекуляр физиологик тадқиқ этилган ва уларнинг кўра олиш қобилиятига эга эканлиги исботланган.

термитларнинг фототаксис ва ольфактор реакцияларнинг циркадиан биоритмлари аниқланган.

Тадқиқотнинг амалий натижалари куйидагилардан иборат:

физиологик тиним даврида термитлар танасида асосий биоген моддаларнинг камайиши, яшовчанлигининг қисқариши, жамоанинг уяларида тўп ва ҳаракатсиз бўлиб тўпланиши, антитермит препаратларнинг тиним даврида қўллаш самараси фаол даврига нисбатан юқори бўлишини кўрсатади;

термитлар ёруғлик режимини ўзгартириш орқали репродуктив хатти-ҳаракат ритмларини издан чиқаради;

родопсин гени нуклеотидлар кетма-кетлигини халқаро маълумотлар базасига жойланиши бутун дунёдаги тадқиқотчиларга, аналагик

изланишларда натижаларни таққослаш ва фойдаланиш, турларни фиолгенетик таҳлил қилиш имконияти яратади.

Тадқиқот натижаларининг ишончилиги замонавий физиологик биокимёвий, молекуляр биологик ва электрофизиологик усуллардан фойдаланганлиги билан изоҳланади. Олинган натижаларнинг исботи уларнинг республика ва халқаро анжуманлардаги муҳокамаси, натижаларнинг рецензияланган илмий нашрларда чоп этилиши билан изоҳланади. Ишда хулосалар замонавий математик статистика услубларидан фойдаланиш асосида чиқарилди.

Тадқиқот натижаларининг илмий ва амалий аҳамияти. Тадқиқот натижаларининг илмий аҳамияти термитларнинг физиологик фаол ва тиним даврларида ҳаракат фаоллиги, организм таркибидаги оқсиллар, углеводлар, ёғлар ҳамда газ ва энергия алмашинуви хусусиятларини ҳамда фоторецепторларнинг электрофизиологик ва молекуляр биологик ўрганилганлиги, фототаксис ва ольфактор реакцияларининг циркадиан ритмларини кўрсатиб бериш билан изоҳланади. Термитларнинг турли табақалардаги кўрув электрофизиологияси, кўрув рецепторларининг аниқланиши ҳамда родопсин генининг ўқилиши ва генининг экспрессияланишининг тасдиқланиши, сенсор физиологиясини замонавий илмий асосланган маълумотларга бойитиши билан изоҳланади.

Тадқиқот натижаларининг амалий аҳамияти термитларнинг физиологик тиним даврида антитермит воситаларини қўлланилиш самарадорлигини оширилиши билан боғлиқ. Родопсин гени ва оқсили секвенс натижаларининг халқаро базага жойланиши дунё молекуляр физиологлари учун аналогик тузилмаларни солиштириш ва таҳлил қилиш учун асос бўлиши билан изоҳланади.

Тадқиқот натижаларини жорий қилиниши. *Anacanthotermes Ahngerianus* Jacobs термитлари айрим функционал кўрсаткичларининг биоритмларини аниқлаш бўйича олинган натижалар асосида:

«Термитлар зарарини олдини олиш ва уларга қарши уйғунлашган кураш тизимига оид тавсиялар» номли услубий тавсиянома тасдиқланган (Ўзбекистон Республикаси Фавқулодда вазиятлар вазирлигининг 2020 йил 24 декабрдаги 2.2.32-1334-сон маълумотномаси). Натижада термитларнинг тарқалиши ва биноларнинг зарарланиши билан боғлиқ фавқулодда вазиятлардан аҳолини ва ҳудудларни муҳофаза қилиш имконини берган;

фототрансдукциянинг асоси бўлган родопсин гени нуклеотидлар кетма-кетлиги NCBI (GenBank, АҚШ) халқаро маълумотлар базасига (МК 840977) киритилган (Hohenheim университетининг 2020 йил 17 ноябрдаги маълумотномаси, Германия). Натижада Ўзбекистон ҳудудида тарқалган *A. ahngerianus* тури термитлари фоторецепторларидаги родопсин гени ва оқилининг ўзига хослигини аниқлаш ва секвенс маълумотларидан дунёнинг турли минтақаларидаги илмий марказларда олинган натижаларни таққослаш (родопсин гени ва оқили) имконини берган;

термитларнинг физиологик фаол ва тиним даврларида функционал биоритмлари ва яшовчанлигининг ўзига хослигидан ПЗ-20170927149 рақамли «*Anacanthotermes* авлоди термитларига қарши янги antitermit ем-хураги ва кураш усуллари ишлаб чиқиш» мавзусидаги лойихасида фойдаланилган (Ўзбекистон Республикаси Фанлар академиясининг 2020 йил 28 декабрдаги 4/1255-2976-сон маълумотномаси). Натижада янги авлоддаги антитермит воситаларни қўллаш орқали термитлар сонини камайтириш имконини берган.

Тадқиқот натижаларининг апробацияси. Мазкур тадқиқот натижалари 3 та халқаро ва 3 та республика илмий-амалий анжуманларида муҳокамадан ўтказилган.

Тадқиқот натижаларинининг эълон қилинганлиги. Диссертация мавзуси бўйича жами 11 та илмий иш нашр этилган, шулардан Ўзбекистон Республикаси Олий аттестация комиссиясининг диссертацияларнинг асосий илмий натижаларини чоп этишга тавсия этилган илмий журналларда 5 та мақола, шулардан, 4 таси республика ва 1 таси хорижий журналларда чоп этилган.

Диссертациянинг тузилиши ва ҳажми. Диссертация таркиби кириш, урта боб, хулосалар ва фойдаланилган адабиётлар рўйхатидан иборат. Диссертациянинг ҳажми 105 бетни ташкил этади.

ДИССЕРТАЦИЯНИНГ АСОСИЙ МАЗМУНИ

Кириш қисмида ўтказилган тадқиқотларнинг долзарблиги ва зарурати асосланган, тадқиқотнинг мақсади ва вазифалари, объекти ва предмети тавсифланган, республика фан ва технологиялари ривожланишининг устувор йўналишларига мослиги, тадқиқотнинг илмий янгилиги ва амалий натижалари баён қилинган, олинган натижаларнинг илмий-амалий аҳамияти очиб берилган, тадқиқот натижаларини амалиётга жорий қилиш, нашр этилган ишлар ва диссертация тузилиши бўйича маълумотлар келтирилган.

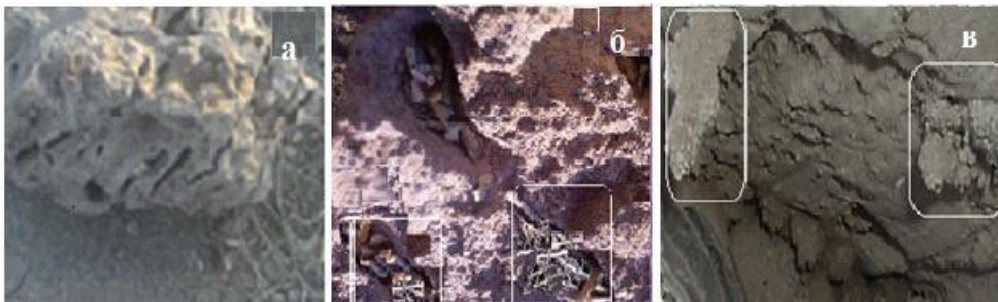
Диссертациянинг «**Термитларнинг морфофункционал ва биоритмологик хусусиятлари тўғрисидаги замонавий маълумотлар**» деб номланган биринчи бобида термитларнинг морфофизиологик ва этологик хусусиятлари, термитларда нафас, пластик ва энергетик алмашинув, ҳашаротларда сенсор тизимининг функционал хусусиятлари, фоторецепторлар, родопсиннинг структуравий ва функционал хусусиятлари, биоритмлар ва уларнинг организм фаолиятига таъсири бўйича маълумотлар замонавий адабиётлар асосида етарлича кенг ёритилган.

Диссертациянинг «**Термитларнинг айрим функционал кўрсаткичларини аниқлашда қўлланилган классик ва замонавий усуллар**» деб номланган иккинчи бобида кузатув ва экспериментал тадқиқотлар олиб борилган ҳудуд, термитлар этологик хусусиятларини кузатиш, термитларни йиғиш, транспортировка ва лаборатория шароитида сақланиши, термитларнинг яшовчанлиги, тана таркиби, газлар (O_2 ва CO_2) ва энергия алмашинувини аниқлаш усуллари, фоторецепсияни ўрганишда қўлланиладиган электрофизиология, электрон микроскопия усуллари;

термитларнинг кўзидан йиғинди РНК ажратиб олиш ва тескари транскрипция ва полимераза занжир ва секвенс реакцияларини ўтказиш, ольфактор ва фототаксис реакцияларнинг циркадиан ритмларни аниқлаш ва олинган натижаларни статистик қайта ишлаш усуллари берилган.

«*A. ahngerianus* термитлари айрим функционал кўрсаткичларининг биоритмлари» деб номланган учинчи бобида термитларнинг этологияси ва яшовчанлиги, турли ёш ва табақа термитлар организмидаги асосий пластик ва энергетик моддалар миқдори, термитларнинг физиологик фаол ва тиним даврларда O_2 ва CO_2 газлар ҳамда энергия алмашинуви, термитларда кўрув сезгисининг микроскопик, электрофизиологик, молекуляр физиологик таҳлиллари келтирилган. Шунингдек, фоторецепторлардаги родопсиннинг экспрессияси, ПЗР маҳсулоти, нуклеотидлар ва аминокислоталар кетма-кетлиги таҳлил этилган ҳамда фаол ва тиним даврларида кўрув ва ольфактор реакциясининг циркадиан ритмлари тадқиқ қилинган.

Термитлар этологияси ва яшовчанлиги. Ҳашаротлар яшайдиган табиий шароитдаги кузатув натижалари кўрсатдики, *A. ahngerianus* термитларининг этологик фаоллиги уларнинг ёшига, табақага, физиологик фаоллик ёки тиним даврига боғлиқдир.



1-расм. Термит уясидаги озуқа билан тўлган (а) ва озуқадан бўшаб қолган камералари (б), термитларнинг дарахт пояси устидаги лой сувоқлари (в)

Диапаузадан кейин термитлар уясидаги бўшаб қолган озуқа камералари (1-расм, а) физиологик фаол (баҳор) даврининг охирида, куруқ ўт ва буталар барг, поя, уруғлари билан тўлган эди (1-расм, б). Уядан ташқарида эса ишчи термитлар куруқ поя, новда, шох-шаббалар атрофида лой сувоқлар солиб (1-расм, в), озуқани ғамлаш ҳаракатида эканлиги кузатилди.

Баҳорда (ҳаво ҳарорати $21-24^{\circ}C$ тупроқ ҳароратига $14-15^{\circ}C$) термитлар уяларининг 10-20 см чуқурлигида нисбатан тарқоқ жойлашган. Уядан ташқарида эса ўрта ва катта ёшдаги ишчилар 10-50 м узокликда, аскарлар эса уядан 0,5 м радиусда ҳаракатланаётганлиги аниқланди. Айрим ишчилар оғзида барг, ўт кесимлари сингари озуқани уя томонга олиб бораётганлиги ва ёғоч ходалар, қуриган шох-шаббалар атрофида кунига 5-7 см га ўсаётган лой сувоқли қопламалар ясаётганлиги кузатилди. Қанотли (репродуктив) индивидлар баҳорда уяларнинг юқори қаватларида ёки ёмғирдан кейин ер юзасида уядан 5-15 м узокликда учради. Репродуктив индивидлар жуфтини

қидириши ёки жуфтини топиб, янги уя ва янги оилага асос солиши учун камералар қазиси қайд этилди.

Термитлар тиним даврида (ҳаво ҳарорати 35-37 °С ва тупроқ сатҳининг ҳарорати 20-22 °С) 50-60 см чуқурликда ҳаракатсиз ҳолда тўпланиб, ёзнинг иссиқ ва қуруқ шароитидан ҳимояланганлигини кузатилди. Баъзан айрим ишчи термитлари фақат кечаси уядан 1-2 м узоқликда учради. Озуқанинг атрофидаги лойсувоқ найларнинг кунига 1,0-1,5 см га узайиши қайд этилди.

Тиним даврида аскарлар уянинг ўрта ва чуқур қаватларида учраган бўлса, репродуктив табақа эса умуман учрамади.

Лаборатория шароитида термитларнинг яшовчанлиги уларнинг фаол ва тиним даврларида солиштирилди (1-жадвал). Натижаларга кўра, кузатувнинг 10-куни (ҳарорат 18-20 °С, намлик 60%) баҳорда ёзга нисбатан тирик қолган кичик, ўрта, катта ёшдаги ишчи термитлар ва аскарлар сони мувофиқ равишда 6,0; 2,2; 3,3 ва 10,8 баробарга кўпроқ эканлигини кузатилди.

