

Extractos bioactivos de algas marinas como bioestimulantes del crecimiento y la protección de las plantas

Adrian Alejandro Espinosa-Antón^{1*}, <https://orcid.org/0000-0001-6207-445X>

Rosalba Mireya Hernández-Herrera², <https://orcid.org/0000-0002-8753-3138>

Mayelín González González¹, <https://orcid.org/0000-0002-7088-8805>

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central Marta Abreu de Las Villas. Carretera a Camajuaní km 5,5. Santa Clara. Villa Clara. CP 54830. Cuba.

²Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Universidad de Guadalajara. Calle Ramón Padilla Sánchez 2100, Col. Nextipac. Zapopan. Jalisco. CP 45200. México.

*Autor para correspondencia: aeanton@uclv.cu; aeanton9407@gmail.com

RESUMEN

Los extractos de algas marinas son ampliamente utilizados en la agricultura como bioestimulantes del crecimiento vegetal y constituyen una alternativa ecológica al consumo excesivo de productos agroquímicos sintéticos. Estos productos naturales son mezclas complejas de compuestos bioactivos tales como reguladores del crecimiento vegetal, polisacáridos, fenoles, aminoácidos, esteroides, betaínas, vitaminas, macro y microminerales. Su aplicación en la producción de diferentes cultivos genera un amplio espectro de respuestas positivas en el sistema planta-suelo. Sin embargo, el potencial bioestimulante de estas formulaciones no ha sido aprovechado al máximo debido al reducido conocimiento sobre sus mecanismos de acción en las plantas. Esta revisión tuvo como objetivo analizar las perspectivas de las algas marinas como fuente de extractos bioactivos para la promoción del crecimiento vegetal y la protección de los cultivos. Se describen los principales compuestos con actividad biológica en los extractos de algas marinas y los métodos para su extracción. Además, se analizan los efectos horméticos de estos bioproductos en la germinación de las semillas, el desarrollo radical, el microbioma rizosférico, el rendimiento y calidad de los cultivos, la absorción y asimilación de nutrientes por las plantas, el metabolismo y la fisiología vegetal; así como en la mitigación del estrés abiótico y el manejo de plagas y enfermedades. Por último, se describen los metabolitos predominantes en los extractos de algas cubanas para el desarrollo de nuevos bioproductos con fines agrícolas.

Palabras clave: compuestos bioactivos, crecimiento de plantas, extractos de macroalgas, producción agrícola sostenible, protección de cultivos

Bioactive seaweed extracts as biostimulants of growth and protection of plants

ABSTRACT

Seaweed extracts are widely used in agriculture as plant growth biostimulants and constitute an ecological alternative to the excessive consumption of synthetic agrochemicals. These bioproducts are complex mixtures of several bioactive compounds such as plant growth regulators, polysaccharides, phenols, amino acids, sterols, betaines, vitamins, macro and microminerals. Its application in the production of different crops generates a wide spectrum of positive responses in the soil-plant system. However, the biostimulatory potential of these formulations has not been fully exploited due to the limited knowledge about their mechanisms of action in plants. This review aims to analyze the perspectives of seaweed as a source of bioactive extracts for the promotion of plant growth and crops protection. The main compounds with biological activity in seaweed extracts and the methods for their extraction are described.

In addition, the hormetic effects of these bioproducts on seed germination, root-system development, rhizospheric microbiome, crop yield and quality, plant nutrient uptake and assimilation, plant metabolism and physiology are analyzed; as well as in the mitigation of abiotic stress and the management of pests and diseases. Finally, the predominant metabolites in Cuban seaweed extracts for the development of new bioproducts for agricultural purposes are described.

Keywords: bioactive compounds, plant growth, seaweed extracts, sustainable agricultural production, crop protection

INTRODUCCIÓN

El incremento de la población mundial y el deterioro acelerado de los agroecosistemas en las últimas décadas, impone al sector agroindustrial la búsqueda y formulación de nuevos y mejores productos que permitan obtener producciones agrícolas sostenibles y alimentos más saludables. Una de las áreas prometedoras en la agricultura moderna es el uso racional de bioproductos con actividad estimulante del crecimiento de plantas, obtenidos de materias primas locales (Calvo *et al.*, 2014; EL Boukhari *et al.*, 2020; Rouphael y Colla, 2020).

