 © Авторы статьи / Authors of the article

МИКРОБИОЛОГИЯ/MICROBIOLOGY

DOI: https://doi.org/10.60797/jbg.2026.33.10 EDN: QRMVLU

АНТИФАГОВЫЙ ИММУНИТЕТ МЕДЛЕННОРАСТУЩИХ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ РОДА *BRADYRHIZOBIUM*: БИОИНФОРМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ХАРАКТЕРИСТИКА

Научная статья

Матросова А.В.[1], Мунтян В.С.[2], Румянцева М.Л.[3,] *

[2] ORCID : 0000-0002-1979-0853;

[3] ORCID : 0000-0001-5582-6473;

[1, 2, 3] Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Пушкино, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (mroumiantseva[at]yandex.ru)

Предложена: 07.08.2026; Принята: 19.08.2026; Опубликована: 25.09.2026

Аннотация

Клубеньковые бактерии рода *Bradyrhizobium* — важнейшие симбионты бобовых растений, обеспечивающие биологическую фиксацию азота. Получение фагоустойчивых штаммов — один из путей повышения эффективности применения микробиологических препаратов. В настоящей работе проведён биоинформатический анализ распространённости и структурного разнообразия систем антифаговой защиты в 14 полных геномах штаммов представителей разных видов рода *Bradyrhizobium*. Идентифицировано 77 систем антифаговой защиты, которые были отнесены к пяти типам по механизмам действия. Установлено, что 61% систем имеют неизвестный механизм защиты, что открывает перспективы для открытия новых иммунных путей. Выявлены уникальные для рода *Bradyrhizobium* системы абортивной инфекции (Gasdermin, Hachiman_other, PARIS, ретроны XIII подтипа, SEFIR) и системы с неизвестным механизмом (Shango и 6 PDC). Показаны существенные различия между бактериями рода *Bradyrhizobium* и быстрорастущими бактериями рода *Sinorhizobium* по разнообразию подтипов систем врождённого иммунитета, а также сигнальных и абортивных систем. Полученные результаты создают основу для конструирования фагоустойчивых штаммов-инокулянтов и расширяют представления об эволюции антифагового иммунитета у медленнорастущих клубеньковых азотфиксирующих бактерий.

Ключевые слова: Bradyrhizobium sp., Sinorhizobium sp., антифаговый иммунитет.

ANTIPHAGE IMMUNITY IN SLOW-GROWING NODULE-FORMING BACTERIA OF THE *BRADYRHIZOBIUM* GENUS: BIOINFORMATICS ANALYSIS AND CHARACTERISTICS

Research article

Matrosova A.V.[1], Muntyan V.S.[2], Roumiantseva M.L.[3,] *

[2] ORCID : 0000-0002-1979-0853;

[3] ORCID : 0000-0001-5582-6473;

[1, 2, 3] All-Russian Research Institute of Agricultural Microbiology, Pushkin, Russian Federation

* Corresponding author (mroumiantseva[at]yandex.ru)

Suggested: 07.08.2026; Accepted: 19.08.2026; Published: 25.09.2026

Abstract

Nodule-forming bacteria of the *Bradyrhizobium* genus are vital symbionts of leguminous plants, providing biological nitrogen fixation. The development of phage-resistant strains is one way of improving the effectiveness of microbiological drugs. In this research, a bioinformatic analysis was conducted of the prevalence and structural diversity of anti-phage defence systems in 14 complete genomes of strains representing different species of the genus *Bradyrhizobium*. A total of 77 anti-phage defence systems were identified and classified into five types based on their mechanisms of action. It was found that 61% of the systems have an unknown defence mechanism, which opens up prospects for the discovery of new immune pathways. Systems of abortive infection unique to the genus *Bradyrhizobium* (Gasdermin, Hachiman_other, PARIS, subtype XIII retrons, SEFIR) and systems with an unknown mechanism (Shango and 6 PDC). Significant differences have been demonstrated between bacteria of the genus *Bradyrhizobium* and fast-growing bacteria of the genus *Sinorhizobium* in terms of the diversity of subtypes of innate immune systems, as well as signalling and abortive systems. The results obtained provide a basis for the development of phage-resistant inoculant strains and expand our understanding of the evolution of anti-phage immunity in slow-growing nodule-forming nitrogen-fixing bacteria.