1-жадвал

Ишчи ва аскар термитларнинг фаол ва тиним даврларида яшовчанлиги (%) ($M \pm m$; $n = 10$)

Термитлар	Давр	Кузатув кунлари				
		0	5	10	15	20
Кичик ёш ишчилари	Ф	100,0±0,0	79,6±5,6	74,5±5,1	57,2±4,0	44,1±3,1 0
	Т		70,4 ±4,9 P >0,5	12,1±0,8 P <0,001	5,2±0,4 P <0,001	
Ўрта ёш ишчилари	Ф		98,7±6,9	92,4±6,5	85,3±6,0	76,2±5,3 0
	Т		70,4 ±4,9 P >0,1	12,1± 0,8 P <0,001	5,2±0,4 P <0,001	
Катта ёш ишчилари	Ф		75,4±5,3	63,2 ±4,4	52,1±3,6	35,8±2,5 0
	Т		56,2±3,9 P <0,01	19,4±1,4 P <0,001	8,2±0,6 P <0,001	
Аскарлар	Ф		80,3±5,6	56,2 ±3,9	1,3±0,3	0 0
	Т		44,1±3,1 P <0,001	5,2±0,4 P <0,001	0	

Изоҳ: Ф - фаол, Т - тиним даврлари

Шундай қилиб, фаол даврида жамоадаги термитлар уянинг ва ер юзасининг юқори қатламларида, тиним даврида эса, уянинг чуқур қатламларида агрегатларни ҳосил қилиб, ҳаётини ўтказди. Яъни фаол даврида термитларнинг горизонтал миграция, тиним даврида эса вертикал миграция диапазонлари ортиб, деярли бутун жамоа уянинг тубида агрегатларни ҳосил қилади. Колониядаги турли табақаларнинг функционал вазифалари ва яшовчанлиги фаол даврида тиним даврига нисбатан яхши ифодаланган.

Термитлар массаси ва тана таркиби. Физиологик фаол ва физиологик тиним даврларида термитлар танасининг тирик ва қуруқ массаси, танадаги сув, оқсиллар, углеводлар ва ёғларнинг миқдори аниқланди (2-жадвал).

Тиним даврида фаол даврига нисбатан кичик, ўрта ва катта ёшдаги ишчиларда тирик тана массаси 12,8%; 10,5% ва 10,8% га камайди. Қуруқ тана

массаси ҳам кичик, ўрта, катта ёшдаги ишчи термитларда ва аскарларда баҳорда ёзга нисбатан мувофиқ равишда 24,2%, 24,3%, 22,8% ва 18,6% га камайди.

Термитлар ўсиб ривожлангани сайин сувнинг миқдори организмда камайганлиги, аммо фаол ва тиним даврларида сувнинг миқдорида сезиларли ўзгаришлар кузатилмади.

2-жадвал

Термитларнинг фаол ва тиним даврларида танадаги оксил, углевод ва липидларнинг миқдори ($M \pm m$; $n=5$)

Табақалар	Давр	Тирик масса (мг)	Куруқ масса (мг)	Сув (мг/г)	Оксил (мг/г)	Углевод (мг/г)	Липид (мг/г)
Кичик ёш ишчилари	Ф	8,7±0,2	1,8±0,0	6,9±0,1	138,3±7,2	43,1±1,9	36,9±1,0
	Т	7,5±0,1	1,3±0,0	6,2±0,4	120,6±6,1	32,8±0,2	25,9±0,9
		P <0,001	P <0,001	P >0,1	P >0,1	P <0,01	P <0,01
Ўрта ёш ишчилари	Ф	14,5±0,2	3,4±0,1	11,1±0,4	142,5±4,0	60,0±1,0	38,2±0,9
	Т	13,1±0,2	2,5±0,1	10,5±0,3	130,3±6,1	46,1±1,2	25,3±1,1
		P <0,001	P <0,001	P >0,1	P >0,1	P <0,001	P <0,001
Катта ёш ишчилари	Ф	19,7±0,2	4,8±0,1	14,8±0,3	149,5±5,4	57,5±0,6	44,6±0,9
	Т	17,4±0,2	3,7±0,1	13,7±0,3	134,6±6,0	38,4±0,9	26,3±0,6
		P <0,001	P <0,001	P >0,1	P >0,1	P <0,001	P <0,001
Аскарлар	Ф	15,0±0,2	3,9±0,1	11,1±0,1	158,8±9,4	64,8±1,1	37,8±0,4
	Т	14,4±0,1	3,1±0,1	11,3±0,2	133,2±9,3	51,3±2,0	26,7±0,5
		P <0,001	P <0,001	P >0,1	P >0,1	P <0,01	P <0,001
Имаго	Ф	52,6±0,7	20,4±0,4	32,2±0,5	208,3±10,4	80,9±2,5	104,3±2,8
	Т	-	-	-	-	-	-

Изох: Ф - фаол, Т - тиним даврлари

Тиним даврида фаол даврига нисбатан оксил миқдорининг камайиши кузатилса ҳам, у статистик жиҳатдан ишонарли эмас эди.

Углеводлар миқдори диапауза вақтида физиологик фаол даврига нисбатан кичик ёшдаги ишчи термитларда 23,9% га, ўрта ёшдаги ишчи термитларда 23,2% га, катта ёшдаги ишчи термитларда 22,4% га ва аскарларда 20,8% га камайди. Захирадаги энергетик манба бўлган липидлар миқдори тиним даврида мувофиқ равишда кичик ёшдаги ишчиларда 29,8% га, ўрта ёшдаги ишчиларда 33,8% га, катта ёшдаги ишчиларда 41,1% га аскарларда эса 29,4% камайди (2-жадвал).

Кичик, ўрта ва катта ёшдаги ишчиларда ҳамда аскарларда физиологик фаол даврида тиним даврига нисбатан умумий липидлар таркибидаги глицеридлар миқдори мувофиқ равишда 2,9; 3,0; 4,1 ва 2,6 баробар ортганлиги қайд этилди. Яъни тиним даврида глицеридлар миқдори барча табақа термитларда камайди.

Холестериннинг миқдори ҳам фаол даврида тиним даврига нисбатан статистик жиҳатдан юқори эканлиги аниқланди. Баҳорда ва ёзда

фосфолипидларнинг миқдори бир хил даражада сақланиши қайд этилди (3-жадвал).

3-жадвал

Фаол ва тиним даврларида *A. angerianus* термитлар танасидаги турли липидларнинг миқдори (мг/г) ($M \pm m$; $n=5$)

Термитлар гуруҳи	Давр	Глицеридлар	Холестеринлар	Фосфолипидлар
Кичик ёш ишчилар	Ф	9,8±0,7	0,33±0,03	26,5±2,1
	Т	3,4±0,1 P <0,001	0,24±0,04 P <0,001	22,1±2,4 P >0,1
Ўрта ёш ишчилар	Ф	10,1±0,4	1,0±0,09	27,1±2,6
	Т	2,3±0,3 P <0,001	0,64±0,03 P <0,001	22,6±2,9 P >0,1
Катта ёш ишчилар	Ф	11,2±0,6	1,10±0,07	32,3±2,7
	Т	2,7±0,3 P <0,001	0,52±0,02 P <0,001	25,1±2,9 P >0,05
Аскарлар	Ф	6,9±0,3	0,80±0,12	28,3,1±2,2
	Т	2,7±0,3 P <0,001	0,44±0,03 P <0,001	28,1±2,5 P >0,1
Имаго	Ф	25,8±0,5	3,8±0,06	72,8±1,31
	Т	-	--	-

Изоҳ: Ф - фаол, Т - тиним даврлари

Шундай қилиб, *A. angerianus* термитларида физиологик фаол ва тиним даврларида асосий энергетик ва пластик моддаларнинг миқдори қонуний равишда ўзгаради. Термитлар диапаузага ўтган пайтида углеводлар, глицеридлар ва холестерин миқдорининг камайиш тенденцияси мавжуд. Сув, оксил ва фосфолипидлар миқдори эса иккала даврда ҳам бир хил даражада сақланади.

Газлар (O₂ ва CO₂) ҳамда энергия алмашинуви. Фаол ва тиним даврларида термитларда энергия сарфини солиштириш учун ютилган O₂ ва чиқарилган CO₂, нафас коэффиценти, кислороднинг калорик эквиваленти ва термитлар тана массасига нисбатан энергия сарфи аниқланди (4-жадвал). Натижаларга кўра, ютилган O₂ ва ажратилган CO₂ ҳажми барча табақа ва ёш термитлар фаол даврида тиним даврларига нисбатан статистик жиҳатдан ишонччилик даражасида ифодаланди (4-жадвал).

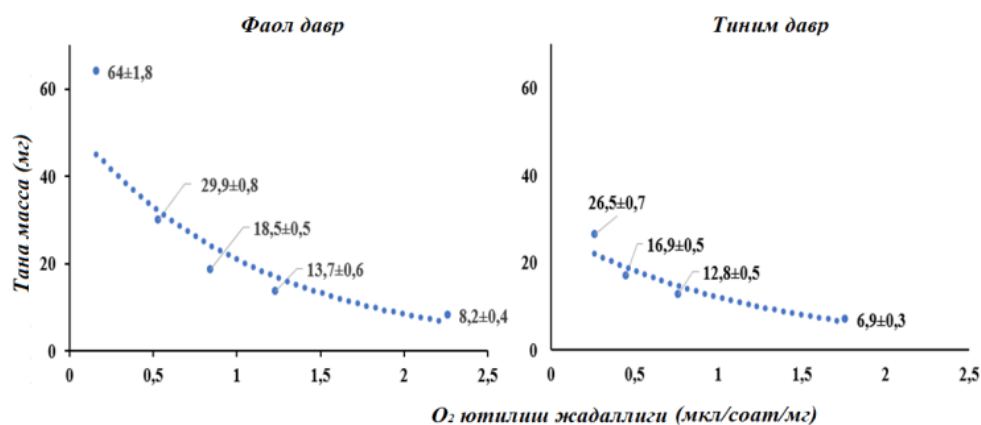
Нафас коэффиценти ҳам барча термитларда фаол даврида тиним даврига нисбатан юқори бўлган. Баҳорда нафас коэффиценти катта ёшдаги ишчиларда, ёзда эса катта ва ўрта ёшдаги ишчиларда юқори даражада ифодаланган эди. Демак, катта ва ўрта ёшли ишчиларда асосий оксидланувчи субстрат углевод, бошқа табақаларда эса энергия билан таъминлашда ёғлар ва оксилларнинг улуши юқорироқ бўлади. 1 г органик субстратларнинг (оксиллар, углеводлар ёғлар,) тўлиқ оксидланиши учун сарфланган O₂, яъни O₂ калорик эквиваленти, барча гуруҳ термитларда фаол ва тиним даврларда бир хил даражада ифодаланган эди.

Термитларнинг фаол ва тиним даврларида газлар алмашинуви ва энергия сарфи ($M \pm m$; $n=5$)

Табақалар	Давр	O ₂ (мкл/соат/мг)	CO ₂ (мкл/соат/мг)	НК (26,2 C ⁰) (10,4 C ⁰)	O ₂ калорик эквиваленти (мкл)	Энергия сарфи (кал/соат)
Кичик ёш ишчилари	Ф	2,26±0,12	1,83±0,09	0,8±0,0	4,8±0,2	10,9±0,5
	Т	1,76±0,08 P <0,001	1,24±0,09 P <0,001	0,7±0,0 P <0,001	4,7±0,2 P >0,5	8,2±0,3 P <0,001
Ўрта ёш ишчилари	Ф	1,23±0,04	1,17±0,11	0,9±0,1	4,9±0,2	6,0±0,2
	Т	0,76±0,13 P <0,001	0,65±0,05 P <0,001	0,8±0,0 P <0,01	4,9±0,3 P >0,5	3,6±0,5 P <0,001
Катта ёш ишчилари	Ф	0,84±0,04	0,86±0,03	1,0±0,0	5,0±0,2	3,9±0,3
	Т	0,45±0,03 P <0,001	0,38±0,03 P <0,001	0,8±0,1 P <0,001	4,8±0,1 P >0,5	2,2±0,1 P <0,001
Аскарлар	Ф	0,53±0,02	0,42±0,03	0,8±0,1	4,8±0,1	2,5±0,1
	Т	0,26±0,03 P <0,001	0,17±0,06 P <0,001	0,6±0,1 P <0,001	4,7±0,3 P >0,5	1,2±0,0 P <0,001
Имаго	Ф	0,16±0,01	0,10±0,01	0,74±0,0	4,7±0,2	4,7±0,0
	Т	-	-	-	-	-

Изоҳ: Ф - фаол, Т - тиним даврлари

Турли ёшдаги ва табақадаги термитларида фаол ва тиним даврларида энергия сарфи сезиларли даражада фарқланади. Баҳорда ёзга нисбатан кичик ёшдаги ишчи термитларда 1,3 баробар, ўрта ёшдаги ишчи термитларда 1,7 баробар, катта ёшдаги ишчиларда 1,8 баробар ва аскарларда эса 2,1 баробар кўпроқ энергия сарфланганлиги кузатилди. Ўзлаштирилган O₂ нинг миқдори, яъни энергия алмашинув жадаллиги, термитлар тана массасига тескари пропорционал эканлиги кузатилди (2-расм).

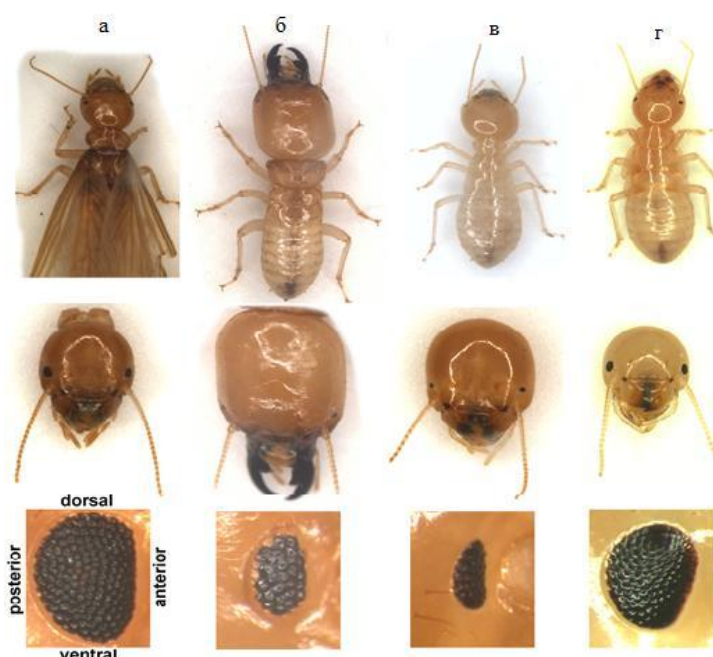


2-расм. A. ahngerianus термитлари физиологик фаол ва тиним даврларида O₂ истеъмол қилиш жадаллиги ($M \pm m$; $n=5$)

Демак, термитларда O₂ истеъмол қилиш жадаллиги, тана массаси ортишига тескари пропорционаллиги физиологик фаол ва тиним даврларида кузатилади. Аммо энергия сарфи баҳорда ёзга нисбатан барча табақаларда юқори бўлади.

