

Плюсы и минусы влияния ризосферных бактерий на рост и водный обмен растений

*Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Мартыненко Е.В., Абрамов С.Н., Кудоярова Г.Р.

Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение
УФИЦ РАН, Россия, 450054, Уфа, пр. Октября, 69

*E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Резюме

Ризобактерии, стимулирующие рост растений (PGPR), увеличивают размер листьев. Из-за этого растения теряют больше воды, и им необходимо реализовать механизмы, предотвращающие последствия ее возможного дефицита. Исследования выявили разнообразие способов адаптации обработанных бактериями растений к поддержанию водного баланса. Важно понять причины этих отличий, что необходимо для успешного применения бактерий в сельском хозяйстве. В данном мини-обзоре обсуждается влияние PGPR на устьичную проводимость, транспирацию, относительное содержание воды в листьях и их водный потенциал, рост корней и гидравлическую проводимость. Мы оценивали значение этих показателей для поддержания водного баланса, а также для стимуляции роста растений под влиянием инокуляции бактериями. Также анализировалась роль модификаций гормонального баланса под влиянием ростстимулирующих бактерий в регулировании этих процессов. PGPR оказывают различное воздействие на водный баланс растений. Есть сведения как об увеличении, так и об уменьшении устьичной проводимости и относительного содержания воды под влиянием бактерий. Эффективность этих альтернативных реакций обсуждается в контексте доступности почвенной влаги. Реакции растений на PGPR можно классифицировать по следующим признакам: 1) закрытие устьиц и снижение транспирации; 2) увеличение способности поглощать воду, компенсирующее повышенную транспирацию за счет стимуляции роста корней; 3) повышение активности водных каналов в корнях, приводящее к большей гидравлической проводимости; 4) осмотическая адаптация, которая помогает поддерживать тургор листьев при снижении их водного потенциала.

Ключевые слова: PGPR, водный обмен, устьичная проводимость, гидравлическая проводимость, ауксины, цитокинины, этилен, абсцизовая кислота, рост корней, аквапорины

Цитирование: Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Мартыненко Е.В., Абрамов С.Н., Кудоярова Г.Р. Плюсы и минусы влияния ризосферных бактерий на рост и водный обмен растений. *Biomics*. 2026. Т.18(3). С. 269-279. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-20

Авторы, Г.В. Шарипова, Д.С. Веселов, Е.В. Мартыненко, С.Н. Абрамов, Г.Р. Кудоярова

Pros and cons of the influence of rhizosphere bacteria on plant growth and water relations

*Sharipova G.V., Veselov D.S., Martynenko E.V., Abramov S.N., Kudoyarova G.R.

Institute of Biology - Subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Russia, 450054, Ufa, Pr. Oktyabrya, 69

*E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Resume

Plant growth-promoting rhizobacteria increase leaf size. This causes plants to lose more water, requiring them to develop mechanisms to mitigate the effects of possible water deficit. Research has revealed a variety of mechanisms for adapting the water balance of these plants. Understanding the causes of these differences is crucial for the successful application of bacteria in agriculture. This mini-review discusses the effects of PGPR on stomatal conductance, transpiration, relative leaf water content and water potential, root growth, and hydraulic conductivity. We evaluate the importance of these parameters for maintaining water balance and for stimulating plant growth under the influence of bacterial inoculation. We also analyze the role of modifications of hormonal balance influenced by PGPR in regulating these processes. PGPR have varying effects on plant water balance. There is evidence of both increases and decreases in stomatal conductance and relative water content under the influence of bacteria. The effectiveness of these alternative responses is discussed in the context of soil water availability. Plant responses to PGPR can be classified by the following traits: 1) stomatal closure and reduced transpiration; 2) increased water uptake capacity by stimulating root growth to compensate for increased transpiration; 3) increased root water channel activity, leading to greater hydraulic conductivity; and 4) osmotic adaptation, which helps maintain leaf turgor during reduced leaf water content.

Keywords: PGPR, water relations, stomatal conductance, hydraulic conductivity, auxins, cytokinins, ethylene, abscisic acid, root growth, aquaporins

Citation: Sharipova G.V., Veselov D.S., Martynenko E.V., Abramov S.N., Kudoyarova G.R. Pros and cons of the influence of rhizosphere bacteria on plant growth and water relations. *Biomics*. 2026. V.18(3). P. 269-279. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2026-20 (In Russian)

The Authors, G.V. Sharipova, D.S. Veselov, G.R. E.V. Martynenko, S.N. Abramov, G.R. Kudoyarova

Многие бактерии, ассоциированные с растениями, стимулируют их рост. Это свойство объясняют способностью улучшать снабжение растений элементами минерального питания, продуцировать стимулирующие рост фитогормоны, защищать растения от патогенов и неблагоприятных абиотических факторов [Vejan et al., 2016]. Стимуляция роста растений под влиянием бактерий увеличивает площадь листьев, в результате чего они поглощают больше фотонов света, что обеспечивает увеличение нетто-фотосинтеза и повышение продуктивности растений. Благодаря этим свойствам бактерии, стимулирующие рост растений, все шире применяются в сельском хозяйстве [Zhang et al., 2025]. Однако уровень коммерциализации таких препаратов растет медленнее, чем можно было ожидать [Ehinmitan et al., 2024]. С чем это связано? Проблема состоит в недостаточной стабильности и предсказуемости действия бактериальных препаратов [Raish et al., 2025]. Одна из причин нестабильности результатов их применения заключается в том, что мало внимания уделяется влиянию ростостимулирующих бактерий на водный обмен растений. Почему влияние бактерий на водный обмен так важно? Хотя увеличение площади листьев под воздействием бактерий положительно влияет на нетто-фотосинтез, этот ростовой ответ увеличивает испарение воды с поверхности листьев, т.е. транспирацию. Это может привести к снижению

оводненности листьев, а поскольку растения на 90% состоят из воды, и рост их клеток растяжением происходит за счет поглощения воды, отрицательные последствия от уменьшения оводненности растений под влиянием бактерий вполне реальны. Таким образом, побочное действие бактерий на водный обмен растений может нивелировать их потенциальную способность стимулировать рост растений. Как этого избежать? Один из широко известных способов уменьшения транспирационных потерь заключается в снижении устьичной проводимости (g_s) (рисунок 1).

