

PEMANFAATAN BAKTERI HALOTOLERAN UNTUK MENINGKATKAN TOLERANSI PADI TERHADAP CEKAMAN SALINITAS: REVIEW

Utilization of Halotolerant Bacteria to Increase Rice Tolerance to Salinity Stress: A Review

Dora Silvia Dewi^{1)*}

¹Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Pembinaan Masyarakat Indonesia,
Medan, 20214, Sumatera Utara, Indonesia

*Corresponding author: dorasilvia151@gmail.com

ABSTRAK

Salinitas merupakan salah satu masalah global utama yang mengancam keberlanjutan pertanian, dengan lebih dari 20% lahan irigasi dunia terdampak dan diprediksi meningkat akibat perubahan iklim, intrusi air laut, serta praktik pengelolaan lahan yang kurang tepat. Secara regional, dampak salinisasi sangat terasa di wilayah pesisir Asia, termasuk Indonesia, di mana padi sebagai komoditas pangan utama mengalami penurunan produktivitas yang signifikan. Berbagai pendekatan konvensional seperti perbaikan irigasi, pencucian garam, dan penggunaan varietas toleran masih memiliki keterbatasan biaya dan efektivitas jangka panjang. Oleh karena itu, solusi alternatif yang ramah lingkungan semakin mendesak untuk dikaji dan diimplementasikan. Salah satu pendekatan yang menjanjikan adalah pemanfaatan bakteri halotoleran sebagai bio-inokulan. Artikel ini merupakan kajian literatur sistematis terhadap 67 publikasi ilmiah internasional (2016–2025) yang diperoleh dari basis data Google Scholar dan Scopus (Q1–Q4), menggunakan kata kunci bioinoculant; halotolerant-bacteria; rice; salinity-stress. Hasil telaah menunjukkan bahwa bakteri halotoleran seperti *Bacillus*, *Pseudomonas*, dan *Halomonas* dapat meningkatkan ketersediaan hara, merangsang produksi fitohormon, mengaktifkan enzim antioksidan, memperbaiki struktur tanah, serta menurunkan akumulasi ion toksik Na^+ dan Cl^- . Temuan ini menegaskan urgensi pemanfaatan bakteri halotoleran sebagai strategi bioteknologi yang berkelanjutan untuk meningkatkan toleransi padi terhadap cekaman salinitas. Implikasinya, penggunaan bio-inokulan halotoleran tidak hanya mendukung ketahanan pangan nasional di daerah pesisir tetapi juga berkontribusi pada pencapaian agenda pertanian berkelanjutan secara global.

Kata kunci; Bioinokulan, halotoleran, padi, salinitas

ABSTRACT

Salinity is one of the major global problems threatening agricultural sustainability, with over 20% of the world's irrigated land affected and predicted to increase due to climate change, seawater intrusion, and inappropriate land management practices. Regionally, the impact of salinization is strongly felt in coastal areas of Asia, including Indonesia, where rice, a major food crop, is experiencing a significant decline in productivity. Various conventional approaches, such as irrigation improvement, salt leaching, and the use of tolerant varieties, still have limitations in terms of cost and long-term effectiveness. Therefore, environmentally friendly alternative solutions are becoming increasingly urgent to study and implement. One promising approach is the utilization of halotolerant bacteria as bio-inoculants. This article is a systematic literature review of 67 international scientific publications (2016–2025) obtained from the Google Scholar and Scopus databases (Q1–Q4), using the keywords bioinoculant, halotolerant bacteria, rice, and salinity stress. The study results indicate that halotolerant bacteria such as *Bacillus*, *Pseudomonas*, and *Halomonas* can increase nutrient availability, stimulate phytohormone production, activate antioxidant enzymes, improve soil structure, and reduce the accumulation of toxic ions Na^+ and Cl^- . This finding confirms the urgency of utilizing

halotolerant bacteria as a sustainable biotechnology strategy to improve rice tolerance to salinity stress. The implication is that the use of halotolerant bio-inoculants not only supports national food security in coastal areas but also contributes to achieving the global sustainable agriculture agenda.

Keywords: Bioinoculant, halotolerant, rice, salinity.

PENDAHULUAN

Salinisasi tanah merupakan isu lingkungan kritis yang mempengaruhi produktivitas pertanian secara global, terutama di wilayah pesisir dan dataran rendah yang rentan terhadap intrusi air laut. Hal ini berdampak pada 7% wilayah daratan dan 33% lahan irigasi di seluruh dunia, dengan proyeksi peningkatan karena perubahan iklim (Chele et al., 2021). Perubahan iklim memperburuk salinisasi tanah, terutama di wilayah pesisir, yang menimbulkan ancaman signifikan terhadap pertanian dan ketahanan pangan (Oelviani et al., 2024; Shokri et al., 2024). Di Indonesia, naiknya permukaan air laut dan praktik irigasi yang tidak berkelanjutan telah menyebabkan peningkatan salinitas tanah, mengurangi hasil panen dan memaksa penelantaran lahan (Gopalakrishnan et al., 2020; Oelviani et al., 2024). Selama periode 20 tahun di Semenanjung Jaffna, salinitas air tanah meningkat 1,6 kali lipat, yang mengakibatkan 43% lahan sawah ditinggalkan secara permanen (Gopalakrishnan et al., 2020). Stres salinitas berdampak negatif pada budidaya padi dengan mengurangi pertumbuhan, hasil, dan produktivitas keseluruhan (Coca et al., 2023). Stres salinitas berdampak parah pada pertumbuhan dan perkembangan tanaman dengan mengganggu homeostasis ion, meningkatkan tekanan osmotik, dan mengurangi ketersediaan air dan nutrisi (Balasubramaniam et al., 2023; Shahid et al., 2020). Hal ini menyebabkan kerusakan sel, pembentukan spesies oksigen reaktif, dan gangguan fotosintesis (Hanin et al., 2016; Shahid et al., 2020).

Stres salinitas berdampak parah pada pertumbuhan dan perkembangan tanaman padi (*Oryza sativa* L.), menyebabkan gangguan fisiologis dan biokimia. Stres ini menghambat pertumbuhan akar, mengurangi jumlah dan ukuran daun, serta menurunkan biomassa tanaman secara keseluruhan (Coca et al., 2023; Taratima et al., 2022). Salinitas menginduksi stres oksidatif, meningkatkan kebocoran elektrolit dan kandungan malondialdehid, serta mengubah anatomi daun (Taratima et al.,

2022). Salinitas juga berdampak negatif pada efisiensi fotosintesis yang menyebabkan klorosis, pengeritingan daun, dan penutupan stomata (Coca et al., 2023). Efek-efek ini pada akhirnya menyebabkan penurunan hasil dan kualitas gabah (Nasrudin et al., 2022; Coca et al., 2023). Masalah ini menjadi tantangan serius dalam upaya mencapai ketahanan pangan, khususnya di daerah dengan keterbatasan lahan subur.