Кўзнинг микроскопик, молекуляр ва электрофизиологик таҳлили. Стереомикроскопик таҳлил натижаларига кўра, термитларда мураккаб фасеткали кўзлар бош капсуласининг латерал қисмида фронтал соҳада жойлашган бўлиб, ҳар хил шакл ва катталиққа эга.

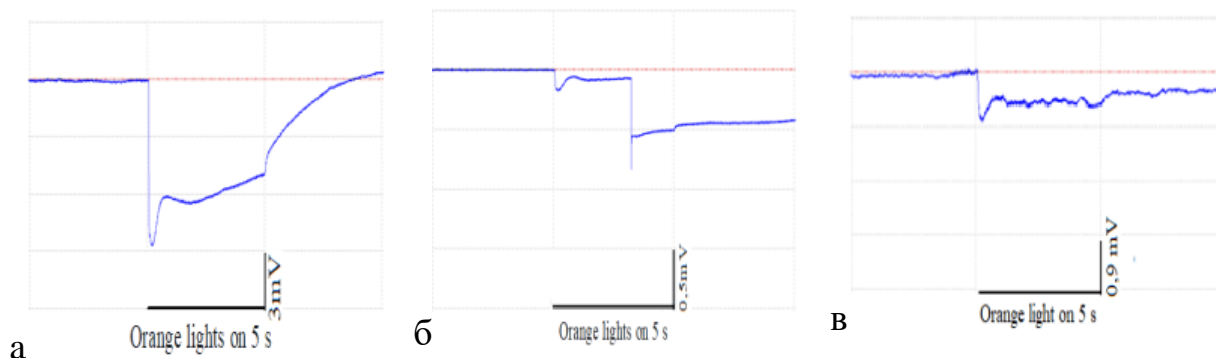
ImageJ дастуридаги таҳлиллар шуни кўрсатдики, турли термит табақаларида омматицияларнинг сони ва мураккаб кўзларнинг периметри сезиларли фарқланади. Ишчиларга нисбатан аскарларнинг кўз периметри 1,8 баробар катта бўлса, омматициялар сони эса 1,2 баробар кўп. Нимфаларнинг кўз периметри ишчиларга нисбатан 1,9 баробар катта ва омматициялар сони 3,1 баробарга кўп эканлиги аниқланди. Жамоанинг репродуктив табақаси энг йирик мураккаб кўзларга эга эканлиги ва омматициялар сонининг кўплиги жиҳатдан бошқа барча табақа вакиллари (кичик, ўрта, катта ёшдаги ишчилар ва аскарлар) дан устун эканлиги қайд этилди (3-расм).



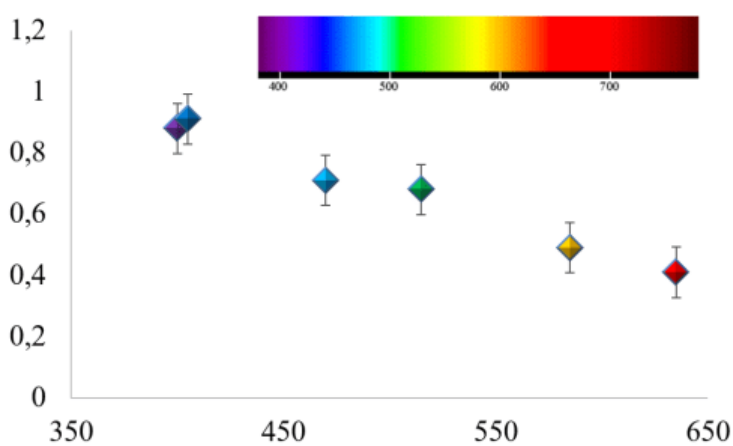
3-расм. Турли табақадаги *A. ahngerianus* термитларнинг бош капсуласи ва кўзлари (*Leica DFC420 C* камерали *Leica MZ16 F* стереомикроскоп). а-имаго, б-аскар; в-ишчи, г-нимфа. Биринчи қаторда турли табақадаги термитлар (x20), иккинчи қаторда термитларнинг бош капсулалари (x40), учинчи қаторда термитларнинг кўзлари (x150) ифодаланган.

Кўз тўр пардасининг электр потенциалларни қайд этувчи эгри чизиғи таҳлили шуни кўрсатдики, барча табақаларда электроретинограмманинг тўлқинлари омматициялар ёритилган вақтида бир фазали манфий потенциалнинг оғиш кўринишига эга. Аммо потенциал оғишнинг даражаси турли табақаларда ўзига хос бўлиб, энг юқори репродуктив индивидларда ва энг суст ишчиларда ифодаланган эди (4-расм).

Термитлар спектрал сезгирлигини аниқлаш мақсадида нимфалар кўзига турли тўлқин узунлигидаги ёруғлик билан таъсир эттирилди.



4-расм. *A. ahngerianus* а - имаго, б - нимфалар ва в - ишчи термитларнинг электрретинограммаси



5-расм. *A. ahngerianus* термитлари (нимфалар) фоторецепторларининг спектрал сезирлиги

Абсцисса ўқида – ёруғлик нурларнинг тўлқин узунлиги (нм); ордината ўқида - спектрал сезирлик (мВ).

Спектрал сезирлик фақат нимфаларда аниқланди. Олинган натижаларга кўра, нимфаларнинг 405 нм (кўк ранг) тўлқин узунлигидаги ёруғликка нисбатан сезирлиги 0,91мВ, 400 нм тўлқин узунлигидаги (бинафша ранг) да - 0,88 мВ, 470 нм тўлқин узунлигидаги (ҳаворанг), нурларга сезирлиги 0,71мВ, 515 нм тўлқин узунлигидаги (яшил ранг) - 0,68 мВ қайд этилди (5-расм). Демак, ҳаворанг, кўк ва бинафша рангларга реакцияси Rh1 родопсинини экспрессияловчи R1-6 рецепторларининг кўзғалганлигидан, яшил рангларга бўлган реакцияси эса Rh3-6 родопсинини экспрессияловчи R7 ва R8 хужайралари кўзғалганлигидан далолат беради (Helfrich-Förster, 2019).

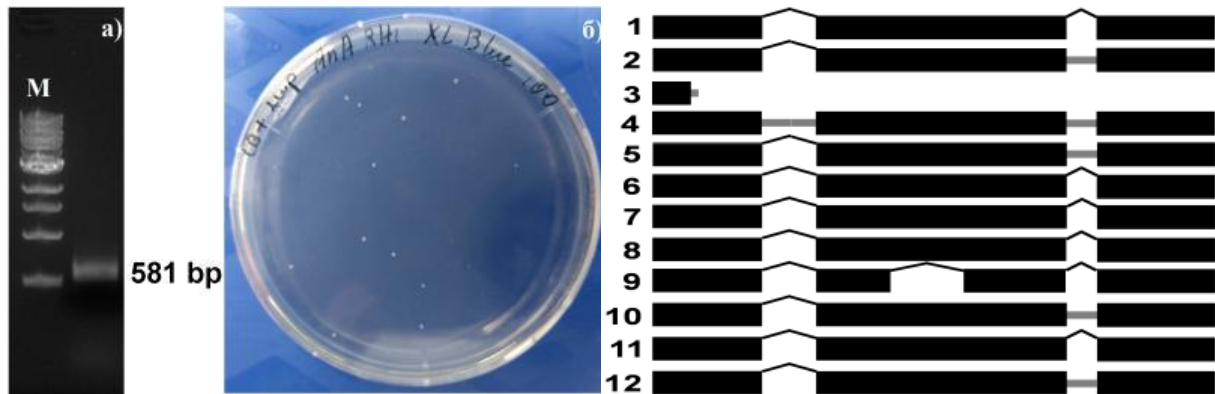
Родопсин генини нуклеотидлар пкетма-кетлигини аниқлаш учун термитларнинг бош қисмидан йиғинди РНК ажратилиб, тескари транскрипция реакцияси ёрдамида кДНКлар олинди ва ПЗР амплификацияси амалга оширилди.



6-расм. pCR2.1-TOPO_AnaRh1-clone1

Натижада 581 жуфт нуклеотидлардан иборат фрагмент олинди (7-расм). ПЗР маҳсулоти pCR2.1-TOPO-векторга клонланди (6 ва 7-расмлар).

Ишимизнинг кейинги босқичларида эса турли клонлардан ДНК лар тайёрланди ва таҳлил қилинди. Таҳлил натижаларига кўра, фақатгина 1, 6, 7, 8 ва 11 клонлар тўғри боғланганлиги аниқланди. Мазкур клонлар родопсин оксилени тўғри кодлайдиган ўқилишнинг очик рамкасини тутишини, қолганларида эса ўқилиш рамкаси узилиб қолганлигидан далолат беради (8-расм).



7-расм. *A. ahngerianus* катта ёшдаги ишчиларда родопсин ПЗР маҳсулоти.

а) М-маркер 500 bp – base pair- жуфт нуклеотид, 2% ли агарозали гел электрофорез таҳлили, б) родопсин сақловчи pCR2.1-ТОРО-векторини ўз ичига олган бактериялар колонияси

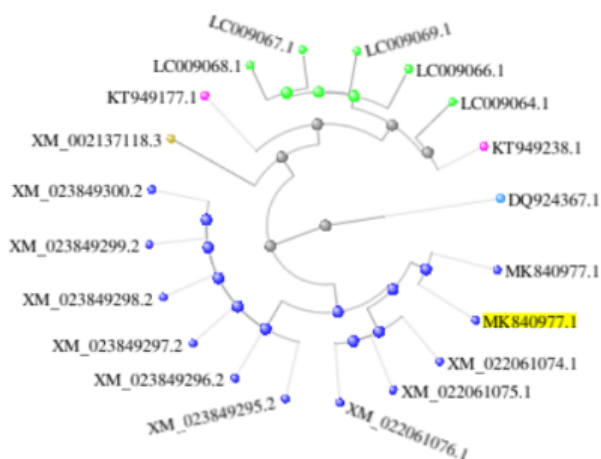
8-расм. кДНК нинг ПЗР амплификацияси ёрдамида олинган турли клонлар.

■ Экзонлар, — интронлар, \wedge сплайсинг

Тозалаб олинган ПЗР маҳсулотини Сенгер методикаси бўйича нуклеотидлар кетма-кетлиги аниқланди. Олинган натижалар халқаро NCBI маълумотлар базаси билан таққосланди ва айнан родопсин гени эканлиги тасдиқланди. Сўнгра родопсин генини нуклеотидлар кетма-кетлиги халқаро NCBI маълумотлар базасига жойланди (GenBank MK840977).

Ўзбекистон ҳудудида тарқалган *A. ahngerianus* термитларини родопсин оксили (AnaRh1) филогенетик қиёсий таҳлил қилинди. Натижада родопсин генини нуклеотидлар кетма-кетлиги бўйича 11 та термит турларига юқори фоизда ўхшашлик аниқланди (9-расм). Булардан Шимолий Америка ҳудудларида кенг тарқалган *Zootermopsis nevadensis* термитининг родопсин генига 93% га ўхшаш, яъни 581 та нуклеотиддан 539 ўхшашлиги кузатилди. Шунингдек, *Cryptotermes secundus* (АҚШ, Африка, Европада, Австралияда кенг тарқалган) термитидаги родопсинга эса 91% да ўхшашлик аниқланди.

Нуклеотидлар кетма-кетлигини “Fly Base” онлайн дастур ёрдамида аминокислоталар кетма-кетлигига айлантирилди. *A. ahngerianus* нинг родопсин оксилени аминокислоталар кетма-кетлиги *Z. nevadensis* термитиникига 94% га ўхшаш бўлган, яъни 194 та аминокислотадан 182 та ўхшаш бўлса, 11 та аминокислотага фарқ қилган (5-жадвал).



9-расм. *A. ahngerianus* термитларининг AnaRh1 гени бўйича филогенетик таҳлили

турлардаги термитлар фоторецепторларидаги родопсинга кўп жиҳатдан ўхшаш.

Шулардан 6 та аминокислота тубдан фарқ қилиб, оқсилнинг фолдинг жараёнига, фаоллигига ва функциясига таъсир қилиши мумкин. Қолган 5 таси эса оқсилнинг фаоллигига, фолдинг ва функциясига таъсир қилмаслиги мумкин.