Los bioestimulantes agrícolas se definen como cualquier sustancia natural y/o microorganismo, aplicados a las plantas, semillas o rizosfera, con el objetivo de aumentar el crecimiento vegetal, el uso eficiente de nutrientes, la tolerancia al estrés y los parámetros de calidad de las cosechas (du Jardin, 2015; Van Oosten *et al.*, 2017). Se clasifican por sus fuentes primarias de producción, incluidos los ácidos húmicos y fúlvicos, hidrolizados de proteínas, biopolímeros, extractos de algas y botánicos, hongos y bacterias benéficas, entre otros (du Jardin, 2015; Rouphael y Colla, 2020).

Los extractos de algas marinas (EAM) han sido producidos comercialmente desde 1980 (Craigie, 2011) y ya representan más del 33% del mercado global de bioestimulantes vegetal (El Boukhari *et al.*, 2020). Poseen amplia aceptación en la agricultura pues son considerados insumos ecológicos, biodegradables, no tóxicos y seguros para la salud animal y humana (Khan *et al.*, 2009; Calvo *et al.*, 2014; Arioli *et al.*, 2015). Se obtienen a partir de la biomasa de algas marinas cosechada directamente en las costas o cultivadas en mar abierto.

Existen aproximadamente 10 000 especies de macroalgas (El Boukhari *et al.*, 2020), las

cuales se agrupan según su pigmentación en tres categorías o *phyla*: algas pardas (*phylum Heterokontophyta*, clase Phaeophyceae), rojas (*phylum Rhodophyta*) o verdes (*phylum Chlorophyta*) (Suárez *et al.*, 2015). El alga parda *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis es la especie más usada por las industrias en la fabricación de productos comerciales con fines agrícolas y su extracto es el mejor caracterizado hasta la fecha (Khan *et al.*, 2009; Sharma *et al.*, 2014; Shukla *et al.*, 2019).

Evidencias científicas corroboran la acción estimulante de los EAM en la germinación de las semillas, el vigor de las plántulas, el crecimiento y morfología de las raíces, la floración temprana, el retardo de la senescencia, la maduración de los frutos, el rendimiento de los cultivos y la calidad nutricional del producto comestible (Khan *et al.*, 2009; Craigie, 2011; Sharma *et al.*, 2014; Nabti *et al.*, 2017). Además, las aplicaciones de diferentes tipos de extractos promovieron la actividad de microorganismos benéficos en la rizosfera (Kuwada *et al.*, 2006; Alam *et al.*, 2014; Renaut *et al.*, 2019; González-González *et al.*, 2020), la tolerancia de las plantas a distintas condiciones de estrés abiótico (Van Oosten *et al.*, 2017; Di Stasio *et al.*, 2018; Sharma *et al.*, 2019) y la protección frente a plagas y enfermedades (Vera *et al.*, 2011; Pérez *et al.*, 2016; Hamed *et al.*, 2018).

Sin embargo, los mecanismos de acción de los bioestimulantes obtenidos de algas marinas en las plantas no están totalmente esclarecidos, debido al complejo conjunto de compuestos bioactivos y sus proporciones en las algas (Wally *et al.*, 2013; Kocira *et al.*, 2019). Por ende, los EAM pueden tener efectos tanto negativos como positivos, dependiendo de sus dosis de aplicación en el sistema planta-suelo (Hernández-Herrera *et al.*, 2014a; Hernández-Herrera *et al.* 2016; Ghaderiardakani *et al.*, 2019). En este escenario, deben impulsarse nuevas

investigaciones que profundicen en la actividad de los componentes extraídos de las algas de forma individual o combinados y, que esclarezcan sus modos de acción en las plantas, en función de optimizar el uso de los EAM en la producción agraria.

Aunque las macroalgas son un recurso local abundante en las costas cubanas, no existen antecedentes de su empleo como materia prima para la formulación de bioproductos de uso agrícola. Por estas razones, el objetivo de esta investigación fue analizar las perspectivas de las algas marinas como fuente de extractos bioactivos para la promoción del crecimiento vegetal y la protección de los cultivos.

Moléculas bioactivas en los EAM

Las macroalgas marinas, al igual que las plantas terrestres, transitan por diversos eventos morfogénicos durante su ciclo vital (ramificación, reproducción, senescencia) y están expuestas a diferentes tensiones ambientales de tipo biótico y abiótico. Por ende, sintetizan cientos de metabolitos con actividades específicas que regulan estos procesos morfofisiológicos y actúan como mecanismos de defensa química ante situaciones de estrés (Tarakhovskaya *et al.*, 2007; Stirk *et al.*, 2009).