Keywords: Bradyrhizobium sp., Sinorhizobium sp., antiphage immunity.

Введение

Клубеньковые бактерии (ризобии) представляют собой агрономически значимую группу почвенных микроорганизмов, объединённых способностью вступать в симбиотические взаимоотношения с растениями семейства Бобовые (*Fabaceae*). В ходе этого взаимодействия ризобии индуцируют формирование корневых клубеньков, внутри которых осуществляется процесс биологической фиксации атмосферного азота с его последующей трансформацией в аммонийные формы, доступные для растений-хозяев [1]. Ризобии, образующие клубеньки на бобовых растениях

 © Авторы статьи / Authors of the article

относятся к четырем разным семействам, в числе которых *Nitrobacteraceae* (ранее *Bradyrhizobiaceae*) и *Rhizobiaceae*, включающие роды *Bradyrhizobium* и *Sinorhizobium*, соответственно. Представители этих родов, формирующие симбиоз с зернобобовыми и кормовыми бобовыми травами, контрастно различаются по жизненным формам — от свободноживущих сапрофитов до эндофитов, облигатных симбионтов и фитопатогенов, а также по микробиологическим и геномным характеристикам [2].

В почвенной среде ризобии постоянно подвергаются инфицированию бактериофагами, что создаёт селективное давление, направленное на выживание бактериальных популяций. Ответом на это давление стало формирование разнообразных молекулярных механизмов антифаговой защиты, подразделяемых на системы врождённого и адаптивного иммунитета [3]. К числу последних относятся CRISPR-Cas-системы, обеспечивающие защиту от повторного инфицирования гомологичными фагами. Среди систем врождённого иммунитета наиболее изучены системы рестрикции-модификации (RM-системы), обеспечивающие быстрый, но неспецифичный ответ на фаговую инфекцию. Важную роль играют токсин-антитоксиновые модули и системы абортивной инфекции (Abi), основанные на программируемой гибели инфицированной клетки, что предотвращает репликацию фага и распространение вирусных частиц в популяции. Кроме того, у бактерий выявлены механизмы химической защиты, включающие продукцию экзополисахаридов и низкомолекулярных ингибиторов, блокирующих прикрепление и проникновение фага, а также сигнальные системы, модулирующие физиологическое состояние клеток в ответ на стресс [4]. В ходе сравнительной геномики у многих бактерий, включая ризобий, идентифицированы антифаговые системы с неизвестным механизмом действия — системы, функция которых требует экспериментальных подтверждений [5]. Несмотря на то, что спектр перечисленных антифаговых иммунных систем наиболее детально охарактеризован для патогенных и модельных грамотрицательных бактерий (*Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Salmonella spp*.), сведения об их распространённости, структурной организации и функциональной активности у симбиотических почвенных бактерий остаются фрагментарными и крайне ограниченными. Изучение взаимодействий в системе «бактерия–бактериофаг» в условиях ризосферы имеет не только фундаментальный интерес для понимания коэволюции систем «защиты-нападения», но и имеет выраженное прикладное значение, поскольку фаговая инфекция является одной из ключевых причин снижения численности и эффективности штаммов-инокулянтов в составе биопрепаратов, что напрямую сказывается на продуктивности сельскохозяйственных культур.

Особый интерес для изучения антифагового потенциала представляет род *Bradyrhizobium* — наиболее крупная и филогенетически разнообразная группа азотфиксирующих симбионтов. Типовым представителем является *Bradyrhizobium diazoefficiens* USDA 110 (ранее *B. japonicum* USDA 110) — классический симбионт сои (*Glycine max*), характеризующийся одной из наиболее крупных бактериальных хромосом (около 9,1 млн п.н.) с высоким содержанием ГЦ-пар (≈64%) и значительной долей уникальных генов (до 23%), что отличает его от геномов представителей родов *Rhizobium* и *Sinorhizobium* [6]. Эти геномные особенности предполагают наличие у брадиризобий широкого спектра систем врождённого иммунитета, однако системный анализ распространённости соответствующих генетических детерминант не проводился.