Шундай қилиб, *A. Ahngerianus* турли табака термитларда кўзларнинг катта-кичиклиги, омматидийлар сони, электроретинограмманинг амплитудалари ҳар бир табақада ўзига хос бўлиб, имаголарда энг яхши, аскарларда эса энг суст ривожланган. Молекуляр анализ маълумотлари бўйича фототрансдукциянинг асоси бўлган родопсин гени ва оқсили бошқа

5-жадвал

***A. ahngerianus* ва *Z. nevadensis* термитининг родопсин аминокислоталар кетма-кетлиги қиёсий таҳлили**

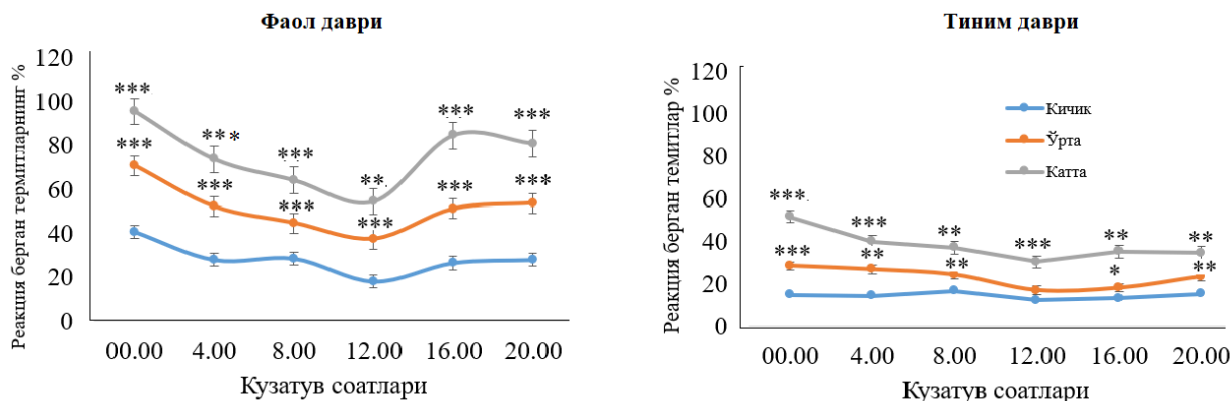
№	<i>A. ahngerianus</i>	<i>Z. nevadensis</i>	Аминокислота ўзгариш ўрни метиониндан бошланганда
1	S-serine	T- Threonine	1 +
2	S-serine	C- Cysteine	33 *
3	Y- Tyrosine	F-Phenylalanine	43 +
4	A-Alanine	V-Valine	260 *
5	F-Фенилаланин	L-Leucine	292 *
6	G-Glycine	A-Alanine	296 *
7	I-Isoleucine	V-Valine	299 +
8	M-Methionine	I-Isoleucine	303 *
9	T-Theonine	N-Asparagine	330 *
10	V-Valine	I-Isoleucine	341 +
p11	R-Arginine	K-Lysine	373 +

Изоҳ: * - аминокислоталар алмашинуви натижасида оқсилнинг фаоллигига, фолдинг ва функциясига таъсир қилиши мумкин.

+ - аминокислоталар алмашинуви натижасида оқсилнинг фаоллигига, фолдинг ва функциясига таъсир қилмайди. NCBI маълумотларига таянган ҳолда.

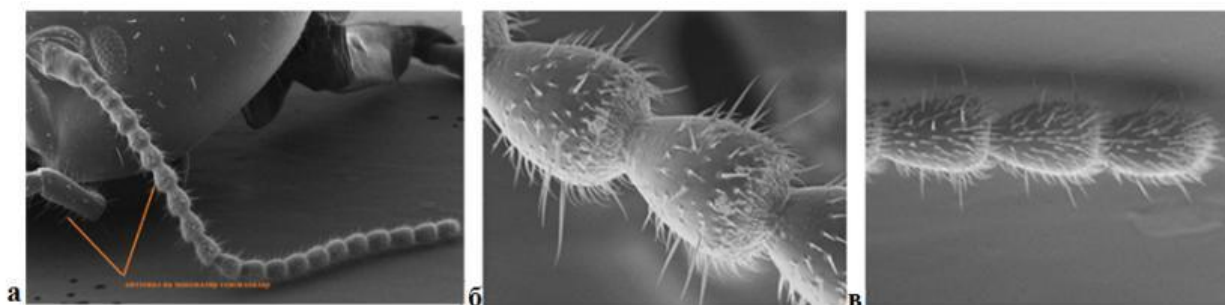
Фототаксис ва ольфактор реакцияларнинг биоритмлари. 10-расмдан кўришиб турибдики, ҳам физиологик фаол, ҳам тиним даврларида бир кеча-кундуз давомида фототаксис реакцияси соат 00.00 да энг юқори, кундузи соат 12.00 энг кам ифодаланган. Физиологик фаол даврида физиологик тиним даврига нисбатан барча текширилган вақтида фототаксис реакциянинг тебраниш

амплитудаси деярли 2 баробар ортиқ эди. Циркадиан ритмларнинг ёшга оид хусусиятлари ҳам физиологик фаол даврида, ҳам эстивация даврида кузатилган эди.



10-расм. Фаол ва тиним даврида ишчи термитлар фототаксиснинг циркадиан ритмлари ($M \pm m$; $n=5$) * $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; * - $P < 0,001$.**

Термитларда хид билиш сезгиси антенналари юза қопламида ольфактор сенсиллалари ёрдамида амалга ошади (11-расм). Учувчан моддалар молекулаларининг нерв рецепторлари билан боғланиши натижасида хеморецепция амалга ошади (De Palo et al., 2013).

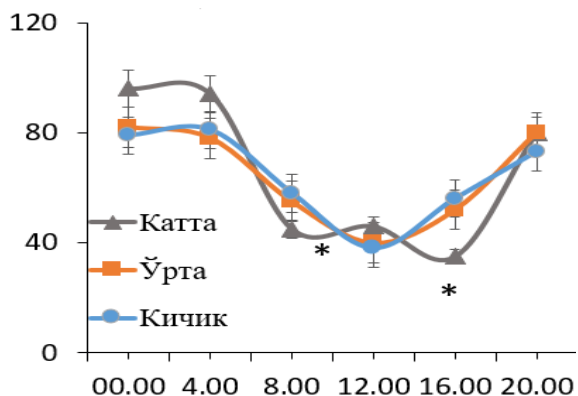


11-расм. *A. ahngerianus* қанотли термитларининг антенналардаги ольфактор сенсиллалар. Микроскоп (NeoScope JCM-5000; Nikon, Токуо, Япон) а) $\times 40$; б) $\times 200$; в) $\times 220$.

Термитлар нофаол бўлган пайтида, яъни қиш ва ёзда ҳаракат реакцияларнинг ўта суст бўлиши стернал без экстрактига нисбатан хид сезгисининг деярли ифодаланманганлиги туфайли, ольфактор реакцияларнинг циркадиан ритмлари фақат фаол даврида, яъни баҳорда, ўрганилди.

Олинган нажаларга кўра, термитларнинг стернал безлар экстрактига реакцияси асосан эрталаб (4:00-10:00), кечки пайт (20:00) ва тунда (24:00) яхши ифодаланган бўлиб, кундузи соат 16:00 да энг суст ифодаланди. Кичик ва ўрта ёшдаги термитларда стернал безлар экстрактига циркадиан реакцияси бир хил ифодаланган бўлса, катта ёшдаги термитларда эса мазкур реакция амплитудаси юқориқоқ ифодаланди (12-расм).

Демак термитларда кўрув ва ҳид билиш реакцияларнинг циркадиан ритмлари бўлиб, улар фаол даврда тиним даврига нисбатан яққолроқ ифодаланган.



12-расм. Стернал безлар экстрактининг хидига ишчи термитлар реакцияси ($M \pm m$, $n = 5$).

Абсцисса ўқида – ижобий реакция кўрсатган термитлар %; ордината ўқида – кузатиш вақти (с), * - $P < 0,05$.

Шундай қилиб олинган натижалар кўра, термитларда функционал биоритмлар хатти-ҳаракати, пластик ва энергетик алмашинуви, нафас, фото- ва хемосенсорлигида ифодаланган. Бундай ритмларнинг мавжудлиги ҳашаротларни ноқулай ташқи муҳит шаротидан химоя қилиб, қулай бўлган шароитда эса термитларнинг фаоллигини оширади. Биоритмларнинг адаптив хусусиятлари термитлар назорат қилишнинг альтернатив экологик зарарсиз усулларни яратиш учун назарий асос бўлади.

ХУЛОСАЛАР

1. Физиологик фаол даврда термитларнинг этологик фаоллиги ҳамда уя юқори қатламларида ва тупроқ юзасида горизонтал миграцияси, тиним даврида эса ҳаракат фаоллигининг кескин сусайиши ва вертикал миграцияси кузатилди, яъни бутун жамоанинг уя чуқур қатламларида агрегацияси аниқланди.

2. Фаол даврда тиним даврига нисбатан барча табақа ва ёшдаги термитларда тана массаси, углевод, глицеридлар ва холестерин миқдорининг ошиши, сув, оксил ва фосфолипидлар миқдори бир хиллик негизда сақланиши исботланди.

3. Термитларнинг фаол даврида тиним даврига нисбатан газлар алмашинуви ва энергия сарфининг жадаллиги ҳамда нафас коэффициент кўрсаткичнинг ошганлиги исботланди. Кислород истеъмоли тана массасига тескари пропорционал бўлиши ва нафас коэффициенти катта ёшдаги ишчиларда энг юқори эканлиги аниқланди.

4. *A. ahngerianus* кўзларида омматидиялар сони, электроретинограмманинг амплитудаси, родопсин генининг экспрессияси аниқланди. Кўрув сезгиси имаго – ишчи – аскар қаторида аста-секин камайиши исботланди.

5. Барча ёшдаги ишчиларда ёруғликка ва ҳидга нисбатан циркадиан ритмлар мавжудлиги аниқланди. Катта ёшдаги ишчиларда циркадиан ритмларининг тебраниш тўлкини ўрта ва кичик ёшдаги ишчиларга нисбатан юқорироқ ифодаланди. Фототаксис ва ольфактор реакцияси кечаси кундузига нисбатан яхшироқ ифодаланганлиги исботланди.

**НАУЧНЫЙ СОВЕТ DSc.03/30.12.2019.В.01.13 ПО ПРИСУЖДЕНИЮ
УЧЕНЫХ СТЕПЕНЕЙ ПРИ ИНСТИТУТЕ БИОФИЗИКИ И
БИОХИМИИ ПРИ НАЦИОНАЛЬНОМ УНИВЕРСИТЕТЕ
УЗБЕКИСТАНА**

НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ УЗБЕКИСТАНА

МИРЗАЖОНОВА ГУЛЧИРОЙ СОЛИЖАНОВНА

**БИОРИТМЫ НЕКОТОРЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ У
ТЕРМИТОВ РОДА *ANACANTHOTERMES ANGERIANUS* JACOBS**

03.00.08 – Физиология человека и животных

**АВТОРЕФЕРАТ ДИССЕРТАЦИИ ДОКТОРА ФИЛОСОФИИ (PhD) ПО
БИОЛОГИЧЕСКИМ НАУКАМ**

Ташкент – 2021

Тема диссертации доктора философии (PhD) зарегистрирована в Высшей аттестационной комиссии при Кабинете Министров Республики Узбекистан за номером В2018.1.PhD/B149

Диссертационная работа выполнена в Национальном университете Узбекистана.

Автореферат диссертации на трех языках (узбекский, русский, английский (резюме)) размещен на веб-странице Научного совета (www.biophys.biochem.uz) и информационно-образовательном портале «ZiyoNet» (www.ziynet.uz).

Научный руководитель:

Кучкарова Любовь Салижановна
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Шахмурова Гулнара Абдуллаевна
доктор биологических наук, профессор

Курбонов Абдулазиз Шаниязович
кандидат биологических наук, доцент

Ведущая организация:

Самаркандский государственный университет

Защита диссертации состоится «24» МАРТА 2021 г. в 16⁰⁰ часов на заседании Научного совета DSc.03/30.12.2019.B.01.13 при Институте биофизики и биохимии при Национальном университете Узбекистана Адрес: 100174, г.Ташкент, Алмазарский район, Студенческий городок, Университетская 174.тел. 246-68-96.

С диссертацией можно ознакомиться в Информационно-ресурсном центре Института биофизики биохимии при Национальном университете Узбекистана (зарегистрировано под № 25). Адрес: 100174, г.Ташкент, Алмазарский район, Студенческий городок, улица Университетская, 174. Тел: (99871) 246-68-96. e-mail: ibb-nuu@mail.ru; tamurjon2281@mail.ru

Автореферат диссертации разослан: «9» МАРТ 2021 г.
(реестр протокола рассылки № «1» от 9 МАРТА 2021).



Сабилов Равшан Заирович
Председатель Научного совета
по присуждению ученых степеней, д.б.н., академик

Позилов Маъмуржон Комилжонович
Ученый секретарь Научного совета
по присуждению ученых степеней, д.б.н.

Ахмеджанов Искандар Гулямович
Председатель Научного семинара при Научном совете
по присуждению ученых степеней, д.б.д., профессор

ВВЕДЕНИЕ (аннотация диссертации доктора философии PhD)

Актуальность и востребованность темы диссертации. Прогрессивное распространение термитов и вызванный ими экономический ущерб по всему миру привлекают пристальное внимание исследователей. В последние годы в связи с ростом численности населения и увеличением спроса на сельскохозяйственную продукцию, нарушением динамического баланса между природой и обществом, термиты переходят с естественных зон обитания на антропогенные и наносят значительный экономический ущерб памятникам культуры, населенным пунктам, техническим и военным сооружениям и продуктивности сельского хозяйства. По данным Национальной ассоциации борьбы с вредителями США, термиты ежегодно наносят экономического ущерба более чем на 5 миллиардов долларов¹. Эти данные требуют более широкого изучения биоритмов висцеральных и сенсорных функций термитов, играющих определяющую роль в обмене веществ и энергии между организмом и внешней средой.

Многие научные центры по всему миру уделяют большое внимание кастовой дифференциации, спецификации пищевой цепи в сообществе, симбиотическому и собственному пищеварению, химической коммуникации, репродуктивной физиологии и другим функциональным показателям насекомых. Показано, что из-за скрытого образа жизни и высокой адаптивности вредителей к антитермитным средствам противотермитные мероприятия недостаточно эффективны. Поэтому стратегия контроля термитов требует исследований, основанных на сезонных и циркадианных ритмах метаболических, дыхательных и сенсорных функций на разных этапах жизненного цикла вредителей.