Увеличение площади листьев под влиянием бактерий усиливает потери воды с транспирацией, что снижает оводненность и тормозит рост. Этой реакции противодействует стимуляция накопления осмотически активных веществ под влиянием бактерий, что обеспечивает поддержание тургора и роста. Альтернативный механизм заключается в стимуляции бактериями накопления абсцизовой кислоты (АБК) в листьях, что способствует уменьшению транспирационных потерь и поддержанию оводненности и роста (отрицательный побочный эффект - закрытие устьиц нарушает газообмен и фотосинтез).

Так, действительно в ряде экспериментов было зарегистрировано снижение устьичной проводимости под влиянием отдельных штаммов бактерий, что сопровождалось активацией роста

растений [Cho et al., 2008; Bresson et al., 2013; Barnawal et al., 2017]. Это действие связывают с повышением уровня абсцизовой кислоты (АБК) в листьях инокулированных растений [Cohen et al., 2009; Salomon et al., 2014]. Хорошо известно, что этот гормон растений активирует выброс из устьичных клеток ионов и подавляет их поступление в эти клетки [Munemasa et al., 2015]. В результате устьица закрываются. Способность синтезировать АБК была выявлена у ряда штаммов бактерий. Например, под влиянием азоспирилл у растений кукурузы возрастала

концентрация данного гормона, а устьичная проводимость снижалась [Cohen et al., 2009]. Очевидно, синтезированные бактериями гормоны поступают в растения, поскольку известна способность корней поглощать АБК [Hartung et al., 2002]. Некоторые бактерии также способны влиять на метаболизм АБК, способствуя накоплению этого гормона в растениях. Так бактерии штамма *Bacillus subtilis* ИБ-22 снижали уровень экспрессии гена *HvCYP707A1*, контролирующего деструкцию АБК [Ахтямова и др., (Akhtyamova et al.), 2021].

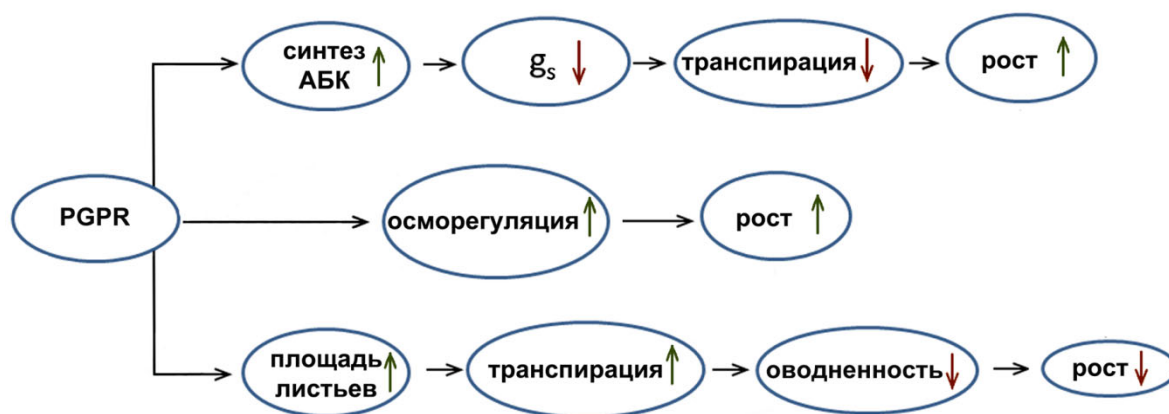


Рисунок 1. Альтернативные варианты влияния PGPR на рост растений в зависимости от изменения интенсивности транспирации. g_s - устьичная проводимость.

Figure 1. Alternative mechanisms for the influence of PGPR on plant growth depending on changes in transpiration rate. g_s - stomatal conductance.

Удивительно то, что в ряде случаев при действии бактерий была выявлена противоположная реакция, т.е. возрастание устьичной проводимости под влиянием бактерий, что также сопровождалось активацией роста обработанных растений [De Lima et al., 2019]. Авторы объясняли результаты своей работы тем, что повышение устьичной проводимости способствует поступлению в листья необходимого для фотосинтеза углекислого газа. То, что активация роста происходила как на фоне снижения, так и повышения устьичной проводимости объясняется тем, что состояния устьиц является компромиссом между необходимостью экономить воду и поддерживать ассимиляцию углекислого газа [Sun et al., 2025]. Очевидно, результат зависит от того, что важнее для поддержания урожайности – экономия воды или ассимиляция углерода. В условиях засухи экономия воды может быть более важной, особенно в том случае, когда в течение вегетации дождей нет, и растения растут за счет воды, накопленной в почве в период дождей. Тем не менее, урожайность

возрастает пропорционально количеству использованной воды [Sinclair, 2018]. Таким образом, повышение урожайности скорее можно получить, если удастся не ограничивать транспирацию растений. Известный физиолог растений Николай Александрович Максимов отмечал, что устойчивые южнорусские пшеницы в условиях засушливого климата Ростовской области держат свои устьица открытыми в течение всего дня, тогда как менее устойчивые канадские пшеницы закрывают их рано утром, а потому рано прекращают фотосинтез и дают пониженный урожай [Максимов, (Maksimov), 1958]. Поэтому важно понять, каким образом бактерии могут увеличивать устьичную проводимость растений (рисунок 2).

Повышение уровня цитокининов (ЦК) и снижение АБК поддерживает устьица открытыми, что способствует фотосинтезу и росту. Реакция возможна только в том случае, если возрастание потерь воды с транспирацией компенсируется ее притоком в побег.