El interés en las algas marinas aumenta continuamente en el sector de la agricultura como resultado de su composición química única (Salehi *et al.*, 2019; El Boukhari *et al.*, 2020) y del amplio espectro de respuestas positivas promovidas en las plantas (Khan *et al.*, 2009; Calvo *et al.*, 2014; Nabti *et al.*, 2017).

Muchos de los productos agrícolas se obtienen de algas pardas debido a su contenido relativamente alto de compuestos bioactivos, su abundancia y accesibilidad constante durante todo el año (Sharma *et al.*, 2014; Shukla *et al.*, 2019). Por ende, es necesario evaluar especies de algas aun inexploradas con posibilidades de aprovechamiento mediante el cultivo *in situ* o *ex situ*.

La mayoría de los autores concuerdan en que el efecto bioestimulante de los extractos de algas marinas se debe a la acción combinada de todos los componentes presentes en estas formulaciones. Entre ellos, los reguladores de

crecimiento de plantas son uno de los grupos con mayor actividad biológica. Se han identificado citocininas, auxinas, ácido abscísico, giberelinas, ácido salicílico, poliaminas y etileno (Crouch y van Staden, 1993; Tarakhovskaya *et al.*, 2007; Yokoya *et al.*, 2010; Craigie, 2011; Yalçin *et al.*, 2019). Las más relevantes en cuanto a cantidad y actividad son las citocininas y auxinas (Stirk y van Staden, 1997; Wally *et al.*, 2013). Otros compuestos identificados en los EAM que pueden regular el crecimiento de las plantas son rodomorfinas (Tarakhovskaya *et al.*, 2007), jasmonatos (Craigie, 2011), brasinoesteroides (Stirk *et al.*, 2014), estrigolactonas (Arioli *et al.*, 2015) y betainas (Khan *et al.*, 2009; Sharma *et al.*, 2014).

Los carbohidratos y los compuestos de bajo peso molecular extraídos con disolventes orgánicos son los únicos componentes de las macroalgas probados independientemente como bioestimulantes de plantas. Los polisacáridos son polímeros complejos y únicos, que constituyen las paredes celulares de las algas o poseen función de reserva (Sharma *et al.*, 2014; Salehi *et al.*, 2019). Los principales polisacáridos en las algas verdes son los ulvanos, en las algas rojas son los agaranos y carragenanos, mientras que las algas pardas poseen alginatos y fucoidanos (Vera *et al.*, 2011; Nabti *et al.*, 2017). Las propiedades quelantes y gelificantes de los polisacáridos obtenidos de las algas los convierten en compuestos muy importantes para la agricultura (Khan *et al.*, 2009; Calvo *et al.*, 2014; du Jardin, 2015). Pueden afectar directamente procesos fisiológicos de las plantas relacionados con el crecimiento y el desarrollo (Castro *et al.*, 2012; Hernández-Herrera *et al.*, 2016; Shukla *et al.*, 2016; Ertani *et al.*, 2018), la inmunidad frente a organismos patógenos (Klarzynski *et al.*, 2003; Vera *et al.*, 2011; Stadnik y de Freitas *et al.*, 2014) y la tolerancia a una variedad de condiciones de estrés abiótico (Van Oosten *et al.*, 2017; Zou *et al.*, 2019).

Los extractos de algas además de los reguladores del crecimiento y los polisacáridos, poseen otros compuestos bioactivos que pueden inducir mecanismos de defensa en las plantas y promover el crecimiento vegetal. Por ejemplo, ácidos grasos poliinsaturados (ω -3 y ω -6), aminoácidos (alanina, glicina, valina, aspartato, glutamato, arginina, treonina), vitaminas (B, C,

E y K) y esteroides (fucoesterol, ergosterol, colesterol, estigmasterol) (Khan *et al.*, 2009; Nabti *et al.*, 2017; Salehi *et al.*, 2019). Asimismo, se han identificado compuestos osmoprotectores que pueden mejorar la respuesta agronómica de los cultivos bajo condiciones de estrés osmótico, tales como betainas, prolina, sorbitol y manitol (Sharma *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015; Di Stasio *et al.*, 2018).