В борьбе с термитами в нашей стране особое внимание уделено научным исследованиям по пищевому предпочтению, трофолаксису, действию некоторых репеллентов и аттрактантов, химической коммуникации, и достигнуты определенные результаты. В Стратегии действий по дальнейшему развитию Республики Узбекистан определены важные задачи по «стимулированию научно-исследовательской и инновационной деятельности, созданию эффективных механизмов внедрения научных и инновационных достижений в практику»². Исходя из этих задач, важно изучить научные основы борьбы с вредителями, основанные на функциональных характеристиках, биоритмов и молекулярной физиологии термитов *Anacotermes ahngerianus* Jacobs, одного из самых опасных вредителей сооружений в республике.

Данное диссертационное исследование в определенной степени служит выполнению задач, предусмотренных в Постановлении Кабинета Министров

¹ <https://www.vpmaonline.com/for-consumers/pest-prevention-tips-consumer-37/19-the-big-bite-of-termites-5-billion-a-year-in-damages.html>

² Указ Президента Республики Узбекистан от 7 февраля 2017 г. «О стратегии действий по дальнейшему развитию Республики Узбекистан». р№ УП-4947.

Республики Узбекистан от 28 декабря 2017 года № 1027 «О создании единой системы мониторинга, обмена информацией и прогнозирования чрезвычайных ситуаций природного, техногенного и экологического характера» и в приложении 7, п. 28 Постановления Президента Республики Узбекистан № ПП-4805 «О мерах по повышению качества непрерывного образования и результативности науки по направлениям химия и биология», направленного на внедрение разработки «Патогенные приманки для профилактики распространения термитов», а также в других нормативно-правовых документах, принятых в данной сфере.

Соответствие исследования приоритетным направлениям развития науки и технологий республики Данное исследование выполнено в соответствии с приоритетным направлением развития науки и технологий республики V. «Сельское хозяйство, биотехнология, экология и защита окружающей среды».

Степень изученности проблемы. В мире были проведены обширные исследования по биологическим и экологическим особенностям, распространению, химическим и биологическим мерам борьбы с термитами (Eggleton, 2001; Dhang, 2011; Elizalde, 2020). Работы, связанные с повреждением термитами древесины, описаны Kartal S. (2003), Cornelius L. (2011) и Cosme J. (2018). Исследованы анатомия и некоторые физиологические и биохимические особенности термитов (Zhang, 2020; Wang, 2018). Учёными СНГ подробно описаны таксономия, морфология, особенности питания и пищеварения, а также повреждения термитами промышленных объектов, материалов и оборудования (Жужиков, 1979; Khamraev, 2016; Нуржанов, 2019).

В республике биологические и экологические особенности термитов, их распространение, химическая экология (репелленты и аттрактанты, следовые феромонные реакции) хорошо изучены, были проведены обширные исследования по пищевому предпочтению, кишечной микроэкологии, собственному и симбиотическому пищеварению, трофофаксису, а также разработке против них токсических (химических или биологических) приманок под руководством профессора А.Ш. Хамраева (Хамраев, 2008, 2010, 2016). В настоящее время эти исследования продолжают его ученики (Ganieva, 2016, 2019; Шамуратова, 2016; Абдуллаев, 2017).

Связь темы диссертации с планом научно-исследовательских работ учреждений, где выполнена диссертация. Диссертационная работа выполнялась в рамках научного направления «Изучение влияния различных биологически активных веществ на обмен веществ и энергии в организме в норме и патологии» при кафедре физиологии человека и животных Национального Университета Узбекистана и проекта Ф5-ФА-0-14830 «Популяционная экология насекомых-ксилофагов и изучение их адаптивных механизмов» (2012-2016 гг.) в Институте зоологии АН РУз.

Целью исследования явилось определение некоторых функциональных показателей и их биоритмов у термитов *A. Ahngerianus*.

Задачи исследования:

определение миграции, активности и выживаемости термитов в периоды активности и покоя;

исследование содержания основных пластических и энергетических веществ в организме термитов в периоды активности и покоя;

определение газообмена (CO_2 и O_2) и энергообмена термитов в периоды активности и покоя;

определение молекулярно-физиологических основ фототрансдукции у термитов;

исследование фототаксисных и ольфакторных биоритмов рабочих в периоды активности и покоя.

Объектом исследования выбраны термиты *A. Ahngerianus*, младшие, средние, старшие рабочие, солдаты и имаго, масса тела, белки, углеводы и жиры (триглицериды, холестерин, фосфолипиды), O_2 и CO_2 , омматидии, РНК, кДНК, молекулярная структура белка и гена родопсина.

Предметом исследования явилось определение активности и жизнеспособности термитов, особенности газообмена и энергообмена в периоды активности и покоя, фототрансдукции, электрической активности зрительных рецепторов, циркадианных ритмов фототаксисной и ольфакторной реакций.

Методы исследования. В диссертации были использованы методы центрифугирования, спектрофотометрии, электрофизиологии, стерео и электронной микроскопии, выделения РНК и синтеза кДНК, амплификации генов, гель-электрофореза, ПЦР (полимеразная цепная реакция) и другие современные методы молекулярной биологии, физиологии, а также биоинформатические и статистические программы.

Научная новизна исследования представлена следующим:

у термитов *A. ahngerianus* выявлены выживаемость, определено содержание белков, углеводов, липидов в организме в периоды активности и покоя;

определены газообмен (O_2 и CO_2) и энергообмен у термитов в периоды активности и покоя;

проведено молекулярнофизиологическое исследование зрительного рецептора и доказана зрительная способность термитов;

выявлены циркадианные ритмы фототаксисных и ольфакторных реакций термитов.

Практические результаты исследования заключаются в следующем: уменьшение содержания основных биогенных веществ в организме, сокращение жизнеспособности термитов, скопление и неподвижность сообщества в гнездах в период покоя показывает, что эффективность применения антитермитных приманок в период покоя выше, чем в физиологически активный период;

путем изменения светового режима термитов можно сдвинуть ритмы

репродуктивного поведения;

размещение нуклеотидной последовательности гена родопсина в международной базе данных даёт возможность исследователям всего мира проводить филогенетический анализ видов, сравнивать и использовать результаты в аналитических исследованиях.

Достоверность результатов исследования обоснована применением современных физиологических, биохимических, молекулярно-биологических, электрофизиологических методов. Достоверность полученных результатов обосновывается обсуждением результатов на республиканских и международных конференциях, опубликованностью их в рецензируемых научных изданиях. Выводы исследования основаны на использовании современных методов математической статистики.

Научная и практическая значимость результатов исследования.

Научная значимость результатов исследования заключается в особенностях поведения термитов, специфичности содержания белков, углеводов и жиров в организме, газо- и энергообменном процессах в периоды активности и покоя, а также исследованием электрофизиологических и молекулярно-биологических свойств фоторецепторов и циркадианных ритмов фототаксисных и ольфакторных реакций термитов. Зрительная электрофизиология различных каст термитов, идентификация зрительных рецепторов и расшифровка экспрессии гена родопсина обогащают сенсорную физиологию современными научно обоснованными данными

Практическая значимость результатов исследования состоит в возможности рационального и эффективного применения антитермитных средств в период покоя. Внедрение результатов секвенса гена и белка родопсина в международную базу будет служить основой для сравнения и анализа подобных структур для специалистов по молекулярной физиологии во всём мире.

Внедрение результатов исследования.

На основании исследования биоритмов некоторых функциональных показателей *A. Ahngerianus*:

утверждены методические рекомендации «Рекомендации по системе профилактики и борьбы с термитами» (Справка от Министерство по чрезвычайным ситуациям Республики Узбекистана № 2.2.32-1334 от 24 декабря 2020 года). В результате была повышена эффективность системы защиты населения и территорий от возможных чрезвычайных ситуаций, связанных с распространением и повреждением сооружений термитами;

нуклеотидная последовательность гена родопсина, лежащего в основе фототрансдукции, помещена в международную базу данных NCBI (GenBank, США) (МК 840977). (Справка университета Hogenheim (Германия) от 17 ноября 2020 года). В результате появилась возможность определить специфичность гена и белка родопсина в фоторецепторах у широко распространенных в Узбекистане термитов *A. ahngerianus* и сопоставить

результаты секвенса с подобными данными (ген и белок родопсина) в научных центрах различных регионов мира;

особенности функциональных биоритмов и выживаемости термитов в физиологически активный и период покоя были использованы в новом проекте ПЗ-20170927149 «Разработка антитермитных кормов и методов борьбы» с термитами *Anacanthotermes* (справка № 4/1255-2976 от 28 декабря 2020 года). В результате использование антитермитных средств нового поколения позволило более эффективно сократить численность термитов.

Апробация результатов исследования. Результаты данного исследования обсуждались на 3 международных и 3 республиканских научных конференциях.

Опубликованность результатов исследования. По результатам диссертации всего опубликовано 11 научных работ. Из них 5 статей опубликованы в научных журналах, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией Республики Узбекистан для публикации основных научных результатов, в том числе 4 в республиканских и 1 в зарубежных журналах.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, трёх глав, выводов, списка использованных работ. Объем диссертации 105 страниц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Во введении обоснованы актуальность и востребованность проведённого исследования, цель и задачи исследования, охарактеризованы объект и предмет исследования, показано соответствие исследования приоритетным направлениям развития науки и технологии Республики Узбекистан, изложены научная новизна и практические результаты исследования, раскрыта научная и практическая значимость результатов, приведены внедрение результатов исследования в практику, сведения по опубликованным работам и структуре диссертации.

В первой главе диссертации, названной **«Современные данные о морфофункциональных и биоритмологических особенностях термитов»** на основе современной литературы широко освещены сведения о морфофизиологических и этологических особенностях, дыхании термитов, пластическом и энергетическом обмене, функциональных свойствах сенсорной системы, фоторецепторах насекомых, структурных и функциональных особенностях родопсина, о биоритмах и их влиянии на организм.

Во второй главе диссертации, озаглавленной **«Классические и современные методы, используемые для определения некоторых функциональных показателей термитов»**, описаны место естественных наблюдений и экспериментальных исследований, методы наблюдения этологических особенностей, сбора, транспортировки и хранения термитов, методы определения их жизнеспособности, состава тела, газообмена (O_2 и

CO₂) и методы определения энергообмена, электрофизиологические, электронномикроскопические методы, используемые для изучения фоторецепции; методы выделения совокупности РНК из глаз термитов, обратной транскрипции и проведения ПЦР, методов определения циркадианных ритмов зрительных и обонятельных реакций и методы статистической обработки полученных результатов.

Третья глава, названная «**Биоритмы некоторых функциональных показателей термитов *A. ahngerianus***», посвящена исследованию поведения и жизнеспособности термитов, содержания основных пластических и энергетических веществ у термитов различного возраста и каст, обмена газов (O₂ и CO₂) и энергии, микроскопических, электрофизиологических и молекулярно-физиологических основ зрительной рецепции у термитов. Кроме того, были исследованы экспрессия фоторецептора - родопсина в продукте ПЦР, последовательность нуклеотидов и аминокислот в гене и белке родопсина соответственно, и также циркадианные ритмы фототаксиса и обонятельной реакции термитов. .

Поведение и жизнеспособность термитов. Наблюдения за термитами в естественных зонах их обитания показало, что поведенческая активность термитов *A. ahngerianus* зависела от их возраста, кастовой принадлежности и периода активности или покоя.



Рис. 1. Камеры с кормом (а) и камеры без корма (б) в гнезде термитов, глиняные лепки на стволе сухого дерева (в)

После диапаузы освободившиеся пищевые камеры (рис.1, а) к концу периода активности (весной) были заполнены сухими листьями, стеблями, семенами трав и кустарников (рис.1, б). Вне гнезда сухие стволы, стебли, сучья кустарников и деревьев, которые также являются своеобразным кормовым запасом термитов, были покрыты лепками (рис.1, в).

Весной (температура воздуха 21-24 °С, температура почвы 14-15°С) термиты в гнезде располагались относительно разбросано в поверхностных слоях его, на глубине 10–20 см. За пределами гнезда движущие рабочие среднего и старшего возраста регистрировались в радиусе 10-50 м, а солдаты в радиусе 0,5 м. некоторые рабочие несли во рту к гнезду кусочки листьев, стеблей и другую подобную пищу. Вне гнезда вокруг сухих одревесневших стеблей, веток, стволов были отмечены глиняные лепки, удлиняющиеся на 5-

7 см в сутки. Весной имаго (репродуктивные особи) встречались в верхних слоях гнезд, а после дождя их можно было увидеть на поверхности почвы расстоянии 5–15 м от гнезда. Репродуктивные особи на поверхности почвы были в поисках пары, образовавшиеся же пары начинали копать почву и углубляться в неё для создания нового гнезда и новой семьи.

В период покоя (температура воздуха 35-37°C, температура поверхности почвы 20-22°C), скопления неподвижных термитов были отмечены на глубине 50-60 см, что позволяло им перенести летнюю засуху и жару. Изредка только в ночное время, на поверхности земли на расстоянии 1-2 м от гнезда можно было увидеть несколько рабочих термитов. Прирост глиняных лепок вокруг стволов и стеблей составлял 1,0-1,5 см в сутки.

В период покоя солдаты были отмечены в средних и глубоких слоях гнезда, а репродуктивные особи не встречались вовсе.