Berbagai pendekatan telah dikembangkan untuk mengatasi masalah salinitas di bidang pertanian. Ini termasuk teknik agronomi seperti konservasi tanah dan air, mulsa, dan sistem irigasi dan drainase yang lebih baik (Ondrasek et al., 2022). Intervensi kimia melibatkan penerapan amandemen organik dan mineral (Ondrasek et al., 2022). Pemuliaan varietas padi toleran garam telah diupayakan, dengan beberapa genotipe menunjukkan peningkatan toleransi pada tahap pembibitan (Safitri et al., 2018). Pendekatan genomik dan pemuliaan molekuler sedang dieksplorasi untuk mempercepat pengembangan kultivar yang toleran (Ismail & Horie, 2017). Metode biologis seperti membudidayakan spesies yang tahan garam, inokulasi bakteri, dan promosi mikoriza telah menunjukkan hasil yang menjanjikan (Ondrasek et al., 2022).

Salah satu strategi alternatif yang kian menarik perhatian adalah pendekatan biologis melalui pemanfaatan mikroba halotoleran. Bakteri pemacu pertumbuhan tanaman terkait halofit (HT-PGPB) dapat membentuk hubungan simbiosis dengan tanaman inang, mendorong toleransi salinitas dan mendorong pertumbuhan (Teo et al., 2022). PGPR halofilik ini telah menunjukkan harapan sebagai bio-inokulan untuk tanaman non-halofit dalam kondisi salin (Etesami & Beattie, 2018). Halobacteria pemacu pertumbuhan tanaman (PGPH) dapat merangsang pertumbuhan tanaman, meningkatkan ketahanan terhadap **stresor** biotik dan abiotik, dan meningkatkan kesuburan tanah (Masmoudi et al., 2023). Plant Growth Promoting Microorganisms (PGPM)

memainkan peran penting dalam meningkatkan toleransi tanaman terhadap cekaman abiotik, terutama salinitas. Mikroba ini, termasuk endofit dan bakteri rizosfer, menggunakan berbagai mekanisme untuk mendukung pertumbuhan tanaman dalam kondisi stres (Acharya et al., 2024; Lata et al., 2018). PGPM meningkatkan penyerapan hara, menghasilkan fitohormon seperti auksin dan giberelin, dan mengurangi kadar etilen akibat stres (Acharya et al., 2024; Egamberdieva et al., 2019). Mereka juga meningkatkan produksi osmoprotektan dan antioksidan, mengurangi kerusakan akibat garam (Acharya et al., 2024). Selain itu, PGPM mengaktifkan gen yang bertanggung jawab untuk menjaga keseimbangan ion, yang penting untuk kelangsungan hidup tanaman di lingkungan salin (Acharya et al., 2024). Mikroorganisme ini mampu hidup dan berfungsi dalam lingkungan bergaram tinggi serta memiliki potensi mendukung pertumbuhan tanaman melalui berbagai mekanisme, seperti pelarutan hara, produksi fitohormon, dan penurunan stres abiotik.

Artikel ini bertujuan untuk meninjau peran bakteri halotoleran dalam meningkatkan toleransi tanaman padi terhadap cekaman salinitas berdasarkan hasil-hasil penelitian yang telah dipublikasikan. Tinjauan ini diharapkan dapat memberikan wawasan ilmiah sebagai dasar pemanfaatan bakteri halotoleran dalam pengelolaan lahan salin secara berkelanjutan.

BAHAN DAN METODE

Artikel ini disusun berdasarkan kajian literatur yang bersumber dari berbagai publikasi ilmiah yang relevan dengan topik pemanfaatan bakteri halotoleran dalam meningkatkan toleransi tanaman padi terhadap cekaman salinitas. Penelusuran literatur dilakukan melalui database ilmiah seperti Scopus dan Google Scholar. Kata kunci yang digunakan dalam pencarian meliputi: *halotolerant bacteria*, *salinity stress*, *rice*, dan *salinity*.

Kriteria inklusi dalam pemilihan artikel meliputi: i) Artikel yang terbit dalam kurun waktu 2016 hingga 2025, ii) Fokus pada penggunaan mikroba halotoleran, terutama plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), iii) Mengkaji efeknya terhadap tanaman padi atau sistem pertanian di lahan salin. Sebanyak 67 artikel ilmiah yang memenuhi kriteria tersebut dianalisis secara kualitatif. Literatur yang dipilih mencakup studi *in vitro*, *in vivo*, maupun uji lapangan yang relevan. Proses analisis dilakukan dengan mengelompokkan informasi berdasarkan jenis bakteri, mekanisme kerja, serta dampaknya terhadap pertumbuhan dan toleransi padi terhadap stres salinitas.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Mikroba halotoleran pada tanah salin

Mikroba halotoleran merupakan kelompok mikroorganisme yang mampu bertahan dan tetap menjalankan fungsi biologisnya dalam kondisi salin sedang sampai ekstrem. Mikroba ini ditemukan di berbagai habitat seperti danau salin, sedimen, dan tanah (Patankar, 2021). Mikroorganisme ini memiliki kemampuan adaptif terhadap kadar garam tinggi tanpa kehilangan viabilitas dan aktivitas metabolisme. Mikroorganisme halofilik memiliki gen spesifik untuk regulasi osmolit, antiporter Na^+/H^+ , dan ATPase pengangkut H^+/Na^+ untuk mengatasi stres garam (Yang et al., 2022). Mikroorganisme ini, khususnya bakteri pemacu pertumbuhan tanaman (PGPB), dapat meningkatkan toleransi tanaman terhadap stres garam (Shilev, 2020).

Keberadaan mikroba halotoleran dalam tanah salin menjadi sangat penting karena kemampuannya dalam membantu pelarutan unsur hara, produksi zat pengatur tumbuh, serta detoksifikasi ion-ion garam yang bersifat toksik bagi tanaman. Keberadaan bakteri halotoleran pada tanah salin serta manfaat bakteri ini terhadap lingkungan dapat dilihat pada Tabel 1.

Tabel 1. Manfaat bakteri halotoleran pada tanah salin

No	Penulis & Tahun	Fokus Penelitian	Spesies/Kelompok Bakteri	Mekanisme Utama	Manfaat Bakteri Halotoleran
1	(Sunita et al., 2020)	Metabolit sekunder dari HT-PGPR	<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Arthrobacter</i>	Produksi EPS, VOCs, osmoprotektan	Mengurangi stres salinitas, meningkatkan keseimbangan ion & kesehatan tanaman
2	(Etesami & Beattie, 2018)	Eksplorasi PGPR dari halofit	PGPR halotoleran dari rizosfer halofit	Solubilisasi P, ACC deaminase, peningkatan ketahanan sistemik	Meningkatkan toleransi salinitas tanaman non-halofit
3	(Pallavi et al., 2023)	Isolasi PGPR dari hutan bakau Sundarban	<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Kocuria</i>	Solubilisasi Zn & P, produksi IAA, siderofor, antagonisme pathogen	Peningkatan pertumbuhan kacang polong dan perlindungan terhadap <i>Macrophomina phaseolina</i>
4	(Remonsellez et al., 2018)	Adaptasi <i>Exiguobacterium</i> terhadap salinitas	<i>Exiguobacterium</i> sp. SH31	Biofilm, osmoprotektan (glnA, gbsA), motilitas, ekspresi gen stress	Tahan hingga 50 g/L NaCl, potensi aplikasi di lingkungan ekstrem
5	(Khumairah et al., 2022)	Efek H-PGPR terhadap padi di tanah salin	<i>Pseudomonas stutzeri</i> , <i>Klebsiella pneumoniae</i>	Produksi IAA, nitrogenase, peningkatan tinggi dan berat tanaman	Meningkatkan fiksasi nitrogen dan toleransi garam pada padi
6	(Ahmed et al., 2018)	Metagenomik mikroba tanah salin	Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria	Gen osmotoleran (GSDH, STK_Pknb, BCAA_ABCtp)	Potensi pengembangan tanaman transgenik toleran garam
7	(Guevara-Luna et al., 2024)Guevara-Luna et al., 2024	Keanekaragaman mikroba di zona geotermal	<i>Bacillus</i> , <i>Halomonas</i> , <i>Staphylococcus</i> , dll.	Produksi EPS, IAA, siderofor, PHB	Potensi industri bioplastik & biofertilizer di lingkungan salin