Otros constituyentes abundantes en los EAM son los nutrientes minerales debido a la capacidad de las algas de absorber elementos químicos del ambiente marino y acumularlos en la estructura molecular de quelatos como los polisacáridos sulfatados y los compuestos fenólicos (Sharma *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015). La composición mineral de diferentes macroalgas marinas detalla la presencia de macrominerales como potasio, nitrógeno, magnesio, calcio y sodio y de microminerales como cobre, hierro, manganeso, zinc, cadmio, cobalto, yodo, molibdeno, boro y níquel (Hernández-Herrera *et al.*, 2014a; Thodhal *et al.*, 2019; Salehi *et al.*, 2019).

También se refiere la presencia de cientos de metabolitos secundarios con propiedades antioxidantes, como son compuestos fenólicos, flavonoides, tocofenoles, carotenoides (α y β -caroteno, luteína, fucoxantina, violaxantina), ácido ascórbico, terpenoides y aminoácidos tipo micosporina (Vidal *et al.*, 2009; Van Oosten *et al.*, 2017; Salehi *et al.*, 2019; Kocira *et al.*, 2020).

Entre los compuestos fenólicos, los florotaninos son polímeros complejos de floroglucionol presentes mayormente en algas pardas de la familia *Fucaceae* y exhiben una mayor acción antioxidante debido a sus numerosos anillos fenólicos (Craigie, 2011; Gutiérrez *et al.*, 2017; Ummat *et al.*, 2020). El floroglucionol y el eckol son los florotaninos más estudiados por sus efectos positivos en el crecimiento y desarrollo de las plantas, en el cultivo de tejidos vegetales y en la micropropagación de plantas (Aremu *et al.*, 2015; Rengasamy *et al.*, 2015; Rengasamy *et al.*, 2016; Pérez *et al.*, 2016).

La extracción de compuestos biológicamente activos a partir de la biomasa de algas ofrece una nueva oportunidad de productos novedosos y efectivos como bioestimulantes vegetales. Estos pudieran aplicarse de diversas maneras en los cultivos: enmienda al suelo, foliar,

imbibición de semillas, solución hidropónica, tratamiento post-cosecha o una combinación de los métodos mencionados.

Métodos de extracción de los principios activos de las macroalgas marinas

La elección del método de extracción juega un rol importante en la separación de moléculas con actividad biológica a partir de las algas marinas (Sharma *et al.*, 2014). En especial, las consideraciones económicas son frecuentemente un paso crucial en la transferencia del proceso productivo en el laboratorio a escala industrial. Otros criterios de selección consideran la rapidez, reproducibilidad y optimización del método; así como su impacto ecológico y que produzca el mayor rendimiento posible (Michalak y Chojnacka, 2014; El Boukhari *et al.*, 2020).

Diferentes métodos de extracción son citados en la literatura científica a partir de la biomasa de algas marinas fresca o deshidratada (Shukla *et al.*, 2019). En su mayoría estas técnicas deben incluir la lisis celular para liberar al extracto los componentes moleculares de interés y se desarrollan a temperaturas relativamente bajas para no dañar su actividad biológica (Calvo *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015).

Los productos comerciales y experimentales derivados de macroalgas con fines agrícolas, se basan principalmente en la extracción convencional con disolventes químicos o en una hidrólisis a diferentes pH: neutro (Hernández-Herrera *et al.*, 2014a), alcalino (Hernández-Herrera *et al.*, 2016) o en condiciones ácidas (Castellanos-Barriga *et al.*, 2017). Otras técnicas más avanzadas y novedosas son la extracción de fluido supercrítico, extracción de líquido presurizado, digestión con enzimas y extracción asistida por microondas o por ultrasonidos (Sharma *et al.*, 2014; Michalak y Chojnacka, 2014; Esquivel-Hernández *et al.*, 2017; Shukla *et al.*, 2019). Los métodos de extracción basados en agua parecen ser los más económicos y eficaces en la obtención de formulaciones ricas en compuestos con actividad estimulante del crecimiento de las plantas (Crouch y van Staden, 1993; Michalak y Chojnacka, 2014; Shukla *et al.*, 2019).

Las ventajas y desventajas más relevantes de los distintos procesos extractivos se resumen en la tabla 1.

Tabla 1. Principales ventajas y desventajas de los métodos tradicionales y modernos de extracción de compuestos bioactivos a partir de algas marinas.