В период физиологической активности и покоя была сопоставлена жизнеспособность термитов (табл.1). Оказалось, что на 10-й день наблюдения в лабораторных условиях (температура 18-20°C, влажность 60%), выживаемость термитов весной по сравнению с летом в 6,0; 2,2; 3,3 и 10,8 раз была выше для младших, средних, старших рабочих и солдат соответственно.

Таблица 1

Выживаемость рабочих и солдат термитов в периоды активности и покоя (%) (M ± m; n = 10)

Термиты	Период		Дни наблюдения			
			5	10	15	20
Младшие рабочие	А	100,0±0,0	79,6±5,6	74,5±5,1	57,2±4,0	44,1±3,1
	П		70,4 ±4,9	12,1±0,8	5,2±0,4	0
	P >0,5		P <0,001	P <0,001		
Средние Рабочие	А		98,7±6,9	92,4±6,5	85,3±6,0	76,2±5,3
	П		70,4 ±4,9	12,1± 0,8	5,2±0,4	0
	P >0,1		P <0,001	P <0,001		
Старшие рабочие	А		75,4±5,3	63,2 ±4,4	52,1±3,6	35,8±2,5
	П		56,2±3,9	19,4±1,4	8,2±0,6	0
	P <0,01	P <0,001	P <0,001			
Солдаты	А	80,3±5,6	56,2 ±3,9	1,3±0,3	0	
	П	44,1±3,1	5,2±0,4	0	0	
	P <0,001	P <0,001				

Примечание: периоды: А – активности, П - покоя

Таким образом, в активный период большинство термитов в сообществе обитают в верхних слоях гнезд и на поверхности почвы, а в период покоя практически всё сообщество образует агрегаты в глубине гнезда. Т.е. в период активности превалировала горизонтальная миграция термитов, а в период покоя – вертикальная. В активный период по сравнению с периодом покоя кастовые обязанности и жизнеспособность термитов более выражены. *Масса и состав тела термитов.* В периоды физиологической активности и

физиологического покоя были определены живая и сухая масса термитов, содержание воды, белков, углеводов и жиров в организме (табл 2).

В период покоя живая масса у рабочих младшего, среднего и старшего возраста уменьшилась на 12,8%; 10,5% и 10,8% соответственно по сравнению с периодом активности. У солдат сезонных изменений не наблюдалось. Сухая масса тела также уменьшалась летом у младших, средних, старших рабочих и солдат на 24,2%, 24,3%, 22,8% и 18,6% соответственно по сравнению с весной.

По мере роста и развития термитов содержание воды в организме уменьшалось, однако заметных различий в содержании воды в период активности и покоя обнаружено не было.

Таблица 2

Содержание белков, углеводов и липидов в организме термитов в периоды активности и покоя ($M \pm m$; $n = 5$)

Термиты	Период	Живая масса (мг)	Сухая масса (мг)	Вода (мг/г)	Белки (мг/г)	Углеводы (мг/г)	Липиды (мг/г)
Младшие рабочие	А	8,7±0,2	1,8±0,0	6,9±0,1	138,3±3,2	43,1±1,9	36,9±1,0
	П	7,5±0,1 P <0,001	1,3±0,0 P <0,001	6,2±0,4 P >0,1	120,6±0,1 P <0,01	32,8±0,2 P <0,01	25,9±0,9 P <0,01
Средние рабочие	А	14,5±0,2	3,4±0,1	11,1±0,4	142,5±1,0	60,0±1,0	38,2±0,9
	П	13,1±0,2 P <0,001	2,5±0,1 P <0,001	10,5±0,3 P >0,1	60,03±1,0 P <0,001	46,1±1,2 P <0,001	25,3±1,1 P <0,001
Старшие рабочие	А	19,7±0,2	4,8±0,1	14,8±0,3	149,5±3,4	57,5±0,6	44,6±0,9
	П	17,4±0,2 P <0,001	3,7±0,1 P <0,001	13,7±0,3 P >0,1	134,6±0,1 P <0,01	38,4±0,9 P <0,001	26,3±0,6 P <0,001
Солдаты	А	15,0±0,2	3,9±0,1	11,1±0,1	158,8±0,8	64,8±1,1	37,8±0,4
	П	14,4±0,1 P <0,001	3,1±0,1 P <0,001	11,3±0,2 P >0,1	133,2±0,9 P <0,001	51,3±2,0 P <0,01	26,7±0,5 P <0,001
Имаго	А	52,6±0,7	20,4±0,4	32,2±0,5	208,3±3,4	80,9±2,5	104,3±2,8
	П	-	-	-	-	-	-

Примечание: периоды: А – активности, П –покоя

В период покоя содержание белка имело тенденцию уменьшения, но это уменьшение было статистически недостоверным (табл.2). Содержание углеводов в период паузы снизилось на 23,9% у младших рабочих термитов, на 23,2% у средних рабочих термитов, на 22,4% у старших рабочих термитов и на 20,8% у солдат по сравнению с физиологически активным периодом. Количество липидов, основного источника резервной энергии, уменьшилось в период покоя по сравнению с периодом активности на 29,8% у младших рабочих, на 33,8% у средних рабочих, на 41,1% у старших рабочих и на 29,4% у солдат (табл. 2).

При сопоставлении содержания отдельных липидов в периоды покоя и активности было обнаружено, что содержание глицеридов у младших,

средних и старших рабочих и солдат уменьшалось в 2,9; 3,0; 4,1 и 2,6 раз. Т.е. содержание глицеридов уменьшается во всех кастах термитов.

Уровень холестерина также в период активности был статистически достоверно выше во всех возрастах и кастах по сравнению с периодом покоя. Содержание фосфолипидов весной и летом сохранялось на одном уровне (табл. 3).

Таблица 3

Количество различных липидов (мг/г) в организме термитов *A. anggerianus* в активный и период покоя ($M \pm m$; $n = 5$)

Термиты	Период	Глицериды	Холестерин	Фосфолипиды
Младшие рабочие	А	9,8±0,7	0,33±0,03	26,5±2,1
	П	3,4±0,1	0,24±0,04	22,1±2,4
		P <0,001	P <0,001	P >0,1
Средние рабочие	А	10,1±0,4	1,0±0,09	27,1±2,6
	П	2,3±0,3	0,64±0,03	22,6±2,9
		P <0,001	P <0,001	P >0,1
Старшие рабочие	А	11,2±0,6	1,10±0,07	32,3±2,7
	П	2,7±0,3	0,52±0,02	25,1±2,9
		P <0,001	P <0,001	P >0,05
Солдаты	А	6,9±0,3	0,80±0,12	28,3,1±2,2
	П	2,7±0,3	0,44±0,03	28,1±2,5
		P <0,001	P <0,001	P >0,1
Имаго	А	25,8±0,5	3,8±0,06	72,8±1,31
	П	-	--	-

Примечание: периоды: А – активности, П – покоя

Таким образом, у термитов *A. ahngerianus* содержание основных энергетических и пластических веществ закономерно изменяется в периоды активности и покоя. В период диапаузы во всех возрастах и кастах имеет место тенденция уменьшения содержания углеводов, глицеридов и холестерина. Содержание воды, белков и фосфолипидов сохняется на одном уровне

Обмен газов (O₂ и CO₂) и энергии. Для сопоставления энергозатрат термитов в период активности и покоя определяли количество поглощённого O₂ и выделенного CO₂, коэффициент дыхания, калорийный эквивалент O₂, и энергозатраты по отношению к массе тела термитов (табл. 4).

Объем поглощенного O₂ и выделенного CO₂ в период физиологической активности по сравнению с периодом физиологического покоя оказался статистически значимо выше у всех каст и возрастов термитов.

Коэффициент дыхания также у всех каст термитов в период активности был выше, чем в период покоя. Весной коэффициент дыхания был наиболее высоким у старших рабочих, а летом - у старших и средних рабочих. Следовательно, у рабочих старшего и среднего возраста основным энергетическим субстратом служат углеводы, а у других каст, участие жиров и белков в энергообеспечении проявляется больше.

Количество кислорода, затрачиваемое на окисление 1 г субстрата (белки,

углеводы, жиры), т.е. калорический эквивалент O_2 у всех групп термитов, был однозначным в периоды активности и покоя.

Таблица 4

Газообмен и энергозатраты термитов в периоды активности и покоя
($M \pm m$; $n=5$)

Термиты	Период	O_2 (мкл ч/мг)	CO_2 (мкл/ч/мг)	КД ($26,2 C^0$) ($10,4 C^0$)	Калорический эквивалент O_2 (мкл)	Потребление энергии (кал/соат)
Младшие рабочие	А	$2,26 \pm 0,12$	$1,83 \pm 0,09$	$0,8 \pm 0,0$	$4,8 \pm 0,2$	$10,9 \pm 0,5$
	П	$1,76 \pm 0,08$	$1,24 \pm 0,09$	$0,7 \pm 0,0$	$4,7 \pm 0,2$	$8,2 \pm 0,3$
		$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P > 0,5$	$P < 0,001$
Средние рабочие	А	$1,23 \pm 0,04$	$1,17 \pm 0,11$	$0,9 \pm 0,1$	$4,9 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,2$
	П	$0,76 \pm 0,13$	$0,65 \pm 0,05$	$0,8 \pm 0,0$	$4,9 \pm 0,3$	$3,6 \pm 0,5$
		$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P < 0,01$	$P > 0,5$	$P < 0,001$
Старшие рабочие	А	$0,84 \pm 0,04$	$0,86 \pm 0,03$	$1,0 \pm 0,0$	$5,0 \pm 0,2$	$3,9 \pm 0,3$
	П	$0,45 \pm 0,03$	$0,38 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,1$
		$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P > 0,25$	$P < 0,001$
Солдаты	А	$0,53 \pm 0,02$	$0,42 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,1$	$2,5 \pm 0,1$
	П	$0,26 \pm 0,03$	$0,17 \pm 0,06$	$0,6 \pm 0,1$	$4,7 \pm 0,3$	$1,2 \pm 0,0$
		$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P > 0,5$	$P < 0,001$
Имаго	А	$0,16 \pm 0,01$	$0,10 \pm 0,01$	$0,74 \pm 0,0$	$4,7 \pm 0,2$	$4,7 \pm 0,0$
		-	-	-	-	-

Примечание: периоды: А – активности, П –покоя

Заметные различия в затрате энергии у всех возрастов и каст термитов также были отмечены в период активности и период покоя. Весной по сравнению с летом количество затраченной энергии у младших рабочих было в 1,3 раза, у средних рабочих в 1,7 раз, у старших рабочих в 1,8 раз и у солдат в 2,1 раза больше, чем летом. При этом выявлено, что количество поглощенного O_2 , то есть интенсивность обмена энергии, обратно пропорционально массе тела термитов (рис. 2).

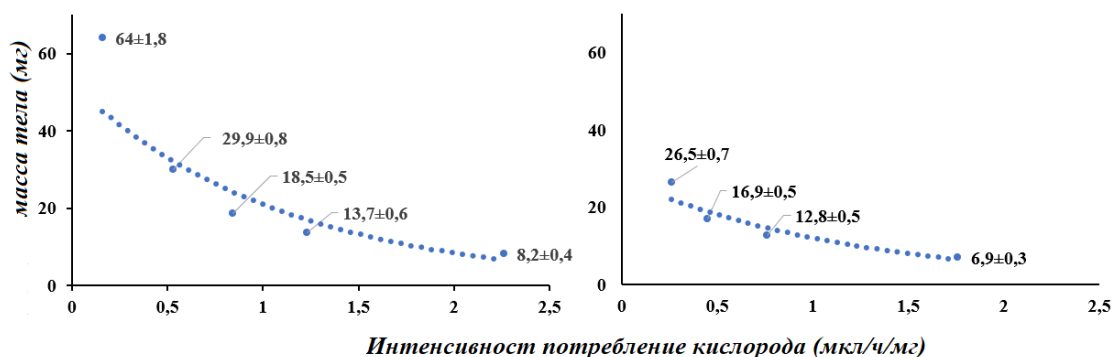


Рис. 2. Скорость потребления O_2 в периоды активности и покоя ($M \pm m$; $n = 5$)

Следовательно, в период активности и в период покоя интенсивность потребления O_2 , т.е. расход энергии термитами, обратно пропорционален увеличению массы тела. Однако весной энергозатраты термитов во всех

кастах выше, чем летом.

Таким образом, у термитов интенсивность потребляемого кислорода обратно пропорциональна массе тела в периоды как физиологической активности, так и физиологического покоя. Однако затраты энергии весной выше, чем летом во всех кастах термитов.

Микроскопический, молекулярный и электрофизиологический анализ зрительного восприятия. Соответственно результатам стереомикроскопического анализа, сложные фасеточные глаза термитов расположены во фронтальной области в боковой части головной капсулы и имеют различную форму и размеры.

По результатам анализа программы ImageJ, количество омматидий и периметр сложных глаз у различных каст термитов неоднозначно. У рабочих периметр глаз был в 1,8 раза больше, а количество омматидий в 1,2 раза больше, чем у солдат. Обнаружено, что периметр глаз нимф в 1,9 раза, а количество омматидиев - в 3,1 раза больше, чем у рабочих. Имаго имели самые большие сложные глаза, в которых количество омматидий превосходило над всеми другими кастами (рис. 3).