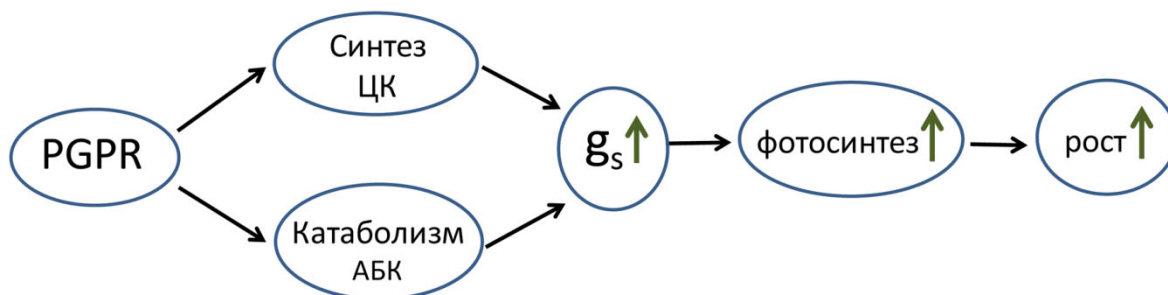


Рисунок 2. Влияние PGPR на устьичную проводимость (g_s), фотосинтез и рост через метаболизм гормонов.

Figure 2. Effect of PGPR on stomatal conductance, photosynthesis and growth through hormone metabolism.

Это свойство может быть обусловлено способностью бактерий синтезировать цитокинины [Selvakumar et al., 2016; Zaheer et al., 2022]. Известно, что фитогормоны этого класса являются антагонистами АБК и поддерживают устьица в открытом состоянии [Daszkowska-Golec, Szarejko, 2013]. Нами было показано, что бактерии штамма *Bacillus subtilis* IB-22 способны синтезировать цитокинины, а их инокуляция в ризосферу растений пшеницы повышает содержание цитокининов в побегах растений и транспирацию [Arkhipova et al., 2005]. Очевидно, что синтезированные бактериями гормоны поглощаются корнями растений. Способность растений поглощать экзогенные гормоны хорошо известна [Hartung et al., 2002].

Поддержанию устьиц в открытом состоянии также могут способствовать бактерии, метаболизирующие АБК. Такие бактерии были обнаружены в лаборатории А.А.Белимова [Belimov et al., 2014]. Было показано, что их инокуляция в ризосферу растений томатов снижает содержание АБК в растениях. Нами были также идентифицированы штаммы псевдомонад, способные метаболизировать АБК, и было обнаружено, что их инокуляция в ризосферу снижает концентрацию АБК в почвенном растворе, а также в растениях салата [Vysotskaya et al., 2023]. Это свойство бактерий оказалось полезным при повышении плотности посадки растений. При этом в ризосфере накапливалась АБК, что сопровождалось повышением содержания этого гормона в листьях, закрытием устьиц и ингибированием роста растений. Введение в ризосферу бактерий, способных метаболизировать АБК снижало концентрацию этого гормона в почвенном растворе. Это сопровождалось уменьшением уровня АБК в листьях, повышением устьичной проводимости и стимуляцией роста.

Таким образом, бактерии могут как повышать, так и снижать устьичную проводимость

растений, и какая из этих альтернативных реакций полезна, зависит от условий их выращивания. Рассмотрим более подробно открытие устьиц под влиянием бактерий. Сама по себе эта реакция, как и увеличение площади листьев, может привести к снижению водного потенциала листа. Так инокуляция ризосферы растений ячменя бактериями штамма *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 сопровождалась снижением относительного содержания воды в листьях растений [Arkhipova et al., 2020]. Тем не менее, эти бактерии активировали рост. В данном случае, это происходило благодаря накоплению осмотически активных веществ. При дефиците воды поддержание тургора, являющегося движущей силой поглощения воды клетками и роста клеток растяжением, происходит благодаря накоплению осмотически активных веществ [Turner, 2017]. Интересно то, что многие бактерии оказались способны стимулировать накопление осмотически активных веществ в растениях [Ali et al., 2022]. Этому механизму уделялось большое внимание и проводилась селекция растений с повышенной способностью к накоплению осмотиков [Zhang et al., 1999]. Интерес к этому вопросу уменьшился, когда оказалось, что накопление осмотиков требует большого расхода энергии, и такие сорта недостаточно продуктивны в оптимальных для роста растений условиях [Serraj, Sinclair, 2002]. Тем не менее, обработка растений бактериями позволяет активировать этот механизм тогда, когда он может дать положительный эффект.

Альтернативный способ поддержания оводненности растений на фоне открытия устьиц и активации транспирации заключается в том, чтобы компенсировать возросшие потери воды за счет активации ее поглощения из почвы. Наиболее очевидный способ поддержания баланса между возросшим испарением и поглощением воды

заключается в активации роста и развития корней (рисунок 3).

На этот счет в литературе есть много данных о способности ризосферных бактерий активировать рост корней [Iqbal and Hasnain, 2013; Namwongsa et al., 2019; Grover et al., 2021]. Это свойство бактерий чаще всего связывают с синтезом бактериями

ауксинов [Spaepen, Vanderleyden, 2011], которые, как известно, активируют ветвление корней [Alarcón et al., 2019]. Способность продуцировать ауксины обнаружена у многих бактерий [Asari et al., 2017; Bhat et al., 2020], что во многом связано с широким применением простого и доступного метода их определения с помощью реактива Сальковского.