Salinisasi tanah memengaruhi sekitar 6,5% tanah subur dan marginal di dunia, mengancam ketahanan pangan dan fungsi

ekosistem (Shokri et al., 2024; Tedeschi et al., 2023). Faktor alam (iklim, litologi, topografi) dan aktivitas manusia (pertanian irigasi) berkontribusi terhadap masalah ini (Stavi et

al., 2021). Berbagai pendekatan telah dilakukan untuk mengurangi dampak negatif salinitas terhadap tanaman, salah satunya adalah pemanfaatan bakteri halotoleran yang memiliki kemampuan mendukung pertumbuhan tanaman atau disebut *Plant Growth Promoting Rhizobacteria* (PGPR). Review terhadap tujuh jurnal internasional mengungkapkan bahwa bakteri halotoleran memiliki peran penting dalam adaptasi tanaman terhadap stres salinitas melalui berbagai mekanisme biokimia dan fisiologis.

Beberapa spesies yang sering dilaporkan antara lain *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Exiguobacterium*, *Halomonas*, dan *Klebsiella*, yang menunjukkan potensi dalam menghasilkan metabolit sekunder seperti eksopolisakarida (EPS), volatile organic compounds (VOCs), indole acetic acid (IAA), siderofor, serta enzim dan protein adaptif lainnya. Metabolit ini berfungsi sebagai pelindung sel mikroba maupun sel tanaman terhadap tekanan osmotik akibat salinitas, serta memperkuat sistem pertahanan tanaman melalui mekanisme fisiologis seperti peningkatan keseimbangan ion, pembentukan biofilm, dan sintesis ACC deaminase untuk menekan etilen stres.

Penelitian Sunita et al. (2020) dan Etesami & Beattie (2018) menekankan pentingnya metabolit sekunder dari HT-PGPR dalam mengatasi stres salinitas, baik secara langsung pada fisiologi tanaman maupun melalui modifikasi rizosfer. Penelitian lapangan yang dilakukan oleh Khumairah et al. (2022) menunjukkan aplikasi praktis PGPR seperti *Pseudomonas stutzeri* dan *Klebsiella pneumoniae* yang terbukti mampu meningkatkan tinggi tanaman, berat kering, serta efisiensi fiksasi nitrogen pada padi di lahan salin. Hal ini menegaskan potensi nyata penggunaan bioinokulan berbasis PGPR dalam sistem pertanian berkelanjutan.

Di sisi lain, pendekatan eksploratif yang dilakukan oleh Ahmed et al. (2018) dengan metagenomik memperlihatkan bahwa gen-gen osmotoleran seperti *GSDH*, *STK_PknB*, dan *BACA_ABCtp* dapat diidentifikasi dan dikembangkan sebagai alat molekuler untuk ketahanan terhadap garam. Pendekatan ini memperkuat dasar ilmiah untuk pemanfaatan teknik rekayasa genetika atau seleksi mikroba lokal yang sesuai dengan ekosistem tertentu.

Selain manfaat agronomis, bakteri halotoleran juga menawarkan nilai tambah dari sisi bioteknologi industri. Seperti dilaporkan oleh Guevara-Luna et al. (2024), beberapa isolat dari kawasan geotermal “Los Negritos” mampu memproduksi biopolimer seperti EPS dan PHB (polyhydroxybutyrate) yang penting untuk produksi bioplastik ramah lingkungan. Ini membuka peluang pemanfaatan bakteri halotoleran tidak hanya untuk sektor pertanian, tetapi juga industri bioekonomi berbasis lingkungan.

Secara keseluruhan, hasil review literatur ini menegaskan bahwa bakteri halotoleran tidak hanya berfungsi sebagai agen peredam stres salinitas, tetapi juga sebagai sumber metabolit fungsional dengan potensi luas dalam pertanian dan industri. Integrasi antara eksplorasi isolat lokal, aplikasi lapangan, dan pendekatan molekuler akan menjadi strategi masa depan dalam pengelolaan tanah salin dan peningkatan produktivitas pertanian berkelanjutan.

Peranan bakteri halotoleran dalam meningkatkan toleransi padi terhadap cekaman salinitas

Cekaman salinitas merupakan salah satu faktor pembatas utama dalam budidaya padi, terutama di wilayah pesisir dan lahan irigasi yang terdegradasi. Stres ini berdampak buruk pada produksi padi, yang menyebabkan berkurangnya pertumbuhan, hasil, dan luas lahan subur (Dewi et al., 2022; Gopalakrishnan et al., 2020; Irwandhi et al., 2024). Salinitas tanah berdampak negatif terhadap pertumbuhan tanaman, produktivitas, dan efisiensi penyerapan hara, terutama pada padi yang sensitif terhadap garam (Alkharabsheh et al., 2021). Pendekatan biologis menjadi alternatif yang menjanjikan dalam mengatasi masalah ini, salah satunya melalui pemanfaatan bakteri halotoleran.

Bakteri halotoleran adalah mikroorganisme yang mampu bertahan hidup dengan atau tanpa garam, berbeda dari bakteri halofilik yang membutuhkan kadar garam tinggi untuk hidup (Nazhifan et al., 2023). Mikroorganisme ini ditemukan di berbagai lingkungan salin seperti tambak garam, danau hipersalin, dan ekosistem mangrove (Nazhifan et al., 2023; Ruginescu et al., 2020; Sumardi et al., 2020). Bakteri halotoleran menunjukkan

potensi bioteknologi yang signifikan, terutama dalam produksi enzim hidrolitik seperti protease, lipase, dan amilase yang toleran garam (Ruginescu et al., 2020; Sumardi et al., 2020). Spesies bakteri halotoleran diisolasi dari berbagai habitat, termasuk danau salin (Remonsellez et al., 2018), ekosistem mangrove (Sumardi et al., 2020), dan tanah salin (Khumairah et al.,

2022). Bakteri ini bermanfaat meningkatkan penyerapan nutrisi, menjaga homeostasis ionik, dan meningkatkan efisiensi penggunaan air pada tanaman (Evelin et al., 2019; Ilangumaran & Smith, 2017). Integrasi bakteri halotoleran ke dalam sistem pertanian padi dinilai sebagai strategi berkelanjutan untuk meningkatkan ketahanan tanaman terhadap cekaman salin yang dapat dilihat pada Tabel 2.