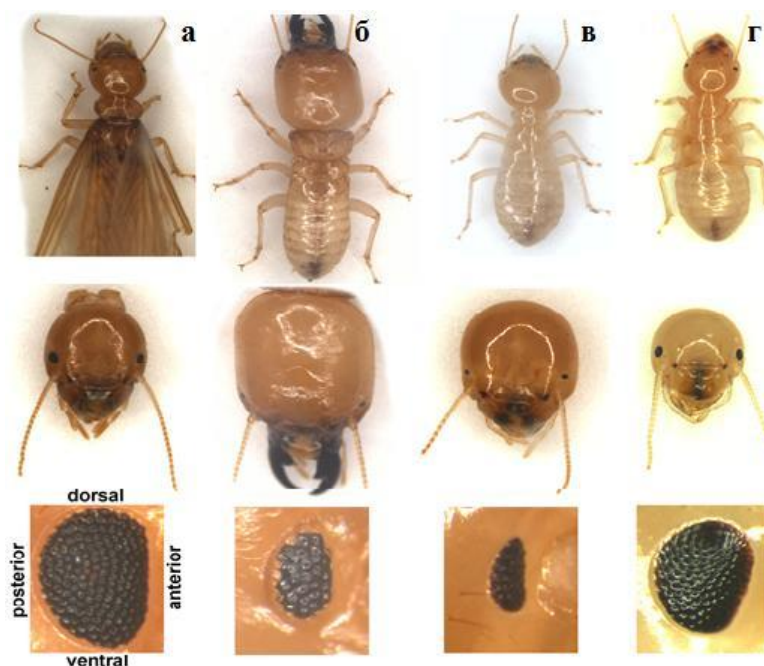


Рис. 3. Головная капсула и глаза различных каст термитов *A. ahngerianus* (стереомикроскоп Leica MZ16 F с камерой Leica DFC420 C). а-имаго, б-солдат; в - рабочий г - нимфа. Первый ряд - термиты разных каст (x20), второй ряд - головные капсулы термитов (x35), третий ряд – глаза термитов (x150)

Анализ кривой электрических потенциалов зарегистрированных с глаз термитов показал, что волны электроретинограммы у всех каст имеют вид однофазного отрицательного отклонения потенциала, наблюдаемого при освещении омматидий. Однако степень отклонения потенциала для различных каст была специфической и наиболее выраженной у репродуктивных особей и самой слабой у рабочих (рис.4).

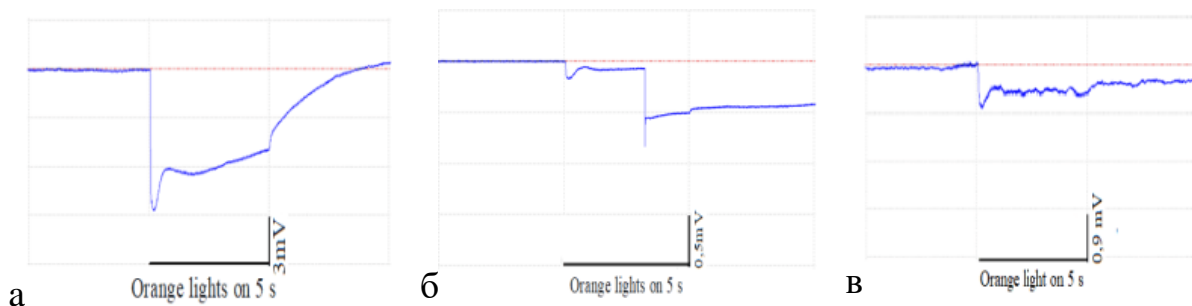


Рис.4. Электроретинограмма а-имаго, б - нимф и в –рабочих термитов *A. ahngerianus*

Для определения спектральной чувствительности термитов на глаза нимфы воздействовали лучами света с различной длиной волны.

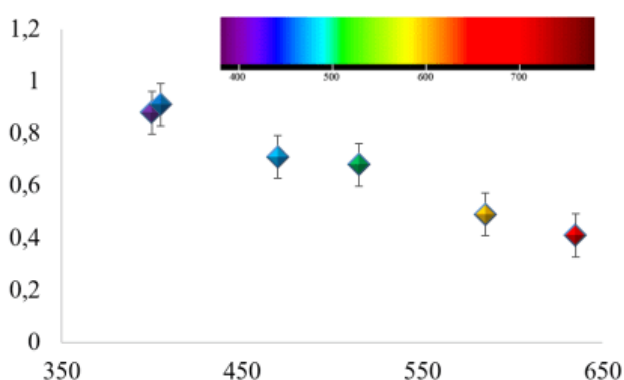


Рис. 5. Спектральная чувствительность фоторецепторов термитов (нимф) *A. ahngerianus* ($M \pm m$)

По оси абсцисс - длина волны световых лучей (нм); по оси ординат - спектральная чувствительность (мВ)

Результаты показали, что чувствительность к длине волны 405 нм (синий цвет) для глаза нимфы составляла 0,91 мВ, для световой волны длиной 400 нм (фиолетовый цвет) - 0,88 мВ, при длине 470 нм (голубой цвет) - 0,71 мВ, при длине волны 515 нм (зеленый цвет) - 0,68 мВ, при длине волны 584 нм (желтый цвет) - 0,49 мВ; при длине волны 635 (красный цвет) - 0,41 мВ (рис. 5). Следовательно, реакции на голубой, синий и фиолетовый цвета обусловлена возбуждением рецептора R1-6, экспрессирующего родопсин Rh1, в то время как реакция на зеленый цвет обусловлена возбуждением клеток R7 и R8, экспрессирующих родопсин Rh3-6 (Helfrich-Förster, 2019).

Для определения нуклеотидной последовательности гена родопсина агрегатная РНК была выделена из головы термитов, кДНК были получены с использованием реакции обратной транскрипции и была проведена ПЦР-амплификация. В результате получился фрагмент, состоящий из 581 пары нуклеотидов (Рис. 7). Продукт ПЦР клонировали в вектор pCR2.1-ТОРО (рис. 6 и 7).

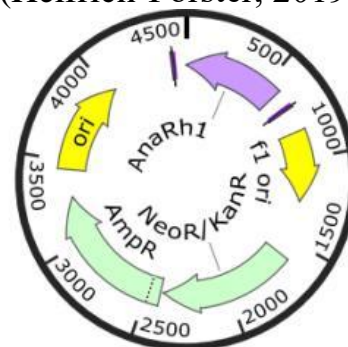


Рис.6. pCR2.1-TOPO_AnaRh1-clone

На следующих этапах нашей работы была подготовлена и проанализирована ДНК из разных клонов, по результатам анализа правильно

сцепились только 1, 6, 7, 8 и 11 клонов. Эти клоны захватывают открытую рамку считывания, которая правильно кодирует белок родопсин, в то время как остальные указывают, что рамка считывания нарушена (рис. 8).

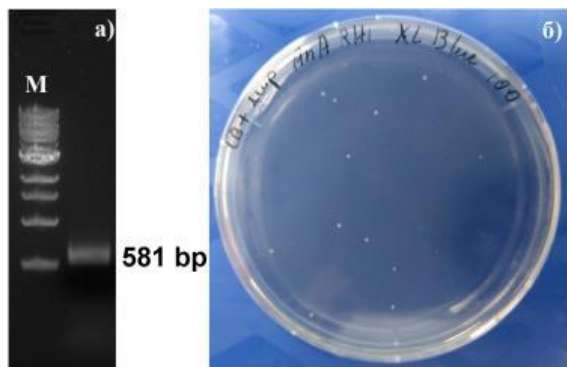


Рис. 7. ПЦР-продукт *A. ahngerianus rhodopsin* у пожилых работников.

а) М-маркер 500 п.н. - пара оснований - нуклеотид, электрофорез в 2% агарозном геле, б) родопсин-содержащая колония бактерий pCR2.1-TOPO-vector

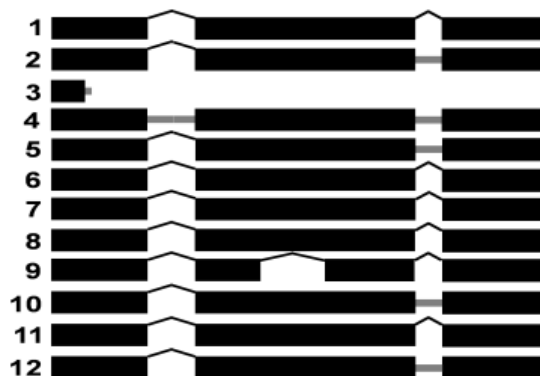


Рис. 8. Различные клоны получены с помощью ПЦР-амплификации кДНК.

■ экзоны, ■ интроны, ^ сплайсинг

Нуклеотидную последовательность очищенного продукта ПЦР определяли по методу Сенгера. Результаты были сопоставлены с международной базой данных NCBI и подтвердили, что это был ген родопсина. Затем нуклеотидная последовательность гена родопсина была помещена в международную базу данных NCBI (GenBank MK840977).

Далее был проведен сравнительный филогенетический анализ белка родопсина (AnaRh1) термитов *A. ahngerianus*, распространенных в Узбекистане. В результате было обнаружено, что нуклеотидная последовательность гена родопсина имеет высокий процент сходства с 11 видами термитов. Из них у термита *Zootermopsis nevadensis*, распространенного в Североамериканском регионе ген родопсина оказался схожим на 93%, то есть 539 нуклеотидов из 581 были идентичными. У термитов *Cryptotermes secundus* (распространен в Соединенных Штатах, Африке, Европе и Австралии) ген родопсина оказался схожим на 91% (рис. 9).

После преобразования полученной нуклеотидной последовательности в аминокислотную последовательность с помощью Fly Base-программы аминокислотная последовательность полученного белка была сопоставлена со сведениями в базе данных NCBI. Сравнительный анализ показал, что полученный белок, действительно являлся родопсином. Аминокислотная последовательность белка родопсина *A. Ahngerianus* также была помещена в базу данных NCBI (GenBank. QCX08940.1).

Аминокислотная последовательность родопсина *A. ahngerianus* была аналогична на 94% аминокислотной последовательности родопсина термита *Z. Nevadensis*, т.е. 182 из 194 аминокислот были схожими и 11 отличались (табл.5).

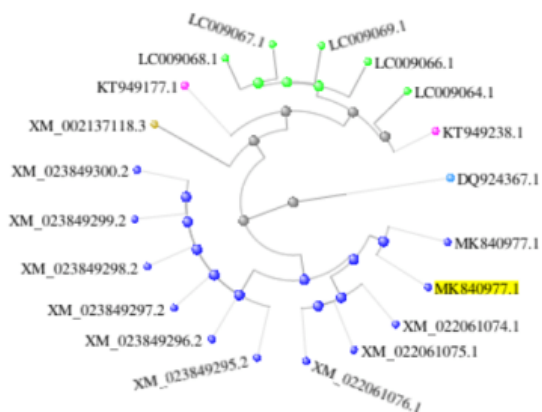


Рис. 9. Филогенетический анализ гена AnaRh1 *A. ahngerianus* у термитов

Из них 6 аминокислот отличались радикально и могли повлиять на процесс фолдинга, активность и функцию белка.

Остальные 5 - на эти процессы влияния могут не оказывать. Таким образом, у различных каст термитов *A. ahngerianus* размеры глаза, количество омматидиев и амплитуда электроретинограммы специфичны и наиболее хорошо выражены у имаго, а наимее всего проявляются у солдат.

Таблица 5

Сравнительный анализ аминокислотной последовательности родопсина у термитов *A. ahngerianus* и *Z. nevadensis*

№	<i>A. ahngerianus</i>	<i>Z. nevadensis</i>	Место изменения аминокислоты, начиная с метионина
1	S-serine	T- Threonine	1 +
2	S-serine	C- Cysteine	33 *
3	Y- Tyrosine	F-Phenylalanine	43 +
4	A-Alanine	V-Valine	260 *
5	F-Фенилаланин	L-Leucine	292 *
6	G-Glycine	A-Alanine	296 *
7	I-Isoleucine	V-Valine	299 +
8	M-Methionine	I-Isoleucine	303 *
9	T-Theonine	N-Asparagine	330 *
10	V-Valine	I-Isoleucine	341 +
p11	R-Arginine	K-Lysine	373 +

Примечание: * - изменение аминокислот может оказывать влияние на активность фолдинг и функцию белка.

+ - изменение аминокислот не оказывает влияние на активность, фолдинг и функцию белка (заключения на основе данных NCBI).

Согласно данным молекулярного анализа ген и белок родопсина, участвующего в зрительной рецепции, во многом аналогичен таковому у других видов термитов.

Биоритмы фототаксной и ольфакторной реакций. Как видно из рисунка 10, как в период физиологической активности, так и период покоя реакция фототаксиса максимальна в 00.00 ночи и минимальна в 12.00 днём. В период активности по сравнению с периодом покоя во все временные точки амплитуда колебаний реакции фототаксиса была почти в 2 раза выше. Такая же тенденция проявлялась и в период эстивации, однако она была менее выражена. Возрастные различия циркадианных ритмов имели место как в период активности, так и в период эстивации. Обонятельная чувствительность у

термитов осуществляется при помощи ольфакторных сенсилл, расположенных на поверхности антенн (рис. 11).

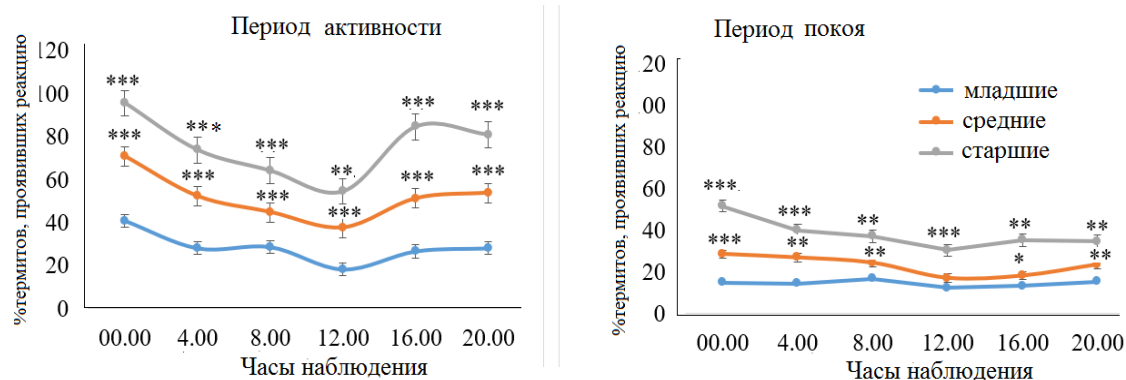


Рис. 10. Циркадианные ритмы фототаксиса рабочих термитов в периоды активности и покоя ($M \pm m$; $n = 5$. * $P < 0,05$; ** - $R < 0,01$; * - $< 0,001$).**

Связывание летучих веществ с нервными окончаниями сенсилл вызывает хемосенсорную чувствительность. (De Palo et al., 2013).