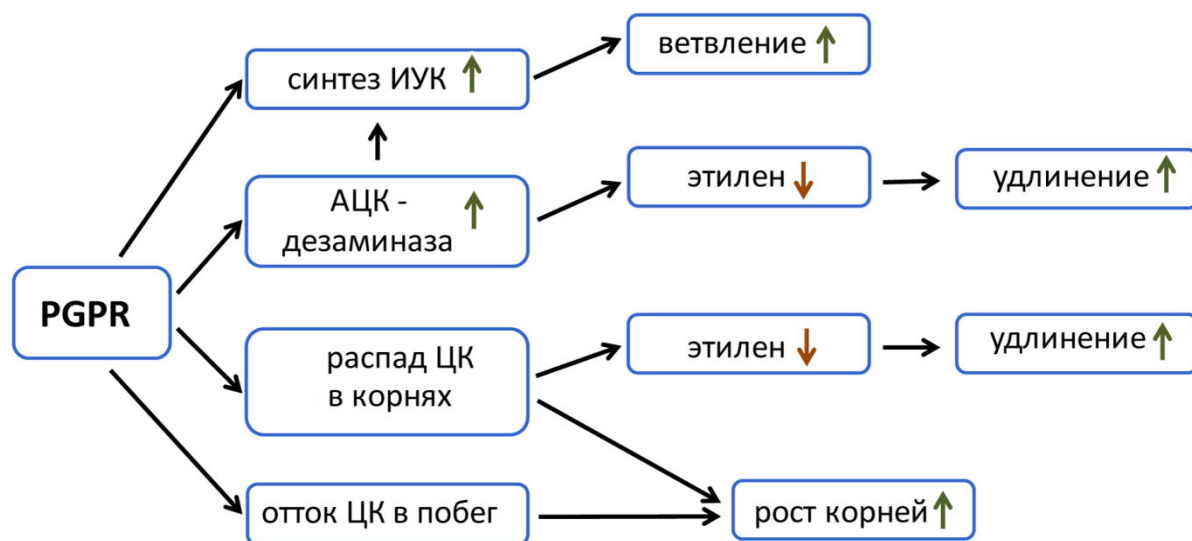


Рисунок 3. Влияние PGPR на приток воды через регуляцию роста корней
Figure 3. Effect of PGPR on water supply to plants through regulation of root growth

Повышение уровня ауксинов стимулирует ветвление корней, но подавляет их удлинение путем активации продукции этилена. Бактерии, продуцирующие АЦК-деаминазу, снижают продукцию этилена и тем самым стимулируют удлинение корней. Поскольку цитокинины подавляют рост корней, этот эффект нивелируют бактерии, стимулирующие отток ЦК в побег или их распад.

Показано, что влияние бактерий на рост корней связано также с их влиянием на содержание цитокининов [Kudoyarova et al., 2019]. Выше уже было сказано о том, что бактериальные цитокинины способствуют поддержанию устьиц открытыми, что способствует фотосинтезу и активации роста растений. Но действие цитокининов на корни может быть менее полезным. Известно, что эти гормоны могут подавлять рост корней. Экзогенные цитокинины ингибируют рост корней [Rivas et al., 2022], в то время как трансгенные растения с пониженной концентрацией цитокининов характеризовались чрезмерно развитой корневой системой [Werner et al., 2003]. Было показано, что накопление цитокининов в корнях растений картофеля под влиянием азоспирилл сопровождалось

снижением скорости накопления их биомассы [Arkhipova et al., 2020]. Тем не менее, бактерии, продуцирующие цитокинины, не всегда тормозили рост корней. Результат зависел от того, насколько быстро бактериальные цитокинины экспортировались из корней в побеги. Инокуляция цитокинпродуцирующих бактерий в ризосферу растений салата сначала повышала уровень этих гормонов в корнях, но затем их содержание возрастало в побеге [Arkhipova et al., 2005].

Еще один способ оптимизации роста корней через регуляцию уровня цитокининов может быть реализован с помощью бактерий, разрушающих цитокинины. Такая способность была обнаружена у ряда штаммов бактерий [Сырова и др. (Syrova et al.), 2022; Стариков и др. (Starikov et al.), 2023].

Активация роста корней в глубину почвы особенно полезна в том случае, когда там остается еще много воды, а верхние слои пересыхают в отсутствие дождей [Liu et al., 2023]. Хотя, как указывалось выше, ауксины стимулируют ветвление, их высокие концентрации могут подавлять удлинение корней. Замедление роста корней в длину, опосредованное ауксином, может происходить,

поскольку высокие концентрации этого гормона стимулируют выработку этилена [Artesca, Artesca, 2008], который подавляет удлинение корней [Glick, 2014]. Некоторые стрессовые условия увеличивают выработку этилена [Fatma et al., 2022]. Для предотвращения замедления роста корней в этих условиях перспективным является использование бактерий, способных снижать выработку этилена растениями путем разрушения его предшественника (АЦК, аминокислотопропан-1-карбоновой кислоты) с помощью бактериальной АЦК-деаминазы [Belimov et al., 2015]. Это позволяет установить правильный баланс между ауксинами и этиленом для стимуляции удлинения корней у инокулированных растений.

Хотя стимуляция роста корней способствует обеспечению растений водой и элементами минерального питания, в литературе не затихают споры о том, насколько полезны затраты на рост корней в благоприятных условиях [Colombi et al., 2019]. Пока этот вопрос остается открытым, и мы рассмотрим альтернативный механизм повышения способности растений снабжать побег водой под влиянием бактерий. Он заключается в повышении гидравлической проводимости тканей растений. Известно, что гидравлическая проводимость корней может меняться. При удалении четырех из пяти корней пшеницы гидравлическая проводимость оставшегося корня возрастала уже через 5 минут,

восстанавливая способность корневой системы снабжать побег водой [Vysotskaya et al., 2004]. Открытие водных каналов аквапоринов и механизма быстрого изменения их активности за счет фосфорилирования и дефосфорилирования позволяет объяснить, каким образом может быстро изменяться гидравлическая проводимость тканей растений [Maurel et al., 2015]. Сведений о том, как бактерии влияют на гидравлическую проводимость меньше, чем информации об их влиянии на устьица. Тем не менее, такие данные есть. Так показано повышение экспрессии генов аквапоринов в растениях кукурузы под влиянием бактерий штамма *Bacillus megaterium* [Marulanda et al., 2010]. С помощью иммуногистохимии с использованием антител против содержащихся в плазмалемме аквапоринов, мы наглядно показали, как увеличивался их уровень в корнях растений ячменя под влиянием бактерий *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14, что сопровождалось повышением гидравлической проводимости растений [Arkhipova et al., 2022]. Интригует тот факт, что одновременно в корнях возрастал уровень АБК. Поскольку известна способность этого гормона повышать активность аквапоринов [Maurel et al., 2015], эти результаты указывают на роль АБК в повышении гидравлической проводимости под влиянием бактерий (рисунок 4).