Цель работы — получение данных о распространенности и разнообразии систем антифаговой защиты у бактерий рода *Bradyrhizobium* с использованием биоинформатических подходов. С этой целью был проведён поиск гомологов антифаговых систем, различающихся по механизмам действия, в полногеномных последовательностях штаммов рода *Bradyrhizobium*, депонированных в международных базах данных. Практическая значимость исследований заключается в формировании базы данных о целевых генах-мишенях, которые могут быть использованы в дальнейшем при конструировании фагоустойчивых штаммов *Bradyrhizobium* методами генетической инженерии и/или направленной селекции.

Методы и принципы исследования

2.1. Объекты исследования

Для биоинформационного анализа были отобраны полногеномные последовательности 117 штаммов клубеньковых бактерий, в числе которых 14 штаммов разных видов рода *Bradyrhizobium* (семейство *Nitrobacteraceae*) и 103 штамма бактерий семейства *Rhizobiaceae* (из них 61 штамм рода *Sinorhizobium*). Выборка штаммов рода *Bradyrhizobium* включала как типовые штаммы, так и природные изоляты, выделенные из разных экологических ниш. Полные геномные последовательности исследуемых штаммов были получены из международных баз данных NCBI GenBank и RefSeq (см. табл. 1).

Таблица 1 - Характеристика штаммов рода *Bradyrhizobium*, использованных в работе

DOI: https://doi.org/10.60797/jbg.2026.33.10.1

Вид	Штамм	Растение-хозяин	Номер в NCBI
B. arachidis	CCBAU 051107	*Arachis hypogaea*, *Lablab purpureus*	GCF_015291705.1
B. betae	PL7HG1	*Beta vulgaris* и *Oryza sativa (*эндофит)	GCF_008932115.1
B. canariense	GAS369	*Lupinus* spp., *Ornithopus* spp., *Leucaena* spp.	GCF_900105125.1
B. commune	BDV5040	*Bossiaea ensata*	GCF_015624505.1
B. daqingense	CCBAU 15774	*Glycine max* и *Vigna* spp.	GCF_021044685.1

 © Авторы статьи / Authors of the article

Вид	Штамм	Растение-хозяин	Номер в NCBI
B. diazoefficiens	USDA 110	*Glycine max* и *Sophora* spp.	GCF_001642675.1
B. guangdongense	CCBAU 51649	*Arachis hypogaea*, *Lablab purpureus*, *Aeschynomene* spp.	GCF_004114975.1
B. guangxiense	CCBAU 53363	*Arachis hypogaea*, *Lablab purpureus*, *Aeschynomene* spp.	GCF_004114915.1
B. icense	LMTR 13	*Phaseolus lunatus*	GCF_001693385.1
B. japonicum	USDA 6	*Glycine max*	GCF_000284375.1
B. oligotrophicum	S58	*Aeschynomene* spp.	GCF_000344805.1
B. paxllaeri	LMTR 21	*Phaseolus lunatus*	GCF_001693515.2
B. zhanjiangense	CCBAU 51778	*Arachis hypogaea*, *Lablab purpureus*, *Vigna radiata*	GCF_004114935.1
B. sp.	ORS 278	*Aeschynomene* spp.	GCF_000026145.1
Всего:			14 штаммов

2.2. Методы исследования

Поиск и анализ наличия генов систем антифаговой защиты клетки, в том числе в полных последовательностях геномов штаммов клубеньковых бактерий проводили с использованием веб-сервера Padloc 2.0.0. [7].