Métodos extractivos	Ventajas	Desventajas	Referencias
Tradicionales	<ul style="list-style-type: none"> -Bajo costo -Facilidad de operación -Requieren menos especialización en el procedimiento experimental 	<ul style="list-style-type: none"> -Elevado consumo de solventes orgánicos, generalmente tóxicos y contaminantes -Periodos de extracción prolongados -Menor rendimiento de extracción -Operación manual 	<ul style="list-style-type: none"> Michalak y Chojnacka (2014); Sharma <i>et al.</i> (2014)
Modernos	<ul style="list-style-type: none"> -Menor tiempo de extracción -Aumentan el rendimiento, la concentración y calidad de los principios activos -Reducen o eliminan el empleo de solventes tóxicos -Son considerados "tecnologías verde" -Automatización del proceso -El procedimiento analítico puede ser optimizado 	<ul style="list-style-type: none"> -Emplean tecnologías costosas -Requieren personal especializado y capacitado 	<ul style="list-style-type: none"> Esquivel-Hernández <i>et al.</i> (2017); Ummat <i>et al.</i> (2020)

En general, el procedimiento de extracción no debe centrarse en aislar un máximo de compuestos bioactivos, pues las distintas interacciones que pueden ocurrir en el extracto final resultarían en efectos sinérgicos y/o antagónicos. En su lugar, pueden considerar otros aspectos importantes como las características de la biomasa, el modo de aplicación, el tipo de cultivo y las respuestas fisiológicas deseadas en las plantas (El Boukhari *et al.*, 2020).

Hormesis en plantas por compuestos derivados de macroalgas

La hormesis o efecto hormético es un fenómeno ampliamente conocido en toxicología y sucede en todos los organismos como parte de su adaptación al ambiente. Establece que a dosis bajas de un factor estresante se producen efectos beneficiosos (estimulación), mientras que a dosis altas ocurren efectos tóxicos (inhibición), originándose una relación dosis-respuesta bifásica (Mendoza-Morales *et al.*, 2019). Las investigaciones sobre la hormesis en el campo de la ciencia vegetal aumentan rápidamente y tienen diversas implicaciones para la

agricultura relacionadas con el manejo del estrés biótico y abiótico, la productividad y el rendimiento de los cultivos y la calidad postcosecha de los productos agrícolas (Agathokleous *et al.*, 2020).

Se ha encontrado que los bioestimulantes vegetales de origen microbiano y no microbiano, inducen respuestas horméticas en las plantas e incrementan su productividad y protección bajo condiciones de estrés (Vargas-Hernández *et al.*, 2017). Sin embargo, poco se conoce acerca de la evaluación de la hormesis en plantas por bioestimulantes de algas marinas (Mendoza-Morales *et al.*, 2019). Los EAM a bajas concentraciones (dilución 1:1000 o más) estimulan respuestas positivas en las plantas tratadas, mientras que concentraciones relativamente altas producen efectos inhibitorios (Crouch y van Staden, 1993, Khan *et al.*, 2009; Hernández-Herrera *et al.*, 2014a; Hernández-Herrera *et al.*, 2016) (Figura 1).

La presencia y concentración de ciertos metabolitos (*e.g.*, fitohormonas, azúcares, aminoácidos, minerales, ácidos fenólicos) en los EAM puede originar efectos alelopáticos