Tabel 2. Peranan Bakteri Halotoleran untuk Meningkatkan Toleransi Padi terhadap Cekaman Salinitas

No	Penulis dan Tahun	Spesies Bakteri Halotoleran	Tanaman Uji / Lingkungan	Mekanisme Toleransi Salinitas	Hasil Utama
1	(Remonsellez et al., 2018)	<i>Exiguobacterium</i> sp. SH31	Sedimen Salar de Huasco (Chile)	Produksi biofilm, motilitas berkurang, ekspresi gen osmoregulasi (e.g., <i>glnA</i> , <i>opuBA</i> , <i>gbsA</i>)	Bertahan pada salinitas tinggi (50 g/L NaCl), meningkatkan ketahanan lingkungan ekstrim
2	(V. K. Patel et al., 2018)	<i>Exiguobacterium profundum</i> PHM11	Tidak spesifik (uji in vitro)	Akumulasi L-prolin, produksi IAA, ekspresi gen karotenoid dan adaptasi metabolik	Toleransi hingga 1500 mM NaCl, produksi biomassa dan senyawa antioksidan meningkat
3	(Shilev, 2020)	Beragam PGPB halotoleran	Berbagai tanaman (tomat, kapas, canola)	Produksi hormon tumbuh, solubilisasi hara, dan pelepasan senyawa sinyal	Peningkatan pertumbuhan dan toleransi fisiologis terhadap salinitas
4	(Aizaz et al., 2023)	GREB3, GRRB3, SPSB2	Gandum	Produksi IAA, fosfatase, dan siderofor; meningkatkan antioksidan dan ekspresi gen WDREB2	Peningkatan panjang akar dan tunas (hingga 24%) pada 300 mM NaCl
5	(Etesami & Beattie, 2018)	PGPR dari halofit	Beragam tanaman non-halofit	Akumulasi osmolit kompatibel, solubilisasi hara, pengurangan ROS	Menunjukkan efektivitas dalam meningkatkan toleransi garam tanaman budidaya
6	(Ramasamy & Mahawar, 2023)	Beragam bakteri halotoleran	Tanaman pangan umum	Produksi fitohormon, pengaturan osmotik, dan peningkatan aktivitas antioksidan	PGPR halotoleran mendukung keberlanjutan pertanian di lahan salin

7	(Sharma et al., 2016)	<i>Klebsiella</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Agrobacterium</i> , <i>Ochrobactrum</i>	Kacang tanah (<i>Arachis hypogaea</i>)	Produksi IAA, fiksasi N, ACC deaminase, dan aktivitas anti-ROS	Peningkatan pertumbuhan, kandungan N, dan toleransi garam (hingga 8% NaCl)
8	(N. Aini et al., 2023)	<i>Bacillus sp.</i> , <i>Bacillus megaterium</i> , <i>Streptomyces sp.</i>	Jagung (di lahan salin Lamongan)	Meningkatkan klorofil, berat kering, dan serapan unsur hara (N dan Na)	Peningkatan hasil tongkol (108%) dan toleransi terhadap tanah salin
9	(Khumairah et al., 2022)	<i>Pseudomonas stutzeri</i> , <i>Klebsiella pneumoniae</i>	Padi	Produksi IAA, nitrogenase, dan peningkatan panjang akar-tunas	Meningkatkan pertumbuhan padi di bawah stres salinitas (uji 150 mM NaCl)

Bakteri halotoleran memiliki mekanisme unik untuk mengurangi dampak salinitas tanah melalui proses biologis, kimia, dan fisik yang mengurangi dampak ion garam beracun pada tanah dan tanaman. Mekanisme kuncinya adalah produksi eksopolisakarida (EPS), yang membentuk biofilm pelindung (Bhagat et al., 2021; Morcillo & Manzanera, 2021). Bakteri penghasil EPS meningkatkan toleransi garam dengan mengikat ion natrium dalam tanah, mencegah penyerapannya oleh tanaman dan meningkatkan penyerapan nutrisi (Bhagat et al., 2021; Hidri et al., 2023). Senyawa lengket ini meningkatkan agregasi tanah, permeabilitas air, dan kesuburan sambil mempertahankan aktivitas metabolisme tanaman di bawah tekanan (Bhagat et al., 2021). Rhizobakteri pemacu pertumbuhan tanaman halotoleran menghasilkan berbagai metabolit sekunder termasuk EPS, osmoprotektan, dan senyawa organik volatil yang memperbaiki stres salinitas (Kumar et al., 2020; Sunita et al., 2020). Studi menunjukkan bahwa gugus fungsi EPS dapat mengkelat ion Na⁺, sehingga mengurangi paparan tanaman terhadap garam beracun (Shultana et al., 2020). Bakteri ini secara signifikan meningkatkan parameter pertumbuhan, fotosintesis, dan hasil tanaman dalam kondisi salin (Saberri Riseh et al., 2021; Shultana et al., 2020, 2022).

Penelitian Aizaz et al. (2023) menunjukkan bahwa inokulasi bakteri halotoleran dapat meningkatkan panjang tunas hingga 24% dan panjang akar secara signifikan dalam kondisi stres salinitas. Beberapa strain bakteri seperti *Exiguobacterium sp.*, *Pseudomonas stutzeri*, *Klebsiella pneumoniae*,

dan *Bacillus spp.* telah terbukti mampu beradaptasi pada kondisi salinitas tinggi dan secara aktif membantu tanaman bertahan dalam kondisi tersebut. Konsorsium mikroba yang mengandung spesies *Bacillus*, *Delftia*, *Enterobacter*, dan *Achromobacter* meningkatkan parameter pertumbuhan tomat lebih dari 100% dalam kondisi salinitas (Kapadia et al., 2022). Bakteri ini berfungsi dengan meningkatkan homeostasis ion, mengurangi penyerapan natrium, meningkatkan perolehan kalium, dan menghasilkan osmoprotektan dan antioksidan (Nawaz et al., 2020; Yasmin et al., 2020).

Penelitian Remonsellez et al. (2018) dan V. K. Patel et al. (2018) menunjukkan bahwa *Exiguobacterium* mampu merespons tekanan osmotik melalui produksi senyawa kompatibel seperti prolin, serta regulasi gen terkait biofilm, motilitas, dan metabolisme osmoregulasi. Biofilm yang dihasilkan juga berperan dalam meningkatkan kelangsungan hidup bakteri di lingkungan ekstrem, sekaligus memperkuat hubungan simbiosis dengan akar tanaman.

Bakteri halotoleran juga terbukti meningkatkan aktivitas fisiologis tanaman melalui produksi fitohormon seperti IAA (indole-3-acetic acid), serta pelarutan fosfat dan produksi siderofor (Aizaz et al., 2023; Khumairah et al., 2022). Keberadaan bakteri ini memberikan pengaruh pada peningkatan panjang akar dan tunas, berat kering tanaman, dan serapan hara yang lebih baik. Temuan ini menguatkan bahwa aktivitas metabolik bakteri mampu memperbaiki serapan unsur hara yang biasanya terganggu oleh salinitas.