Рис. 11. Антенны и ольфакторные сенсиллы имаго термитов. *A. ahngerianus*. Микроскоп (NeoScope JCM-5000; Nikon, Токио, Япония) а) x 40; б) x 200; в) x 220.

Так как в физиологический неактивный период, летом, обонятельная реакция на экстракт стернальных желез у термитов не регистрировалась, исследования ольфакторной реакции проводили только в период активности, т.е. весной. Согласно полученным данным, реакция термитов на экстракт стернальных желез наиболее была выраженной утром (8.00), вечером (20.00) и в полночь (00.00) и слабее всего она была днем, в 16.00. У рабочих термитов младшего и среднего возраста реакция на запах экстракта стернальных желез была приблизительно одинаковой, а у старших рабочих термитов амплитуда циркадианных ритмов ольфакторной реакции оказалась более выраженной (рис.12). Следовательно, у термитов проявляются циркадианные ритмы зрительной и обонятельной чувствительности, которые более выражены в период активности по сравнению с периодом покоя. Таким образом, полученные данные показывают, что у термитов *A. Ahngerianus* функциональные биоритмы выражены в поведении, пластическом и энергетическом обмене, дыхании, фото- и хемочувствительности.

Увеличение выраженности функциональных биоритмов по мере роста и дифференциации термитов показывает их адаптивное значение.

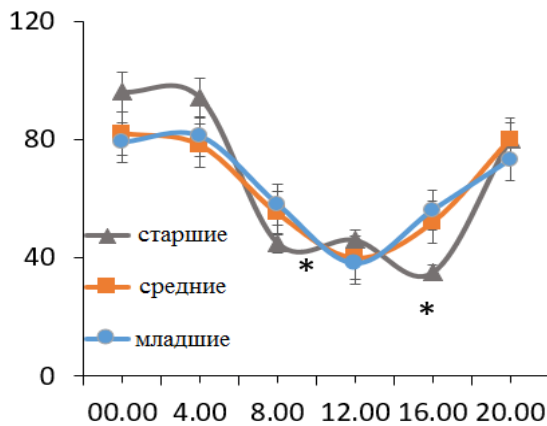


Рис. 12. Реакция на запах экстракта стернальных желез у рабочих термитов ($M \pm m$, при $n = 5$)

По оси абсцисс - % термитов, проявивших положительную реакцию, по оси ординат - время наблюдения (ч). * - $P < 0,05$.

Наличие таких ритмов надёжно защищает насекомое от неблагоприятных условий внешней среды и повышает функциональную активность термитов при благоприятных условиях для жизнедеятельности. Адаптивные особенности биоритмов могут послужить основой для создания альтернативных экологически приемлемых мер контроля термитов.

ВЫВОДЫ

1. В период физиологической активности у термитов выявлена горизонтальная миграция, выражающаяся в поведенческой активности на поверхности почвы и в верхних слоях гнезда, а в период покоя имеет место вертикальная миграция проявляющиеся в резком уменьшении двигательной активности и агрегация сообщества в глубоких слоях гнезда.
2. Доказано, что в период активности по сравнению с периодом покоя у всех каст и возрастов термитов повышены масса тела содержание белка, углеводов, глицеридов и холестерина на фоне неизменного содержания воды, белков и фосфолипидов.
3. В периоды активности по сравнению с периодом покоя у различных каст термитов повышаются эффективность газообмена, энергозатрат, а также величина дыхательного коэффициента. Потребление O_2 оказалось обратно пропорциональным массе тела, а дыхательный коэффициент был наиболее высоким у старших рабочих.
4. Количество омматидиев в сложном глазу, амплитуда электроретинограммы, экспрессия гена родопсина, способность различать цвета показывают, что у термитов развита зрительная чувствительность. Доказано последовательное уменьшение зрительной способности в ряду имаго-рабочие-солдаты.
5. Выявлено наличие циркадианных ритмов у рабочих всех возрастов в реакции на свет и запах. Амплитуда колебаний циркадианных ритмов более проявлялась у старших рабочих, по сравнению со средними и младшими. Доказано, что фото- и хемочувствительность более выражены ночью, чем днем.

**SCIENTIFIC COUNCIL FOR AWARDING SCIENTIFIC DEGREES
DSc.03/30.12.2019.B.01.13 AT THE INSTITUTE OF BIOPHYSICS AND
BIOCHEMISTRY OF THE NATIONAL UNIVERSITY OF UZBEKISTAN**

NATIONAL UNIVERSITY OF UZBEKISTAN

MIRZAJONOVA GULCHIROY SOLIJONOVNA

**BIORHYTHMS OF SOME FUNCTIONAL PARAMETS IN TERMITES OF
THE SPECIES *ANACANTHOTERMES AHNGERIANUS* JACOBS**

03.00.08 –Human and animal physiology

**DISSERTATION ABSTRACT
OF THE DOCTOR OF PHILOSOPHY (PhD) OF BIOLOGICAL SCIENCES**

Tashkent – 2021

The title the dissertation of PhD has been registered with number B2018.1.PhD/B149 at the Supreme Attestation Commission of the Cabinet of Ministers of the Republic of Uzbekistan.

The dissertation has been carried out prepared at the National University of Uzbekistan.

The abstract of the dissertation is posted in three languages (Uzbek, Russian and English RESUME)) on the webpage of the Scientific Council www.ibb-nuu.uz on the website of «ZiyoNet» information–educational portal (www.ziynet.uz)

Scientific supervisor:

Kuchkarova Lyubov Salijanovna
doctor of biological sciences, professor

Official opponents:

Shakhmurova Gulnara Abdullaevna
doctor of biological sciences, professor

Qurbanov Abdulaziz Shaniyazovich
doctor of philosophy on biological sciences

Leading organization:

Samarkand State University

The defense of the dissertation will take place on march 2021 year 24 at the meeting of the Scientific Council DSc.03/30.12. 2019.B.01.13 scientific degrees at the Institute of biophysics and biochemistry at the National University of Uzbekistan at the following Address: 100174, Tashkent city, Almazar district, Students town, University st., 174. Phone: 262–68–96.

The dissertation has been registered at the Information Resource Centre of the Institute of biophysics and biochemistry National University of Uzbekistan (registration number №25). Address: 100174, Tashkent city, Almazar district, Students town, University st., 174. Phone: 262-68-96, E-mail: ibb-nuu@mail.ru; mamurjon2281@mail.ru

The abstract of the dissertation has been distributed on «9» march 2021
(Protocol at the register № 1 dated «9» march 2021)



Sabirov Ravshan Zairovich
Chairman of scientific degrees awarding
of the scientific council, D.B.Sc., academician

Pozilov Mamurjon Komiljonovich
Scientific secretary of scientific degrees awarding
of the scientific council, D.B.Sc.

Axmedjanov Iskandar Gulyamovich
Chairman of the seminar of scientific degrees
awarding of the scientific council, D.B.Sc., professor

INTRODUCTION (PhD thesis abstract)

The aim of the research work. To determine some functional indicators and biorhythms in termites *A. ahngerianus* in their active and passive period.

The object of the research work: selected termites of *A. Ahngerianus*, minor, middle, major workers, soldiers and adults, body weight, proteins, carbohydrates and fats (triglycerides, cholesterol, phospholipids), O₂ and CO₂, ommatidia, RNA, cDNA, molecular structure of protein and rhodopsin gene.

The scientific novelty of the research work is as follows:

the survival rate of *A. ahngerianus* termites was revealed, the content of proteins, carbohydrates, lipids in the body during the periods of activity and passive was determined;

gas exchange (O₂ and CO₂) and energy exchange in termites during periods of activity and passive have been determined;

a molecular physiological study of the visual receptor was carried out and the visual ability of termites was proved;

revealed circadian rhythms of phototaxis and olfactory reactions of termites.

Implementation of the research results: Based on the study of biorhythms of some functional indicators of *A. Ahngerianus*:

approved methodological recommendations "Recommendations on the system of prevention and control of termites" (Certificate from the Ministry of Emergency Situations of the Republic of Uzbekistan No. 2.2.32-1334 dated December 24, 2020). As a result, the efficiency of the system for protecting the population and territories from possible emergencies related to the spread and damage of structures by termites was increased;

The nucleotide sequence of the rhodopsin gene underlying phototransduction has been placed in the NCBI international database (GenBank, USA) (MK 840977). (Reference from the University of Hogenheim (Germany) dated November 17, 2020). As a result, it became possible to determine the specificity of the rhodopsin gene and protein in photoreceptors in *A. ahngerianus* termites widespread in Uzbekistan and to compare the results of the sequence with similar data (rhodopsin gene and protein) in research centers in different regions of the world;

The features of functional biorhythms and survival of termites during the physiologically active and resting periods were used in the new project PZ-20170927149 "Development of anti-termite feed and methods of control" against *Anacanthotermes* termites (reference No. 4 / 1255-2976 dated December 28, 2020). As a result, the use of a new generation of anti-termite agents made it possible to more effectively reduce the number of termites.

The structure and scope of the dissertation. The dissertation consists of an introduction, three chapters, conclusions, a list of used literature. The volume of the dissertation 105 pages.

ЭЪЛОН КИЛИНГАН ИШЛАР РЎЙХАТИ
СПИСОК О ПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ
LIST OF PUBLISHED WORKS

I бўлим (I часть; I part)

1. Кучкарова Л.С., Ҳамраев А.Ш., Мирзажонова Г.С. Сезонная динамика содержания углеводов у термитов различных каст и возрастов рода *Anacanthotermes* // ЎзР ФА Қорақалпоғистон бўлимининг “Ахборотномаси”. Нукус “Илим”. – 2011. – № 4 (225). – Б. 24 – 26. (03.00.00; №10)
2. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Зайнудинов Б.Р. Сезонная динамика содержания воды и липидов у рабочих термитов рода *Anacanthotermes* // ЎзМУ хабарлари. – 2011. Махсус сон. – Б. 166 –167. (03.00.00; №9)
3. Ҳамраев А.Ш., Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Сезонная динамика содержания белков у термитов различных каст и возрастов рода *Anacanthotermes* // ЎзР ФА Қорақалпоғистон бўлимининг “Ахборотномаси”. – 2012. – №1. – Б. 45 – 47. (03.00.00; №10)
4. Кучкарова Л.С., Мирзажонова Г.С., Болтаев М.С. Турли табақадаги *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs тури термитларида энергия алмашинуви жадаллиги // Ўзбекистон Республикаси Фанлар Академиясининг маърузалари. – 2018. – №1. – Б. 82 – 84. (03.00.00; №6)
5. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Состав тела и выживаемость термитов *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs в активные и неактивные фазы жизненного цикла // Журнал Научное обозрение. Биологические науки. – 2020. – № 4. – С.13 –17. (03.00.00; №23)

II бўлим (II часть; Part II)

6. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С., Ҳамраев А.Ш. Сезонная динамика изменения массы тела и содержания воды у термитов рода *Anacanthotermes* // TINBO ахборотномаси. Тошкент. – 2012. – №1. –С. 68 –72.
7. Мирзажонова Г.С., Ҳамраев А.Ш., Кучкарова Л.С. Сезонная динамика изменения массы тела и содержания воды у термитов рода *Anacanthotermes*. «V International Conference devoted to twenty years creation of scientific and technical society of Uzbekistan “Tinbo” The strategy of development of science and technology in XXI century». Тошкент. – 2011. – С. 130 –131.
8. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Зайнудинов Б.Р. Сезонная динамика содержания воды и липидов у рабочих термитов рода *Anacanthotermes*. «Ботаника, биоэкология, ўсимликлар физиологияси ва биокимёси муаммолари. Республика илмий-амалий анжумани». Тошкент. – 2011. – Б. 82.
9. Мирзажонова Г.С., Армин Ҳ., Олаф В., Кучкарова Л.С. *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobs ишчи термитлари кузидаги радопсин

генини клонлаш. «Генетика, геномика ва биотехнологиянинг замонавий муаммолари. Республика илмий анжумани». Тошкент. – 2018. – Б.114 – 115.

10. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Циркадианные сенсорные ритмы термитов *Anacanthotermes ahngerianus Jacobs*. World Science. «IV International Scientific and Practical conference “Methodology of Moderen Reasarche”» Dubai, UAE. – 2018. – № 4 (32). –Vol. 3. – С. 16 –19.

11. Мирзажонова Г.С., Кучкарова Л.С. Возможности применения термитов в птицеводстве в качестве альтернативного прикорма. «World Science: Problems, Prospects and Innovations Abstracts of VI International Scientific and Practical Conference». Toronto, Canada. –2021. – С. 277 – 280.

Автореферат «ЎзМУ хабарлари» журнали таҳририятида таҳрирдан
ўтказилди.

Босишга рухсат этилди: 9.03.2021.
Адади 50 нусха. Бичими 60x84 ¹/₁₆
Босма табағи 2,7. «Time New Roman» гарнитураси.
ООО «АКТИВ PRINT» босмахонасида чоп этилди.
Тошкент, Чилонзор 25, Лутфий 1а.