2.3. Статистическая обработка

Графическое и табличное представление данных осуществляли с использованием пакета программ MS Excel 2010. Статистическую обработку данных проводили с применением критерия χ2, полученные значения считали достоверными при P<0,05, а также критерий Стьюдента (t) (программа Past ver. 4.03).

Основные результаты

При анализе геномов всех 117 штаммов была выявлена 161 система антифаговой защиты, которые кодируют 414 элементов данных систем. В полногеномных последовательностях 14 штаммов разных видов рода *Bradyrhizobium* выявлено 77 из 161 системы, тогда как в геномах бактерий семейства *Rhizobiaceae* аналогичных элементов было почти в два раза больше (149). На основании предполагаемого механизма действия 161 система была распределена по пяти функциональным категориям: химическая защита (тип A), сигнальные системы (тип B), системы врождённого иммунитета (тип C), системы абортивной инфекции (тип D), а также системы с неизвестным механизмом защиты (тип X) (см. рис. 1). Полученные выборки достоверно не различались (χ2 = 0,83333; p = 0,65924).

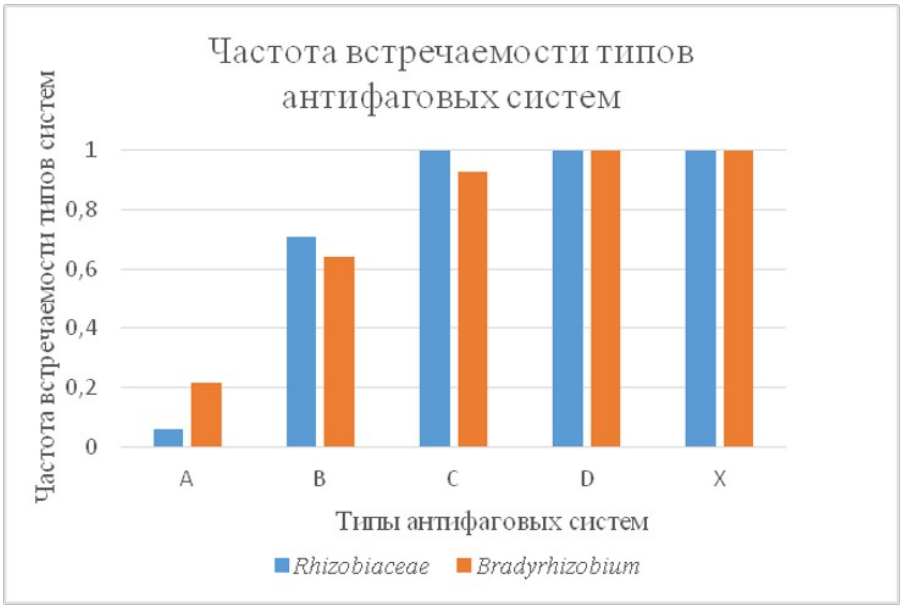

Рисунок 1 - Частота встречаемости типов антифаговых систем защиты в геномах бактерий рода *Bradyrhizobium* и семейства *Rhizobiaceae*

DOI: https://doi.org/10.60797/jbg.2026.33.10.2

Примечание: различия между выборками не достоверны при χ2 = 0,83333; p = 0,65924

 © Авторы статьи / Authors of the article

Установлено, что 65 систем (40%) являются общими для бактерий рода *Bradyrhizobium* и для представителей семейства *Rhizobiaceae*, что указывает на то, что данные системы формируют «базовый набор» антифаговых систем у филогенетически удаленных таксонов. Распределение элементов «базового набора» антифаговых систем у филогенетически удаленных таксонов достоверно не различалось, согласно рассчитанному критерию Стьюдента, P>0,05. Установлено, что 12 систем являются уникальными для *Bradyrhizobium* (8,0%), тогда как более половины выявленных элементов (52,0%) были выявлены только у представителей *Rhizobiaceae* (см. рис. 2). Число выявленных уникальных систем типа A-X у быстрорастущих ризобий семейства *Rhizobiaceae* составляло от 1 до 12, тогда как у медленнорастущих ризобий рода *Bradyrhizobium* уникальные системы были выявлены только для типов D и X, в количестве 5 и 7, соответственно.