Selain peningkatan pertumbuhan, bakteri halotoleran juga memperkuat sistem pertahanan tanaman terhadap stres oksidatif. Sharma et al. (2016) dan Ramasamy & Mahawar (2023) menjelaskan keberadaan enzim antioksidan dan senyawa penetral ROS (Reactive oxygen species) yang dipicu oleh bakteri halotoleran dapat mencegah kerusakan sel tanaman akibat tekanan salin. Dari segi aplikatif, hasil penelitian N. Aini et al. (2023) pada lahan salin di Lamongan menunjukkan bahwa penggunaan isolat bakteri lokal (seperti *Bacillus megaterium* dan *Streptomyces sp.*) tidak hanya meningkatkan hasil tanaman secara signifikan, tetapi juga memperbaiki serapan nutrisi penting. Efektivitas ini menunjukkan potensi besar pemanfaatan mikroba lokal sebagai bioinokulan dalam sistem pertanian lahan salin.

Secara khusus, penelitian Khumairah et al. (2022) menggunakan padi sebagai tanaman uji memberikan bukti langsung bahwa bakteri halotoleran dari jenis *Pseudomonas* dan *Klebsiella* mampu meningkatkan pertumbuhan padi di bawah cekaman salinitas tinggi, sekaligus memperbaiki fiksasi nitrogen yang biasanya terganggu akibat tekanan garam. Secara umum, semua studi di atas memperkuat bahwa pemanfaatan bakteri halotoleran sebagai agen hayati dapat menjadi pendekatan ekologis dan berkelanjutan dalam sistem pertanian di lahan salin. Penggunaan bakteri ini tidak hanya mendorong pertumbuhan tanaman secara langsung, tetapi juga memperbaiki kondisi tanah dan efisiensi fisiologis tanaman terhadap cekaman lingkungan.

Tantangan dan peluang penelitian masa depan

Pemanfaatan bakteri halotoleran menunjukkan potensi besar yaitu mampu menurunkan menurunkan EC tanah dari 6,22 menjadi 5,07 dS·m⁻¹ (Khalifa et al., 2021) dan meningkatkan toleransi padi terhadap cekaman salinitas (Aini et al., 2022; Simarmata et al., 2023), namun implementasi teknologi ini di lapangan masih menghadapi berbagai tantangan. Salah satu kendala utama adalah efektivitas mikroorganisme pemacu pertumbuhan tanaman sangat bervariasi tergantung pada strain bakteri, kondisi pertumbuhan, dan faktor lingkungan (Ouyabe

et al., 2020), viabilitas mikroba selama penyimpanan, pengangkutan, dan aplikasi lapangan, yang berkontribusi pada kinerja biofertilizer yang tidak konsisten (Fadiji et al., 2024), praktik pengelolaan hama dan variasi musiman (Wiyono et al., 2020) serta kondisi tanah, iklim, dan komunitas mikroba asli (Doni et al., 2022; Naamala & Smith, 2020).

Tantangan lain muncul dari keterbatasan informasi mengenai mekanisme molekuler dan metabolik bakteri halotoleran dalam memodulasi toleransi tanaman terhadap salinitas. Bakteri ini menggunakan berbagai mekanisme molekuler, termasuk sintesis osmoprotektan, eksopolisakarida, dan senyawa organik volatil untuk memperbaiki stres salinitas (Sunita et al., 2020). Gen-gen kunci yang terlibat meliputi gen untuk sintesis IAA (70%), siderofor (60%), osmoprotektan (80%), dan homeostasis ion (80%) (Zamanzadeh-Nasrabadi et al., 2023). Namun, masih terdapat kesenjangan pengetahuan yang signifikan mengenai mekanisme molekuler yang mendasari interaksi tumbuhan-bakteri dalam kondisi stres garam (Giannelli et al., 2023; Miller & Nielsen, 2021), sehingga diperlukan pendekatan omik tingkat lanjut untuk memahami sepenuhnya proses pensinyalan interkingdom yang kompleks ini (Ullah et al., 2021).

Meskipun demikian, peluang penelitian masa depan sangat terbuka lebar. Pendekatan multi-omik (genomik, proteomik, dan metabolomik) dapat digunakan untuk mengungkap mekanisme adaptasi bakteri halotoleran dan peranannya dalam menginduksi toleransi salinitas pada padi secara lebih komprehensif (Balasubramaniam et al., 2023; Sunita et al., 2020). Selain itu, integrasi teknologi bioteknologi dan rekayasa mikroba dapat diarahkan untuk menghasilkan konsorsium mikroba yang lebih efektif dan spesifik terhadap kondisi lahan tertentu. Uji lapangan dalam berbagai agroekosistem juga penting untuk memastikan aplikasi yang luas dan berkelanjutan.

Di masa depan, pengembangan pupuk hayati berbasis bakteri halotoleran yang terstandar dan ramah lingkungan menjadi arah strategis dalam pertanian berkelanjutan.

KESIMPULAN DAN SARAN

Kesimpulan

Bakteri halotoleran memiliki peran penting dalam menekan dampak negatif salinitas terhadap tanah dan tanaman. Mekanisme utamanya meliputi produksi eksopolisakarida (EPS) yang mengikat ion Na^+ , biosorpsi dan presipitasi ion garam, produksi asam organik yang menukar ion Na^+ dengan $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$, serta sintesis osmolit kompatibel yang melindungi sel dari cekaman osmotik. Selain itu, bakteri ini juga bertindak sebagai Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) dengan menghasilkan hormon pertumbuhan dan enzim ACC deaminase, sehingga meningkatkan pertumbuhan akar, serapan hara, dan ketahanan tanaman terhadap cekaman salin.

Berbagai penelitian menunjukkan efektivitas nyata secara kuantitatif. Misalnya, *Bacillus cereus* mampu menurunkan EC tanah hingga $\pm 19\%$ dan bila dikombinasi dengan L-triptofan mencapai $\pm 32\%$. Konsorsium *Azospirillum lipoferum* dan *Bacillus circulans* dengan fosfogypsum mampu menurunkan EC sebesar 18–22% pada lahan salin. *Pseudomonas stutzeri* dan *Klebsiella pneumoniae* terbukti meningkatkan pertumbuhan padi pada kondisi 150 mM NaCl, sedangkan *Bacillus* sp. dan *Streptomyces* sp. lokal Indonesia meningkatkan hasil jagung

hingga lebih dari 100% pada tanah salin sedang. Untuk salinitas ekstrem, *Exiguobacterium* sp. dapat bertahan hingga 1500 mM NaCl, menjadikannya kandidat potensial untuk bioinokulan di lahan sangat asin.

Dengan demikian penerapan bakteri halotoleran baik secara tunggal maupun dalam bentuk konsorsium, serta bila perlu dikombinasikan dengan amelioran tanah, memberikan peluang nyata untuk menurunkan salinitas tanah, memperbaiki kesuburan, dan meningkatkan produktivitas tanaman pada lahan pesisir.