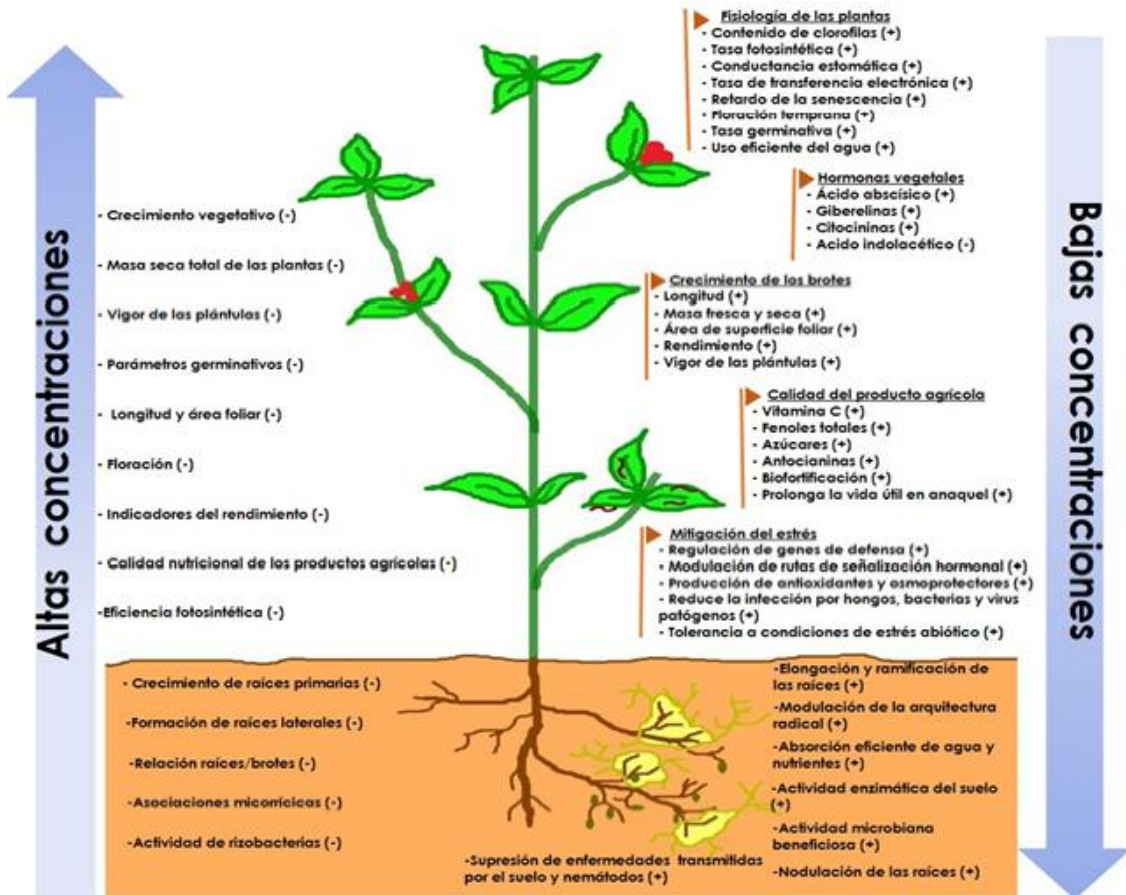


Figura 1. Representación esquemática de los efectos horméticos (estimulación+/inhibición-) de extractos de algas marinas en el sistema planta-suelo.

negativos que se manifiestan en cualquiera de las etapas del desarrollo vegetal (Hernández-Herrera *et al.*, 2014a; Silva *et al.*, 2019; Ghaderiardakani *et al.*, 2019). En consecuencia, la concentración de estos productos es un factor crítico en su efectividad como bioestimulantes del crecimiento vegetal (Khan *et al.*, 2009; Kocira *et al.*, 2019).

Por ende, es importante establecer métodos *in vitro* sencillos para la selección preliminar de extractos mediante estudios de fitotoxicidad y evaluar las aplicaciones potenciales como bioestimulantes, incluida la validación (González-Giro *et al.*, 2018; Agathokleous *et al.*, 2020). Estos estudios pueden realizarse con modelos experimentales que incluyen plantas de importancia económica, de fácil acceso, germinación y crecimiento rápido. En los últimos años se han empleado plantas modelo como lechuga (*Lactuca sativa* L.), lenteja (*Lens esculenta* L.), *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh y frijol

mungo (*Vigna radiata* L.) para evaluar el riesgo y predecir los efectos horméticos de EAM con fines agrícolas (González-Giro *et al.*, 2018; Mendoza-Morales *et al.*, 2019; Ghaderiardakani *et al.*, 2019).

Efecto de los EAM en la germinación de semillas

Las macroalgas y sus extractos son estimulantes naturales que aceleran la germinación de las semillas y aumentan el vigor de las plántulas cuando se emplean en dosis relativamente bajas (Hernández-Herrera *et al.*, 2016; Vijayakumar *et al.*, 2018). Varios estudios describen sus efectos beneficiosos en el porcentaje, índice y tiempo medio de germinación, así como en la longitud de la plúmula y de la radícula (Hernández-Herrera *et al.*, 2014a; Hernández-Herrera *et al.*, 2016; Castellanos-Barriga *et al.*, 2017; Layek *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2019). No obstante, altas dosis de extractos de algas inhibieron la tasa de germinación de semillas de los cultivos frijol

mungo (Hernández-Herrera *et al.*, 2016), pimiento (*Capsicum annum* L.) (Vijayakumar *et al.*, 2018) y lechuga (Silva *et al.*, 2019).