Рисунок 2 - Доли антифаговых систем защиты (общие и уникальные) бактерий рода *Bradyrhizobium* и семейства *Rhizobiaceae*

DOI: https://doi.org/10.60797/jbg.2026.33.10.3

Примечание: распределение элементов общих антифаговых систем у Bradyrhizobium и Sinorhizobium достоверно не различалось, согласно рассчитанному критерию Стьюдента, P>0,05

Система абортивной инфекции (тип D) была представлена 14 подтипами, общими для обеих рассматриваемых групп штаммов. Наиболее часто встречались следующие подтипы: dXTPase (1,0), SoFic (0,714) и AbiE (0,643), которые встречались со средней частотой 0,79. К 5-ти специфичным для рода *Bradyrhizobium* относились – Gasdermin, которая участвует в формировании пор в клеточной мембране и индукции программируемой гибели клеток [8], а также системы Hachiman_other, PARIS, представленный Paris_fused, SEFIR и ретроны XIII подтипа, которые встречались у отдельных видов. Наличие этих систем у *Bradyrhizobium* открывает перспективы для их использования при конструировании фагоустойчивых инокулянтных штаммов.

Наиболее представительной была группа систем типа-X, которая включала 40 подсистем, являвшихся общими с бактериями семейства *Rhizobiaceae*. Показано, что 25 систем могут рассматриваться как системы-кандидаты (PDC — putative defense candidates). Среди этих систем наиболее часто встречавшимися были: PDC-S07 и PDC-S40 (1,0), а также PDC-S02 (0,286), PDC-S16 (0,286), PDC-S37 (0,286) и PDC-S51 (0,214). Выявлены системы уникальные для бактерий рода *Bradyrhizobium*: шесть PDC (PDC-M05, PDC-M11, PDC-M50, PDC-S09, PDC-S14, PDC-S71) и система Shango (0,214), которая недавно охарактеризована как система, связанная с токсическими эффектами, влияющими на целостность генома фага и блокирующая его репликацию в клетке хозяина [9] и Функциональная роль систем типа-X требует экспериментальных подтверждений, но уже сейчас эти системы являются кандидатами для изучения новых механизмов антифаговой защиты.

Проведен сравнительный анализ системы антифаговой защиты SoFic (абортивная инфекция) между родами *Bradyrhizobium* и *Sinorhizobium*. Данная система кодируется одним белком, участвующим в переносе АМФ на целевые белки, что приводит к нарушению их функций и последующей гибели клетки [10]. Анализ нуклеотидных последовательностей гена *fic* выявил существенные различия между штаммами рода *Bradyrhizobium* и *Sinorhizobium* как по частоте встречаемости, так и по структурной организации и геномной локализации. Частота встречаемости гена *fic* в геномах *Sinorhizobium* составила 0,85, тогда как у *Bradyrhizobium* этот показатель был значительно ниже (0,59). Число последовательностей у представителей *Bradyrhizobium* варьировало от 1 до 3-х на геном и локализованы они были преимущественно на хромосоме (0,7). Размер последовательностей гена *fic* составил от 806 до 1404 п.н. Подавляющее большинство штаммов рода *Sinorhizobium* имело две копии гена *fic*, которые были локализованы только на плазмидах. Выявленные последовательности также существенно различались по размеру (360 — 1173 п.н.). Степень сходства выявленных последовательностей с референсом варьировала от 79 до 91% при покрытии от 4 до 100 %. Установлено, что последовательности, выявленные у штаммов родов *Bradyrhizobium* и *Sinorhizobium*, либо не имели сходства, либо это были крайне низкие значения (покрытие 3–6%).