Saran

Diperlukan penelitian lanjutan secara in vivo untuk menguji efektivitas bakteri halotoleran pada berbagai kondisi lahan salin. Isolasi dan formulasi konsorsium bakteri lokal perlu dikembangkan menjadi biofertilizer yang aplikatif dan ramah lingkungan seperti *Pseudomonas* dan *Klebsiella* untuk padi pesisir, *Bacillus* lokal untuk salin sedang, serta *Bacillus* konsorsium dengan amelioran Ca untuk salin berat. Integrasi bioteknologi ini sangat disarankan guna meningkatkan produktivitas padi secara optimal dalam praktik pertanian berkelanjutan di wilayah pesisir.

DAFTAR PUSTAKA

- Acharya, B. R., Gill, S. P., Kaundal, A., & Sandhu, D. (2024). Strategies for combating plant salinity stress: the potential of plant growth-promoting microorganisms. *Frontiers in Plant Science*, 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1406913>
- Ahmed, V., Verma, M. K., Gupta, S., Mandhan, V., & Chauhan, N. S. (2018). Metagenomic Profiling of Soil Microbes to Mine Salt Stress Tolerance Genes. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00159>
- Aini, L., Aini, N., Yamika, W., & Setiawan, A. (2022). Screening of Plant Growth-Promoting Halotolerant Bacteria Isolated from Weeds Rhizosphere Grown in Saline Soil. *AGRIVITA Journal of Agricultural Science*. <https://doi.org/10.17503/agrivita.v44i2.3756>
- Aini, N., Yamika, W. S. D., Kurniasari, N., Nugroho, A., & Aini, L. Q. (2023). The effect of halotolerant bacteria isolated from saline soil on the growth and yield of maize in saline soil. *Journal of Degraded and Mining Lands Management*, 10(3), 4341. <https://doi.org/10.15243/jdmlm.2023.103.4341>
- Aizaz, M., Lubna, Ahmad, W., Khan, I., Asaf, S., Bilal, S., Jan, R., Asif, S., Waqas, M., Khan, A. L., Kim, K.-M., & AL-Harrasi, A. (2023). Exploring the potential of

- halotolerant bacteria from coastal regions to mitigate salinity stress in wheat: physiological, molecular, and biochemical insights. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.122473>
- Alkharabsheh, H. M., Seleiman, M. F., Hewedy, O. A., Battaglia, M. L., Jalal, R. S., Alhammad, B. A., Schillaci, C., Ali, N., & Al-Doss, A. (2021). Field Crop Responses and Management Strategies to Mitigate Soil Salinity in Modern Agriculture: A Review. *Agronomy*, 11(11), 2299. <https://doi.org/10.3390/agronomy11112299>
- Balasubramaniam, T., Shen, G., Esmaeili, N., & Zhang, H. (2023). Plants' Response Mechanisms to Salinity Stress. *Plants*, 12(12), 2253. <https://doi.org/10.3390/plants12122253>
- Bhagat, N., Raghav, M., Dubey, S., & Bedi, N. (2021). Bacterial Exopolysaccharides: Insight into Their Role in Plant Abiotic Stress Tolerance. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 31(8), 1045–1059. <https://doi.org/10.4014/jmb.2105.05009>
- Chele, K. H., Tinte, M. M., Piater, L. A., Dubery, I. A., & Tugizimana, F. (2021). Soil Salinity, a Serious Environmental Issue and Plant Responses: A Metabolomics Perspective. *Metabolites*, 11(11), 724. <https://doi.org/10.3390/metabo11110724>
- Dewi, E. S., Abdulai, I., Bracho-Mujica, G., & Rötter, R. P. (2022). Salinity Constraints for Small-Scale Agriculture and Impact on Adaptation in North Aceh, Indonesia. *Agronomy*, 12(2), 341. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020341>
- Doni, F., Suhaimi, N. S. M., Mispan, M. S., Fathurrahman, F., Marzuki, B. M., Kusmoro, J., & Uphoff, N. (2022). Microbial Contributions for Rice Production: From Conventional Crop Management to the Use of 'Omics' Technologies. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(2), 737. <https://doi.org/10.3390/ijms23020737>
- Egamberdieva, D., Wirth, S., Bellingrath-Kimura, S. D., Mishra, J., & Arora, N. K. (2019). Salt-Tolerant Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Enhancing Crop Productivity of Saline Soils. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02791>
- Etesami, H., & Beattie, G. A. (2018). Mining Halophytes for Plant Growth-Promoting Halotolerant Bacteria to Enhance the Salinity Tolerance of Non-halophytic Crops. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00148>
- Evelin, H., Devi, T. S., Gupta, S., & Kapoor, R. (2019). Mitigation of Salinity Stress in Plants by Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: Current Understanding and New Challenges. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00470>
- Fadiji, A. E., Xiong, C., Egidi, E., & Singh, B. K. (2024). Formulation challenges associated with microbial biofertilizers in sustainable agriculture and paths forward. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 3(3). <https://doi.org/10.1002/sae2.70006>
- Formentin, E. (2017). Salt Tolerance in Crops: Not Only a Matter of Gene Regulation. *Plant Physiology*, 174(3), 1287–1288. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00747>
- Giannelli, G., Potestio, S., & Visioli, G. (2023). The Contribution of PGPR in Salt Stress Tolerance in Crops: Unravelling the Molecular Mechanisms of Cross-Talk between Plant and Bacteria. *Plants*, 12(11), 2197. <https://doi.org/10.3390/plants12112197>

- Gopalakrishnan, T., Kumar, L., & Mikunthan, T. (2020). Assessment of Spatial and Temporal Trend of Groundwater Salinity in Jaffna Peninsula and Its Link to Paddy Land Abandonment. *Sustainability*, 12(9), 3681. <https://doi.org/10.3390/su12093681>
- Guevara-Luna, J., Arroyo-Herrera, I., Tapia-García, E. Y., Estrada-de los Santos, P., Ortega-Nava, A. J., & Vásquez-Murrieta, M. S. (2024). Diversity and Biotechnological Potential of Cultivable Halophilic and Halotolerant Bacteria from the “Los Negritos” Geothermal Area. *Microorganisms*, 12(3), 482. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030482>
- Hanin, M., Ebel, C., Ngom, M., Laplaze, L., & Masmoudi, K. (2016). New Insights on Plant Salt Tolerance Mechanisms and Their Potential Use for Breeding. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01787>
- Hidri, R., Metoui-Ben Mahmoud, O., Zorrig, W., Azcon, R., Abdelly, C., & Debez, A. (2023). The halotolerant rizhobacterium *Glutamicibacter* sp. alleviates salt impact on *Phragmites australis* by producing exopolysaccharides and limiting plant sodium uptake. *Plant Direct*, 7(10). <https://doi.org/10.1002/pld3.535>
- Ilangumaran, G., & Smith, D. L. (2017). Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Amelioration of Salinity Stress: A Systems Biology Perspective. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01768>
- Irwandhi, I., Khumairah, F. H., Sofyan, E. T., Ukit, U., Satria, R. E., Salsabilla, A., Sauri, M. S., & Simarmata, T. (2024). Innovative Regenerative Technologies for Enhancing Resilience in Salinity-Stressed Rice Fields Along the Indonesian Coast: Promoting Net-Zero Farming Practices to Adapt to Climate Change. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 3(4). <https://doi.org/10.1002/sae2.70026>
- Ismail, A. M., & Horie, T. (2017). Genomics, Physiology, and Molecular Breeding Approaches for Improving Salt Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 68(1), 405–434. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040936>
- Kapadia, C., Patel, N., Rana, A., Vaidya, H., Alfarraj, S., Ansari, M., Gafur, A., Pocai, P., & Sayyed, R. (2022). Evaluation of Plant Growth-Promoting and Salinity Ameliorating Potential of Halophilic Bacteria Isolated From Saline Soil. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.946217>
- Khalifa, T., Elbagory, M., & Omara, A. E.-D. (2021). Salt Stress Amelioration in Maize Plants through Phosphogypsum Application and Bacterial Inoculation. *Plants*, 10(10), 2024. <https://doi.org/10.3390/plants10102024>
- Khumairah, F. H., Setiawati, M. R., Fitriatin, B. N., Simarmata, T., Alfaraj, S., Ansari, M. J., Enshasy, H. A. El, Sayyed, R. Z., & Najafi, S. (2022). Halotolerant Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Isolated From Saline Soil Improve Nitrogen Fixation and Alleviate Salt Stress in Rice Plants. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.905210>
- Kumar, A., Singh, S., Gaurav, A. K., Srivastava, S., & Verma, J. P. (2020). Plant Growth-Promoting Bacteria: Biological Tools for the Mitigation of Salinity Stress in Plants. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01216>
- Lata, R., Chowdhury, S., Gond, S. K., & White, J. F. (2018). Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Letters in Applied*