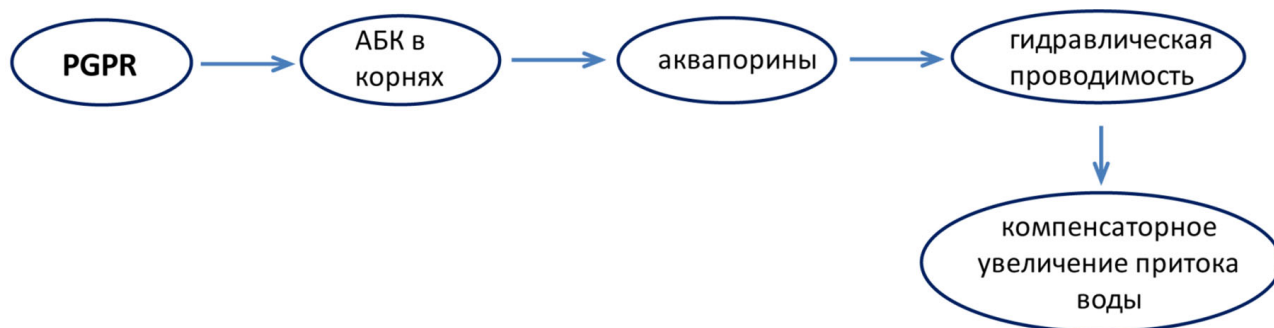


Рисунок 4. Влияние PGPR на приток воды из корней за счет регуляции активности аквапоринов

Figure 4. Effect of PGPR on water influx from roots by regulating aquaporin activity

Удивительна способность АБК как снижать, так и повышать скорость транспирации. Ингибирование транспорта этого гормона между побегом и корнем показало, что результат зависит от того, где накапливается этот гормон [Kudoyarova et al., 2011]. Накопление АБК в листьях способствует закрытию устьиц и снижению транспирации, а накопление в корнях – повышает гидравлическую проводимость и транспирацию. В контексте этой проблемы важно то, что некоторые бактерии влияли на распределение АБК между побегом и корнем, вызывая накопление этого гормона в корнях

[Arkhipova et al., 2020]. Это могло быть связано с влиянием бактерий на переносчики гормонов. Но на этот счет данных пока нет.

Все сказанное свидетельствует о разнообразии механизмов влияния бактерий на водный обмен растений. В зависимости от условий выращивания растений и штамма бактерий реализуется как снижение устьичной проводимости, так и поддержание устьиц открытыми под влиянием бактерий. Закрытие устьиц обеспечивает экономию воды, что важно при ее дефиците, но снижает газообмен и фотосинтез, а поддержание устьиц

открытыми обеспечивает фотосинтез углекислым газом, но может привести к снижению оводненности и потере тургора. Поддержанию тургора способствует накопление осмотически активных веществ под влиянием бактерий. Альтернативный механизм сохранения оводненности листьев заключается в компенсации возросшей скорости транспирации за счет притока воды. Реализация этого механизма обусловлена стимуляцией роста корней под влиянием бактерий, а также повышением гидравлической проводимости корней за счет активации аквапоринов.

Работа выполнена в рамках гос. задания Рег. № НИОКТР 123020800002-2.

Поступила в редакцию: 08.09.2026 г.

Принята к публикации: 21.09.2026 г.

Литература

- Ахтямова З.А., Архипова Т.Н., Мартыненко Е.В. и др. Влияние штамма *Bacillus subtilis* на содержание абсцисовой кислоты у дефицитного по этому гормону мутанта ячменя и растений его родительского сорта. *Таврический вестник аграрной науки*. 2021. 2(26). 28–40. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-2-26-28-40>
- Максимов Н.А. Краткий курс физиологии растений. Москва, 1958.
- Стариков С.Н., Четверикова Д.В., Четвериков С.П. Деструкция фитогормонов бактериями-стимуляторами роста растений. *Экобиотех*. 2023. 6(4). 217–226. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-4-217-226>
- Сырова Д.С., Шапошников А.И., Юзихин О.С., Белимов А.А. Деструкция и трансформация фитогормонов микроорганизмами. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2022. Т. 58. № 1. С. 3–22.
- Akhtyamova Z, Arkhipova T, Sharipova G et al. The effect of plant growth-promoting bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 on the hydraulic conductivity and abundance of PIP2 aquaporins in the roots of an abscisic acid-deficient barley mutant. *Int. J. Mol. Sci*. 2024. 25. 10706. <https://doi.org/10.3390/ijms251910706>
- Alarcón MV, Salguero J, Lloret PG. Auxin modulated initiation of lateral roots is linked to pericycle cell length in maize. *Front. Plant Sci*. 2019. 10. 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00011>
- Ali B, Wang X, Saleem MH et al. PGPR-Mediated Salt Tolerance in Maize by Modulating Plant Physiology, Antioxidant Defense, Compatible Solutes Accumulation and Bio-Surfactant Producing Genes. *Plants (Basel)*. 2022. 11. 345. <https://doi.org/10.3390/plants11030345>
- Arkhipova TN, Prinsen E, Veselov SU et al. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil*. 2007. 292. 305–315. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5>
- Arkhipova TN, Evseeva NV, Tkachenko OV et al. Rhizobacteria inoculation effects on phytohormone status of potato microclones cultivated in vitro under osmotic stress. *Biomolecules*. 2020. 10. 1231. <https://doi.org/10.3390/biom10091231>
- Arkhipova T, Sharipova G, Akhiyarova G et al. The Effects of Rhizosphere Inoculation with *Pseudomonas mandelii* on formation of apoplast barriers, HvPIP2 aquaporins and hydraulic conductance of barley. *Microorganisms*. 2022. 10. 935. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050935>
- Arteca RN, Arteca JM. Effects of brassinosteroid, auxin, and cytokinin on ethylene production in *Arabidopsis thaliana* plants. *J. Exp. Bot*. 2008. 59. 3019–3026. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern159>
- Asari S, Tarkowska D, Rolčík J et al. Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant. *Planta*. 2017. 245. 15–30. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2580-9>
- Barnawal D, Bharti N, Pandey SS et al. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2 expression. *Physiol. Plant*. 2017. 161. 502–514. <https://doi.org/10.1111/ppl.12614>
- Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI et al. Absciscic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. *Plant Physiol. Biochem*. 2014. 74. 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.032>
- Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI et al. Rhizobacteria that produce auxins and contain 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase decrease amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited potato (*Solanum tuberosum*). *Ann. Appl. Biol*. 2015. 167. 11–25. <https://doi.org/10.1111/aab.12203>
- Bhat MA, Kumar V, Bhat MA et al. Mechanistic insights of the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with plant roots toward enhancing plant productivity by alleviating salinity stress. *Front. Microbiol*. 2020. 11. 1952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01952>
- Bresson J, Varoquaux F, Bontpart T et al. The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytol*. 2013. 200. 558–569. <https://doi.org/10.1111/nph.12383>
- Cho SM, Kang BR, Han SH et al. 2R,3R-Butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic

- tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*. *MPMI*. 2008. 21. 1067–1075. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-8-1067>
19. Cohen AC, Travaglia CN, Bottini R, Piccoli PN. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*. 2009. 87. 455–462. <https://doi.org/10.1139/B09-023>
20. Colombi T, Herrmann AM, Vallenback P, Keller T. Cortical cell diameter is key to energy costs of root growth in wheat. *Plant Physiol*. 2019. 180. 2049–2060. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00262>
21. Daszkowska-Golec A, Szarejko I. Open or close the gate — stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front. Plant Sci*. 2013. 4. 138. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00138>
22. de Lima BC, Moro AL, Santos ACP et al. *Bacillus subtilis* ameliorates water stress tolerance in maize and common bean. *J. Plant Interact*. 2019. 14. 432–439. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1645896>
23. Hartung W, Sauter A, Hose E. Absciscic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot*. 2002. 53. 27–32. <https://doi.org/10.1093/jxb/53.366.27>
24. Ehinmitan E, Losenge T, Mamati E et al. BioSolutions for green agriculture: unveiling the diverse roles of plant growth-promoting rhizobacteria. *Int. J. Microbiol*. 2024. 6181491. <https://doi.org/10.1155/2024/6181491>
25. Fatma M, Asgher M, Iqbal N et al. Ethylene Signaling under Stressful Environments: Analyzing Collaborative Knowledge. *Plants*. 2022. 11. 2211. <https://doi.org/10.3390/plants11172211>
26. Glick BR. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol. Res*. 2014. 169. 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
27. Grover M, Bodhankar S, Sharma A et al. PGPR mediated alterations in root traits: way toward sustainable crop production. *Front. Sustain. Food Syst*. 2021. 4. 618230. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.618230>
28. Iqbal A, Hasnain S. *Aeromonas punctata* PNS-1: a promising candidate to change the root morphogenesis of *Arabidopsis thaliana* in MS and sand system. *Acta Physiol. Plant*. 2013. 35. 657–665. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1106-8>
29. Kudoyarova G, Veselova S, Hartung W et al. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporation demand. *Planta*. 2011. 233. 87–94. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1286-7>
30. Kudoyarova G, Arkhipova T, Korshunova T et al. Phytohormone Mediation of Interactions Between Plants and Non-Symbiotic Growth Promoting Bacteria Under Edaphic Stresses. *Front. Plant Sci*. 2019. 10. 1368. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368>
31. Liu D, Mou S, Zou Y et al. Exploring the relationship between deep roots and shoot growth of wheat under different soil moisture: A large soil column experiment. *Rhizosphere*. 2023. 25. 100675. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2023.100675>
32. Maurel C, Boursiac Y, Luu D, Santoni V, Shahzad Z, Verdoucq L. Aquaporins in plants. *Physiol. Rev*. 2015. 95. 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
33. Marulanda A, Azcón R, Chaumont F et al. Regulation of plasma membrane aquaporins by inoculation with a *Bacillus megaterium* strain in maize (*Zea mays* L.) plants under unstressed and salt-stressed conditions. *Planta*. 2010. 232. 533–543. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1196-8>
34. Munemasa S, Hauser F, Park J et al. Mechanisms of abscisic acid-mediated control of stomatal aperture. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2015. 28. 154–162. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.10.010>
35. Namwongsa J, Jogloy S, Vorasoot N et al. Endophytic bacteria improve root traits, biomass and yield of *Helianthus tuberosus* L. under normal and deficit water conditions. *J. Microbiol. Biotechnol*. 2019. 29. 1777–1789. <https://doi.org/10.4014/jmb.1903.03062>
36. Raish SMA, Osama M, Sourani OM, Abu-Elsaoud AM. Plant growth-promoting microorganisms as biocontrol agents: mechanisms, challenges, and future prospects. *Appl. Microbiol*. 2025. 5. 44. <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol5020044>
37. Rivas MÁ, Frierio I, Alarcón MV, Salguero J. Auxin-cytokinin balance shapes maize root architecture by controlling primary root elongation and lateral root development. *Front. Plant Sci*. 2022. 13. 836592. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.836592>
38. Salomon MV, Bottini R, Filho GAS et al. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine. *Physiol. Plant*. 2014. 151. 359–374. <https://doi.org/10.1111/ppl.12117>
39. Selvakumar G, Bindu GH, Bhatt RM et al. Osmotolerant cytokinin producing microbes enhance tomato growth in deficit irrigation conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. India B: Biol. Sci*. 2016. 88. 459–465. <https://doi.org/10.1007/s40011-016-0766-3>
40. Serraj R, Sinclair TR. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ*. 2002. 25. 333–341. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00754.x>
41. Sinclair TR. Effective Water Use Required for Improving Crop Growth Rather Than Transpiration Efficiency. *Front. Plant Sci*. 2018. 9. 1442. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01442>