 © Авторы статьи / Authors of the article

Таким образом, проведённый сравнительный анализ позволил выявить характерные особенности набора антифаговых систем у бактерий рода *Bradyrhizobium*, отличающие его от представителей рода *Sinorhizobium*. Для *Bradyrhizobium* установлено наличие уникальных систем неизвестного механизма действия и систем абортивной инфекции (Gasdermin, Hachiman_other, PARIS, ретроны XIII подтипа, SEFIR). Вместе с тем анализ одной из общих систем — SoFic, выявил существенные различия между бактериями удаленных таксонов по их локализации в геноме: у бактерий рода *Bradyrhizobium* — преимущественная локализация SoFic на хромосоме, тогда как у бактерий рода *Sinorhizobium* — на плазмидах. Кроме того, сходство нуклеотидных последовательностей гена *fic* у представителей указанных родов фактически отсутствовало. Это может свидетельствовать о нескольких эволюционных сценариях. Во-первых, ген *fic* мог быть приобретён брадиризобиями в ходе древнего горизонтального переноса с последующей длительной адаптивной эволюцией, приведшей к значительной дивергенции [11]. Во-вторых, не исключено, что у бактерий рода *Bradyrhizobium* функцию абортивной инфекции выполняют белки, гомологичные SoFic лишь по структуре активного центра, но существенно различающиеся по первичной последовательности, что показано, например, для многих систем токсин-антитоксин [12]. Наконец, хромосомная локализация гена у *Bradyrhizobium* в отличие от плазмидной у *Sinorhizobium* может указывать на более стабильное закрепление данной системы в геноме медленнорастущих бактерий, тогда как у быстрорастущих ризобий горизонтальный перенос обеспечивает более быструю адаптацию к меняющемуся фаговому прессу.

Обсуждение

Полученные результаты показали, что бактерии рода *Sinorhizobium* характеризуются значительно более разнообразным и многочисленным составом антифаговых систем, в числе которых существенно преобладали системы абортивной инфекции (тип D), а у бактерий рода *Bradyrhizobium* — таковыми являлись системы рестрикции-модификации (тип C), и также системы типа D. Совокупность выявленных различий свидетельствует о существенной дивергенции арсеналов антифаговых иммунных систем защиты между филогенетически удалёнными группами клубеньковых бактерий, что, вероятно, отражает адаптацию их различным экологическим нишам и условиям фагового пресса.

Учитывая высокую долю систем с неизвестным механизмом у *Bradyrhizobium*, можно предположить, что этот род является перспективной моделью для открытия ранее неизвестных путей иммунитета, что согласуется с недавними исследованиями, указывающими на богатство систем иммунных систем не известного назначения у почвенных бактерий [13].

Полученные данные имеют прямое прикладное значение для повышения эффективности биопрепаратов на основе клубеньковых бактерий. Понимание того, какие антифаговые системы являются наиболее распространёнными и консервативными позволяет разрабатывать стратегии скрининга штаммов на наличие этих систем при отборе кандидатов в качестве штаммов-инокулянтов. С другой стороны, знание уникальных систем *Bradyrhizobium* может быть использовано для целенаправленного конструирования штаммов с модулируемой фагоустойчивостью. Учитывая высокую значимость брадиризобий для симбиоза с соей — одной из важнейших сельскохозяйственных культур мирового значения [14], — разработка фагоустойчивых штаммов *Bradyrhizobium* является стратегической задачей биотехнологии микробных удобрений.

Заключение

Таким образом, проведённое исследование впервые дало системное представление об оснащённости медленнорастущих бактерий рода *Bradyrhizobium* системами антифаговой защиты и позволило провести их сравнение с быстрорастущими представителями семейства *Rhizobiaceae*. Выявлены уникальные спектры антифаговых систем брадиризобий, особенно в отношении систем абортивной инфекции и систем с неизвестным механизмом. Полученные результаты указывают на то, что штаммы разных родов имеют различные подходы для защиты от фагов и открывают новые направления для фундаментальных исследований эволюции иммунных систем у симбиотических бактерий и создают основу для биотехнологических разработок в области фагоустойчивых инокулянтов.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания (тема FGEW-2024-0007).

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Funding

The work was carried out with the financial support of the state assignment (topic FGEW-2024-0007).