- Microbiology*, 66(4), 268–276.
<https://doi.org/10.1111/lam.12855>
- Masmoudi, F., Alsafran, M., Jabri, H. AL, Hosseini, H., Trigui, M., Sayadi, S., Tounsi, S., & Saadaoui, I. (2023). Halobacteria-Based Biofertilizers: A Promising Alternative for Enhancing Soil Fertility and Crop Productivity under Biotic and Abiotic Stresses—A Review. *Microorganisms*, 11(5), 1248. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051248>
- Miller, A. K., & Nielsen, B. L. (2021). Analysis of Gene Expression Changes in Plants Grown in Salty Soil in Response to Inoculation with Halophilic Bacteria. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(7), 3611. <https://doi.org/10.3390/ijms22073611>
- Morcillo, R., & Manzanera, M. (2021). The Effects of Plant-Associated Bacterial Exopolysaccharides on Plant Abiotic Stress Tolerance. *Metabolites*, 11(6), 337. <https://doi.org/10.3390/metabo11060337>
- Naamala, J., & Smith, D. L. (2020). Relevance of Plant Growth Promoting Microorganisms and Their Derived Compounds, in the Face of Climate Change. *Agronomy*, 10(8), 1179. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081179>
- Nasrudin, N., Wahyudhi, A., & Gian, A. (2022). KARAKTERISTIK PERTUMBUHAN DAN HASIL DUA VARIETAS PADI TERCEKAM GARAM NaCl. *Jurnal Agrotek Tropika*, 10(1), 111. <https://doi.org/10.23960/jat.v10i1.5193>
- Nawaz, A., Shahbaz, M., Asadullah, Imran, A., Marghoob, M. U., Imtiaz, M., & Mubeen, F. (2020). Potential of Salt Tolerant PGPR in Growth and Yield Augmentation of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Under Saline Conditions. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.02019>
- Nazhifan, S. F., Dewi, K., & Asih, E. N. N. (2023). Bakteri halofilik dan halotoleran dari air baku tambak garam Universitas Trunojoyo Madura. *Jurnal Pengolahan Hasil Perikanan Indonesia*, 26(1), 67–76. <https://doi.org/10.17844/jphpi.v26i1.44536>
- Oelviani, R., Adiyoga, W., Mahatma Yuda Bakti, I. G., Suhendrata, T., Malik, A., Chanifah, C., Samijan, S., Sahara, D., Arif Sutanto, H., Wulanjari, M. E., Utomo, B., Susila, A., Kurnia Jatuningtyas, R., & Sihombing, Y. (2024). Climate Change Driving Salinity: An Overview of Vulnerabilities, Adaptations, and Challenges for Indonesian Agriculture. *Weather, Climate, and Society*, 16(1), 29–49. <https://doi.org/10.1175/WCAS-D-23-0025.1>
- Ondrasek, G., Rathod, S., Manohara, K. K., Gireesh, C., Anantha, M. S., Sakhare, A. S., Parmar, B., Yadav, B. K., Bandumula, N., Raihan, F., Zielińska-Chmielewska, A., Meriño-Gergichevich, C., Reyes-Díaz, M., Khan, A., Panfilova, O., Seguel Fuentealba, A., Romero, S. M., Nabil, B., Wan, C. (Craig), ... Horvatinec, J. (2022). Salt Stress in Plants and Mitigation Approaches. *Plants*, 11(6), 717. <https://doi.org/10.3390/plants11060717>
- Ouyabe, M., Irie, K., Tanaka, N., Kikuno, H., Pachakkil, B., & Shiwachi, H. (2020). Response of Upland Rice (*Oryza sativa* L.) Inoculated with Non-Native Plant Growth-Promoting Bacteria. *Agronomy*, 10(6), 903. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060903>
- Pallavi, Mishra, R. K., Sahu, P. K., Mishra, V., Jamal, H., Varma, A., & Tripathi, S. (2023). Isolation and characterization of halotolerant plant growth promoting rhizobacteria from mangrove region of