Los resultados favorables de los EAM se atribuyen a la activación de rutas enzimáticas claves para la fisiología de la germinación (Hu *et al.*, 2004; Rengasamy *et al.*, 2015). Por ejemplo, la α -amilasa es una enzima sintetizada en la capa de aleurona y su expresión génica está regulada por el ácido giberélico (AG₃). Esta enzima es responsable de la movilización de sustancias de reserva (almidón) desde el endospermo para apoyar el crecimiento y diferenciación del embrión (Nabti *et al.*, 2017). El estudio desarrollado por Rayorath *et al.* (2008b) comprobó la actividad α -amilasa independiente de giberelinas en semillas de cebada (*Hordeum vulgare* L.) tratadas con extracto acuoso de *A. nodosum* y sus fracciones orgánicas (metanol, cloroformo o acetato de etilo). Estos autores sugirieron que los EAM evaluados poseen entidades bioactivas funcionalmente análogas al AG₃. Los resultados obtenidos se corresponden con la identificación en los extractos de algas de compuestos orgánicos con actividad tipo giberelina o citocinina que afectan positivamente los parámetros germinativos (Crouch y van Staden, 1993; Stirk *et al.*, 2014; Yalçın *et al.*, 2019). En este sentido, Hu *et al.* (2004) evaluaron la influencia de diferentes concentraciones de oligosacáridos obtenidos de la hidrólisis del alginato en la germinación de semillas de maíz (*Zea mays* L.). Las actividades proteasa, α - y β -amilasa mostraron la mayor respuesta a la concentración de 0.75% en relación con el resto de los tratamientos.

Efecto en el desarrollo radical de las plantas y en el microbioma rizosférico

Uno de los usos más generalizados de los EAM comerciales es como promotores del enraizamiento (Khan *et al.*, 2009, Sharma *et al.*, 2014). Su aplicación en distintas especies agrícolas durante experimentos en invernadero, en campo o *in vitro* aumentó la formación de raíces laterales, la longitud de la raíz principal, la masa fresca y seca del sistema radical (Tabla 1). Estas respuestas morfológicas se atribuyen frecuentemente a la actividad de auxinas y citocininas endógenas estimuladas en las plantas

tratadas (Rayorath *et al.*, 2008a; Wally *et al.*, 2013) o exógenas presentes en los extractos (Stirk y van Staden, 1997; Omar *et al.*, 2014; Vinoth *et al.*, 2019). También compuestos extraídos de las algas en forma de entidades químicas puras (florotaninos) o extractos que contienen fracciones de compuestos, tales como polisacáridos, inducen el crecimiento de las raíces de manera similar a las auxinas sintéticas (Rengasamy *et al.*, 2015; Hernández-Herrera *et al.*, 2016, Pérez *et al.*, 2016).

Contrario a estos resultados, se describieron efectos tóxicos en el desarrollo radical de extractos obtenidos de algas empleados a altas concentraciones en cultivos como arroz (*Oryza sativa* L.) (Layek *et al.*, 2017), arabis (Ghaderiardakani *et al.*, 2019) y cebolla (*Allium cepa* L.) (Abbas *et al.*, 2020).

Estudios científicos han indicado que los extractos de algas aplicados en el suelo promueven la diversidad y acción de microorganismos beneficiosos en la rizosfera, y favorecen un medio adecuado para el crecimiento y la arquitectura de las raíces (Tabla 2, Tabla 3). Sin embargo, el conocimiento sobre la interacción de los EAM con la microbiota del suelo y la biología de la rizosfera es reducido (Renaut *et al.*, 2019). La mayoría de las investigaciones se enfocan en los cambios bioquímicos y morfofisiológicos de las plantas y su influencia en las propiedades biológicas del suelo agrícola es escasamente discutida. Este vacío de información puede atribuirse a que la aplicación foliar es el modo más frecuente de utilizar los bioestimulantes basados en algas marinas (Sharma *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015).