42. Spaepen S, Vanderleyden J. Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2011. 3. a001438. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001438>
43. Sun W, Zhou S, Yu B et al. Soil moisture-atmosphere interactions drive terrestrial carbon-water trade-offs. *Commun. Earth Environ.* 2025. 6. 169. <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02145-z>
44. Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment, an adaptive mechanism for coping with plant water deficits. *Plant Cell Environ.* 2017. 40. 1–3. <https://doi.org/10.1111/pce.12839>
45. Vejan P, Abdullah R, Khadiran T et al. Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability—A Review. *Molecules.* 2016. 21. 573. <https://doi.org/10.3390/molecules21050573>
46. Vysotskaya LB, Arkhipova TN, Timergalina LN et al. Effect of partial root excision on transpiration, root hydraulic conductance and leaf growth in wheat seedlings. *Plant Physiol. Biochem.* 2004. 42. 251–255.
47. Vysotskaya L, Martynenko E, Ryabova A et al. The Growth-Inhibitory Effect of Increased Planting Density Can Be Reduced by Abscissic Acid-Degrading Bacteria. *Biomolecules.* 2023. 13. 1668. <https://doi.org/10.3390/biom13111668>
48. Werner T, Motyka V, Laucou V et al. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell.* 2003. 15. 2532–2550. <https://doi.org/10.1105/tpc.014928>
49. Zaheer MS, Ali HH, Iqbal MA et al. Cytokinin production by *Azospirillum brasilense* contributes to increase in growth, yield, antioxidant, and physiological systems of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Microbiol.* 2022. 13. 886041. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.886041>
50. Zhang S, Li F, Chang L et al. Broad-spectrum applications of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) across diverse crops and intricate planting systems. *Microbiol. Spectr.* 2025. 13. e0187924. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01879-24>
51. Zhang J, Nguyen HT, Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.* 1999. 50. 291–302.
- acid content in ABA-deficient barley mutant and its wild type. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences.* 2021. 2(26). 28–40. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-2-26-28-40> (In Russian)
3. Alarcón MV, Salguero J, Lloret PG. Auxin modulated initiation of lateral roots is linked to pericycle cell length in maize. *Front. Plant Sci.* 2019. 10. 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00011>
4. Ali B, Wang X, Saleem MH et al. PGPR-Mediated Salt Tolerance in Maize by Modulating Plant Physiology, Antioxidant Defense, Compatible Solutes Accumulation and Bio-Surfactant Producing Genes. *Plants (Basel).* 2022. 11. 345. <https://doi.org/10.3390/plants11030345>
5. Arkhipova TN, Prinsen E, Veselov SU et al. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil.* 2007. 292. 305–315. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5>
6. Arkhipova TN, Evseeva NV, Tkachenko OV et al. Rhizobacteria inoculation effects on phytohormone status of potato microclones cultivated in vitro under osmotic stress. *Biomolecules.* 2020. 10. 1231. <https://doi.org/10.3390/biom10091231>
7. Arkhipova T, Sharipova G, Akhiyarova G et al. The Effects of Rhizosphere Inoculation with *Pseudomonas mandelii* on formation of apoplast barriers, HvPIP2 aquaporins and hydraulic conductance of barley. *Microorganisms.* 2022. 10. 935. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050935>
8. Arteca RN, Arteca JM. Effects of brassinosteroid, auxin, and cytokinin on ethylene production in *Arabidopsis thaliana* plants. *J. Exp. Bot.* 2008. 59. 3019–3026. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern159>
9. Asari S, Tarkowská D, Rolčík J et al. Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant. *Planta.* 2017. 245. 15–30. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2580-9>
10. Barnawal D, Bharti N, Pandey SS et al. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance wheat salt and drought stress tolerance by altering endogenous phytohormone levels and TaCTR1/TaDREB2 expression. *Physiol. Plant.* 2017. 161. 502–514. <https://doi.org/10.1111/ppl.12614>
11. Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI et al. Abscissic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. 74. 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.032>
12. Belimov AA, Dodd IC, Safronova VI et al. Rhizobacteria that produce auxins and contain 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase decrease amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited

References

1. Akhtyamova Z, Arkhipova T, Sharipova G et al. The effect of plant growth-promoting bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 on the hydraulic conductivity and abundance of PIP2 aquaporins in the roots of an abscissic acid-deficient barley mutant. *Int. J. Mol. Sci.* 2024. 25. 10706. <https://doi.org/10.3390/ijms251910706>
2. Akhtyamova ZA, Arkhipova TN, Martynenko EV et al. Influence of *Bacillus subtilis* strain on abscissic