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Ledermann R. How Rhizobia Adapt to the Nodule Environment / R. Ledermann, C.C.M. Schulte, P.S. Poole // Journal of Bacteriology. — 2021. — 203 (12). — DOI: 10.1128/JB.00539-20.

2. Kuzmanović N. Taxonomy of *Rhizobiaceae* revisited: proposal of a new framework for genus delimitation / N. Kuzmanović, C. Fagorzi, A. Mengoni [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. — 2022. — 72 (3). — DOI: 10.1099/ijsem.0.005243.

 © Авторы статьи / Authors of the article

3. Ibrahim R. Bacterial defense mechanisms against bacteriophages: an evolutionary arms race / R. Ibrahim, J.M. Aranjani // Archives of Microbiology. — 2026. — 208 (5). — DOI: 10.1007/s00203-026-04785-x.

4. Wang X. Defense and anti-defense mechanisms of bacteria and bacteriophages / X. Wang, S. Leptihn // Journal of Zhejiang University. Science. B. — 2024. — 25 (3). — P. 181–196. — DOI: 10.1631/jzus.B2300101.

5. Mordret E. Protein and genomic language models uncover the unexplored diversity of bacterial immunity / E. Mordret, A. Hervé, F. Tesson [et al.] // Science. — 2026. — 392 (6793). — DOI: 10.1126/science.adv8275.

6. Saranraj P. Diversity and evolution of *Bradyrhizobium* communities relating to Soybean cultivation: A review / P. Saranraj, P. Sivasakthivelan, A.R.M. Al-Tawaha [et al.] // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. — 2021. — 788. — DOI: 10.1088/1755-1315/788/1/012208.

7. Payne L.J. PADLOC: a web server for the identification of antiviral defence systems in microbial genomes / L.J. Payne, S. Meaden, M.R. Mestre [et al.] // Nucleic Acids Research. — 2022. — 50 (1). — P. 541–550. — DOI: 10.1093/nar/gkac400.

8. Wein T. CARD domains mediate anti-phage defence in bacterial gasdermin systems / T. Wein, A. Millman, K. Lange [et al.] // Nature. — 2025. — 639 (8055). — P. 727–734. — DOI: 10.1038/s41586-024-08498-3.

9. Millman A. An expanded arsenal of immune systems that protect bacteria from phages / A. Millman, S. Melamed, A. Leavitt [et al.] // Cell Host & Microbe. — 2022. — 30 (11). — P. 1556–1569. — DOI: 10.1016/j.chom.2022.09.017.

10. Wu Z. Structural Insights into the Regulatory Mechanisms of the Toxic Activity of Sofic in Anti-Phage Defense Systems / Z. Wu, G. Chen, L. He [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. — 2025. — 26 (13). — DOI: 10.3390/ijms26136074.

11. Arnold B.J. Horizontal gene transfer and adaptive evolution in bacteria / B.J. Arnold, I.T. Huang, W.P. Hanage // Nature Reviews Microbiology. — 2022. — 20 (4). — P. 206–218. — DOI: 10.1038/s41579-021-00650-4.

12. Boss L. Bacterial Toxin-Antitoxin Systems' Cross-Interactions—Implications for Practical Use in Medicine and Biotechnology / L. Boss, B. Kędzierska // Toxins. — 2023. — 15 (6). — DOI: 10.3390/toxins15060380.

13. Rodriguez-Rodriguez L. Metagenomic selections reveal diverse antiphage defenses in human and environmental microbiomes / L. Rodriguez-Rodriguez, J. Pfister, L. Schuck [et al.] // Cell Host & Microbe. — 2025. — 33 (8). — P. 1381–1395. — DOI: 10.1016/j.chom.2025.07.005.

14. Hamza M. Global Impact of Soybean Production: A Review / M. Hamza, A.W. Basit, I. Shehzadi [et al.] // Asian Journal of Biochemistry, Genetics and Molecular Biology. — 2024. — 16. — P. 12–20. — DOI: 10.9734/ajbgmb/2024/v16i2357.