- Sundarbans, India for enhanced crop productivity. *Frontiers in Plant Science*, 14.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.112234>
7
- Patankar, V. P. Z. M. P. (2021). Physiological aspects of the halophilic and halotolerant fungi, and their potential applications. *Novel Research in Microbiology Journal*, 5(5), 1371–1391.
<https://doi.org/10.21608/nrmj.2021.1993>
15
- Patel, M., Vurukonda, S. S. K. P., & Patel, A. (2023). Multi-trait Halotolerant Plant Growth-promoting Bacteria Mitigate Induced Salt Stress and Enhance Growth of Amaranthus Viridis. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 23, 1860–1883. <https://doi.org/10.1007/s42729-023-01143-4>
- Patel, V. K., Srivastava, R., Sharma, A., Srivastava, A. K., Singh, S., Srivastava, A. K., Kashyap, P. L., Chakdar, H., Pandiyan, K., Kalra, A., & Saxena, A. K. (2018). Halotolerant Exiguobacterium profundum PHM11 Tolerate Salinity by Accumulating L-Proline and Fine-Tuning Gene Expression Profiles of Related Metabolic Pathways. *Frontiers in Microbiology*, 9.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00423>
3
- Ramasamy, K. P., & Mahawar, L. (2023). Coping with salt stress-interaction of halotolerant bacteria in crop plants: A mini review. *Frontiers in Microbiology*, 14.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1077561>
- Remonsellez, F., Castro-Severyn, J., Pardo-Esté, C., Aguilar, P., Fortt, J., Salinas, C., Barahona, S., León, J., Fuentes, B., Areche, C., Hernández, K. L., Aguayo, D., & Saavedra, C. P. (2018). Characterization and Salt Response in Recurrent Halotolerant Exiguobacterium sp. SH31 Isolated From Sediments of Salar de Huasco, Chilean Altiplano. *Frontiers in Microbiology*, 9.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02228>
8
- Rodríguez Coca, L. I., García González, M. T., Gil Unday, Z., Jiménez Hernández, J., Rodríguez Jáuregui, M. M., & Fernández Cancio, Y. (2023). Effects of Sodium Salinity on Rice (Oryza sativa L.) Cultivation: A Review. *Sustainability*, 15(3), 1804.
<https://doi.org/10.3390/su15031804>
- Ruginescu, R., Gomoiu, I., Popescu, O., Cojoc, R., Neagu, S., Lucaci, I., Batrinescu-Moteau, C., & Enache, M. (2020). Bioprospecting for Novel Halophilic and Halotolerant Sources of Hydrolytic Enzymes in Brackish, Saline and Hypersaline Lakes of Romania. *Microorganisms*, 8(12), 1903.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8121903>
- Saberi Riseh, R., Ebrahimi-Zarandi, M., Tamanadar, E., Moradi Pour, M., & Thakur, V. K. (2021). Salinity Stress: Toward Sustainable Plant Strategies and Using Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Encapsulation for Reducing It. *Sustainability*, 13(22), 12758.
<https://doi.org/10.3390/su132212758>
- Safitri, H., Purwoko, B. S., Dewi, I. S., & Ardie, S. W. (2018). SALINITY TOLERANCE OF SEVERAL RICE GENOTYPES AT SEEDLING STAGE. *Indonesian Journal of Agricultural Science*, 18(2), 63.
<https://doi.org/10.21082/ijas.v18n2.2017.p63-68>
- Shahid, M. A., Sarkhosh, A., Khan, N., Balal, R. M., Ali, S., Rossi, L., Gómez, C., Mattson, N., Nasim, W., & Garcia-Sanchez, F. (2020). Insights into the Physiological and Biochemical Impacts of Salt Stress on Plant Growth and Development. *Agronomy*, 10(7), 938.

- <https://doi.org/10.3390/agronomy10070938>
- Sharma, S., Kulkarni, J., & Jha, B. (2016). Halotolerant Rhizobacteria Promote Growth and Enhance Salinity Tolerance in Peanut. *Frontiers in Microbiology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01600>
- Shilev, S. (2020). Plant-Growth-Promoting Bacteria Mitigating Soil Salinity Stress in Plants. *Applied Sciences*, 10(20), 7326. <https://doi.org/10.3390/app10207326>
- Shokri, N., Hassani, A., & Sahimi, M. (2024). Multi-Scale Soil Salinization Dynamics From Global to Pore Scale: A Review. *Reviews of Geophysics*, 62(4). <https://doi.org/10.1029/2023RG000804>
- Shultana, R., Tan Kee Zuan, A., Yusop, M. R., Mohd Saud, H., & Ayanda, A. F. (2020). Effect of Salt-Tolerant Bacterial Inoculations on Rice Seedlings Differing in Salt-Tolerance under Saline Soil Conditions. *Agronomy*, 10(7), 1030. <https://doi.org/10.3390/agronomy10071030>
- Shultana, R., Zuan, A. T. K., Naher, U. A., Islam, A. K. M. M., Rana, Md. M., Rashid, Md. H., Irin, I. J., Islam, S. S., Rim, A. A., & Hasan, A. K. (2022). The PGPR Mechanisms of Salt Stress Adaptation and Plant Growth Promotion. *Agronomy*, 12(10), 2266. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102266>
- Simarmata, T., Prayoga, M. K., Setiawati, M. R., Adinata, K., & Stöber, S. (2023). Environmentally friendly bioameliorant to increase soil fertility and rice (*Oryza sativa*) production. *Open Agriculture*, 8(1). <https://doi.org/10.1515/opag-2022-0185>
- Stavi, I., Thevs, N., & Priori, S. (2021). Soil Salinity and Sodicity in Drylands: A Review of Causes, Effects, Monitoring, and Restoration Measures. *Frontiers in Environmental Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.712831>
- Sumardi, S., Farisi, S., Ekowati, C. N., Arifiyanto, A., & Rahmawati, D. E. (2020). Halotolerant Bacillus sp. for Mannan Degradation Isolated from Mangrove Ecosystem at Hanura Beach Lampung. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 14(2), 1237–1244. <https://doi.org/10.22207/JPAM.14.2.18>
- Sunita, K., Mishra, I., Mishra, J., Prakash, J., & Arora, N. K. (2020). Secondary Metabolites From Halotolerant Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Ameliorating Salinity Stress in Plants. *Frontiers in Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.567768>
- Taratima, W., Chomarsa, T., & Maneerattananarungroj, P. (2022). Salinity Stress Response of Rice (*Oryza sativa* L. cv. Luem Pua) Calli and Seedlings. *Scientifica*, 2022, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2022/5616683>
- Tedeschi, A., Schillaci, M., & Balestrini, R. (2023). Mitigating the impact of soil salinity: recent developments and future strategies. *Italian Journal of Agronomy*. <https://doi.org/10.4081/ija.2022.2173>
- Teo, H. M., A., A., A., W. A., Bhubalan, K., S., S. N. M., C. I., M. S., & Ng, L. C. (2022). Setting a Plausible Route for Saline Soil-Based Crop Cultivations by Application of Beneficial Halophyte-Associated Bacteria: A Review. *Microorganisms*, 10(3), 657. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030657>
- Ullah, A., Bano, A., & Khan, N. (2021). Climate Change and Salinity Effects on Crops and Chemical Communication Between Plants and Plant Growth-Promoting Microorganisms Under Stress. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5.

<https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.618092>

Wiyono, S., Istiaji, B., Triwidodo, H., & Suryaningsih, A. septiana. (2020). Abundance of soil microbes, endophytic fungi and blast disease of paddy rice with three pest management practices. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 21(9). <https://doi.org/10.13057/biodiv/d210939>

Yang, J., Li, W., Teng, D., Yang, X., Zhang, Y., & Li, Y. (2022). Metagenomic Insights into Microbial Community Structure, Function, and Salt Adaptation in Saline Soils of Arid Land, China. *Microorganisms*, 10(11), 2183. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10112183>

Yasmin, H., Naeem, S., Bakhtawar, M., Jabeen, Z., Nosheen, A., Naz, R., Keyani, R., Mumtaz, S., & Hassan, M. N. (2020). Halotolerant rhizobacteria *Pseudomonas pseudoalcaligenes* and *Bacillus subtilis* mediate systemic tolerance in hydroponically grown soybean (*Glycine max* L.) against salinity stress. *PLOS ONE*, 15(4), e0231348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231348>

Zamanzadeh-Nasrabadi, S. M., Mohammadiapanah, F., Hosseini-Mazinani, M., & Sarikhan, S. (2023). Salinity stress endurance of the plants with the aid of bacterial genes. *Frontiers in Genetics*, 14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1049608>