- potato (*Solanum tuberosum*). *Ann. Appl. Biol.* 2015. 167. 11–25. <https://doi.org/10.1111/aab.12203>
13. Bhat MA, Kumar V, Bhat MA et al. Mechanistic insights of the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with plant roots toward enhancing plant productivity by alleviating salinity stress. *Front. Microbiol.* 2020. 11. 1952. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01952>
14. Bresson J, Varoquaux F, Bontpart T et al. The PGPR strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196 induces a reproductive delay and physiological changes that result in improved drought tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 2013. 200. 558–569. <https://doi.org/10.1111/nph.12383>
15. Cho SM, Kang BR, Han SH et al. 2R,3R-Butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*. *MPMI.* 2008. 21. 1067–1075. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-8-1067>
16. Cohen AC, Travaglia CN, Bottini R, Piccoli PN. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany.* 2009. 87. 455–462. <https://doi.org/10.1139/B09-023>
17. Colombi T, Herrmann AM, Vallenback P, Keller T. Cortical cell diameter is key to energy costs of root growth in wheat. *Plant Physiol.* 2019. 180. 2049–2060. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00262>
18. Daszkowska-Golec A, Szarejko I. Open or close the gate — stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front. Plant Sci.* 2013. 4. 138. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00138>
19. de Lima BC, Moro AL, Santos ACP et al. *Bacillus subtilis* ameliorates water stress tolerance in maize and common bean. *J. Plant Interact.* 2019. 14. 432–439. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1645896>
20. Hartung W, Sauter A, Hose E. Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot.* 2002. 53. 27–32. <https://doi.org/10.1093/jxb/53.366.27>
21. Ehinmitan E, Losenge T, Mamati E et al. BioSolutions for green agriculture: unveiling the diverse roles of plant growth-promoting rhizobacteria. *Int. J. Microbiol.* 2024. 6181491. <https://doi.org/10.1155/2024/6181491>
22. Fatma M, Asgher M, Iqbal N et al. Ethylene Signaling under Stressful Environments: Analyzing Collaborative Knowledge. *Plants.* 2022. 11. 2211. <https://doi.org/10.3390/plants11172211>
23. Glick BR. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol. Res.* 2014. 169. 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
24. Grover M, Bodhankar S, Sharma A et al. PGPR mediated alterations in root traits: way toward sustainable crop production. *Front. Sustain. Food Syst.* 2021. 4. 618230. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.618230>
25. Iqbal A, Hasnain S. *Aeromonas punctata* PNS-1: a promising candidate to change the root morphogenesis of *Arabidopsis thaliana* in MS and sand system. *Acta Physiol. Plant.* 2013. 35. 657–665. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1106-8>
26. Kudoyarova G, Veselova S, Hartung W et al. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporation demand. *Planta.* 2011. 233. 87–94. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1286-7>
27. Kudoyarova G, Arkhipova T, Korshunova T et al. Phytohormone Mediation of Interactions Between Plants and Non-Symbiotic Growth Promoting Bacteria Under Edaphic Stresses. *Front. Plant Sci.* 2019. 10. 1368. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368>
28. Liu D, Mou S, Zou Y et al. Exploring the relationship between deep roots and shoot growth of wheat under different soil moisture: A large soil column experiment. *Rhizosphere.* 2023. 25. 100675. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2023.100675>
29. Maksimov N.A. A Short Course in Plant Physiology. Moscow, 1958. (In Russian)
30. Maurel C, Boursiac Y, Luu D, Santoni V, Shahzad Z, Verdoucq L. Aquaporins in plants. *Physiol. Rev.* 2015. 95. 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
31. Marulanda A, Azcón R, Chaumont F et al. Regulation of plasma membrane aquaporins by inoculation with a *Bacillus megaterium* strain in maize (*Zea mays* L.) plants under unstressed and salt-stressed conditions. *Planta.* 2010. 232. 533–543. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1196-8>
32. Munemasa S, Hauser F, Park J et al. Mechanisms of abscisic acid-mediated control of stomatal aperture. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. 28. 154–162. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.10.010>
33. Namwongsa J, Jogloy S, Vorasoot N et al. Endophytic bacteria improve root traits, biomass and yield of *Helianthus tuberosus* L. under normal and deficit water conditions. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2019. 29. 1777–1789. <https://doi.org/10.4014/jmb.1903.03062>
34. Raish SMA, Osama M, Sourani OM, Abu-Elsaoud AM. Plant growth-promoting microorganisms as biocontrol agents: mechanisms, challenges, and future prospects. *Appl. Microbiol.* 2025. 5. 44. <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol5020044>
35. Rivas MÁ, Friero I, Alarcón MV, Salguero J. Auxin-cytokinin balance shapes maize root architecture by controlling primary root elongation and lateral root development. *Front. Plant Sci.* 2022. 13. 836592. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.836592>

36. Salomon MV, Bottini R, Filho GAS et al. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine. *Physiol. Plant.* 2014. 151. 359–374. <https://doi.org/10.1111/ppl.12117>
37. Selvakumar G, Bindu GH, Bhatt RM et al. Osmotolerant cytokinin producing microbes enhance tomato growth in deficit irrigation conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci. India B: Biol. Sci.* 2016. 88. 459–465. <https://doi.org/10.1007/s40011-016-0766-3>
38. Serraj R, Sinclair TR. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.* 2002. 25. 333–341. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00754.x>
39. Sinclair TR. Effective Water Use Required for Improving Crop Growth Rather Than Transpiration Efficiency. *Front. Plant Sci.* 2018. 9. 1442. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01442>
40. Spaepen S, Vanderleyden J. Auxin and plant-microbe interactions. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2011. 3. a001438. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001438>
41. Starikov SN, Chetverikova DV, Chetverikov SP. Destruction of phytohormones by plant growth-promoting bacteria. *Ecobiotech.* 2023. 6(4). 217–226. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-4-217-226> (In Russian)
42. Sun W, Zhou S, Yu B et al. Soil moisture-atmosphere interactions drive terrestrial carbon-water trade-offs. *Commun. Earth Environ.* 2025. 6. 169. <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02145-z>
43. Syrova DS, Shaposhnikov AI, Yuzikhin OS, Belimov AA. Destruction and transformation of phytohormones by microorganisms. *Applied Biochemistry and Microbiology.* 2022. T. 58. № 1. C. 3–22. (In Russian)
44. Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment, an adaptive mechanism for coping with plant water deficits. *Plant Cell Environ.* 2017. 40. 1–3. <https://doi.org/10.1111/pce.12839>
45. Vejan P, Abdullah R, Khadiran T et al. Role of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Agricultural Sustainability—A Review. *Molecules.* 2016. 21. 573. <https://doi.org/10.3390/molecules21050573>
46. Vysotskaya LB, Arkhipova TN, Timergalina LN et al. Effect of partial root excision on transpiration, root hydraulic conductance and leaf growth in wheat seedlings. *Plant Physiol. Biochem.* 2004. 42. 251–255.
47. Vysotskaya L, Martynenko E, Ryabova A et al. The Growth-Inhibitory Effect of Increased Planting Density Can Be Reduced by Abscisic Acid-Degrading Bacteria. *Biomolecules.* 2023. 13. 1668. <https://doi.org/10.3390/biom13111668>
48. Werner T, Motyka V, Laucou V et al. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell.* 2003. 15. 2532–2550. <https://doi.org/10.1105/tpc.014928>
49. Zaheer MS, Ali HH, Iqbal MA et al. Cytokinin production by *Azospirillum brasilense* contributes to increase in growth, yield, antioxidant, and physiological systems of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Microbiol.* 2022. 13. 886041. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.886041>
50. Zhang S, Li F, Chang L et al. Broad-spectrum applications of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) across diverse crops and intricate planting systems. *Microbiol. Spectr.* 2025. 13. e0187924. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01879-24>
51. Zhang J, Nguyen HT, Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.* 1999. 50. 291–302.