De acuerdo con la literatura científica los extractos de algas marinas estimulan el microbioma rizosférico básicamente de tres maneras: (i) mejoran las propiedades del suelo (hidratación, porosidad y estructura) debido a la presencia de moléculas quelantes como alginatos, fucoidanos y compuestos fenólicos (Khan *et al.*, 2009; Battacharyya *et al.*, 2015); (ii) inducen el crecimiento microbiano y su actividad enzimática mediante elicitores presentes en los extractos (Kuwada *et al.*, 2005; 2006; Alam *et al.*, 2014) y/o (iii) activan la expresión génica de moléculas señal involucradas en la simbiosis planta-microorganismo (Khan *et al.*, 2012; González-González *et al.*, 2020).

Tabla 2. Efectos beneficiosos de extractos de macroalgas marinas en el desarrollo radical y en el microbioma de la rizosfera de plantas cultivadas en campo** o *in vitro****.

Cultivos	Efectos del tratamiento con extractos	Referencias
<i>Allium cepa</i> L.	La aplicación foliar del extracto comercial de <i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis (0.5%) aumentó significativamente la longitud (cm) y la masa fresca de las raíces (g) en las cuatro variedades evaluadas, en comparación con el control**.	Abbas <i>et al.</i> (2020)
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	Dos extractos neutros de <i>A. nodosum</i> aplicados en diferentes dosis (0.01 y 0.1 g l ⁻¹) y sus fracciones metanólicas (2 g l ⁻¹), promovieron significativamente la elongación de las raíces***.	Rayorath <i>et al.</i> (2008a)
<i>Daucus carota</i> L.	La aplicación directa en el suelo (200 ml) del extracto comercial Acadian™ obtenido de <i>A. nodosum</i> , redujo la proporción de raíces pequeñas y aumentó el rendimiento de las raíces, el conteo de colonias microbianas, la respiración y la actividad metabólica del suelo**.	Alam <i>et al.</i> (2014)
<i>Medicago sativa</i> L.	Las raíces tratadas con extractos de <i>A. nodosum</i> e inoculadas con la rizobacteria <i>Sinorhizobium meliloti</i> , incrementó el número de nódulos, unidades formadoras de colonia e indujo la expresión de genes <i>Nod</i> ***.	Khan <i>et al.</i> (2012)
<i>Raphanus sativus</i> L.	El tratamiento pre-siembra de semillas durante 12 h, en 3 ml l ⁻¹ de extracto de <i>Sargassum vulgare</i> C. Agardh, seguido de la aspersión foliar (3 ml l ⁻¹) en las plántulas, incrementó significativamente el diámetro y el rendimiento de las raíces**.	Mahmoud <i>et al.</i> (2019)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	El medio de cultivo Murashige y Skoog fortificado con 0.2 mg l ⁻¹ de IBA y 20% del extracto neutro de <i>Sargassum wightii</i> Greville, incrementó la longitud y el promedio de raíces por planta ***.	Vinoth <i>et al.</i> (2019)
<i>Vigna radiata</i> L.	Segmentos de hipocótilos tratados con 1.0 mg ml ⁻¹ de extractos enriquecidos en polisacáridos obtenidos de <i>Ulva lactuca</i> L. y <i>Padina gymnospora</i> (Kützting) Sonder, provocó el enraizamiento más rápido y en mayor número que el ácido indol-3-butírico (IBA)***.	Hernández-Herrera <i>et al.</i> (2016)
<i>Capsicum annum</i> L.	La imbibición de semillas durante 24 h en extracto neutro de <i>Codium decorticatum</i> (Woodward) M.A. Howe mostró los valores máximos de longitud, masa fresca y seca de las raíces**.	Vijayakumar <i>et al.</i> (2018)

Tabla 3. Efectos beneficiosos de extractos de macroalgas marinas en el desarrollo radical y en el microbioma de la rizosfera de plantas cultivadas en invernadero.

Cultivos	Efectos del tratamiento con extractos	Referencias
<i>Helianthus annuus</i> L.	La semillas embebidas durante seis horas y posteriormente la aplicación foliar (200 ml) de extractos acuosos de <i>Gracilaria corticata</i> (J. Agardh) J. Agardh (0.5%) o <i>Ulva flexuosa</i> Wulfen (1.0%), aumentó el tamaño y la masa seca de las raíces	Omar <i>et al.</i> (2014)
<i>Poncirus trifoliata</i> Raf.	El manitol aislado del extracto metanólico de <i>Laminaria japonica</i> Areschoug, estimuló significativamente el crecimiento <i>in vitro</i> del hongo micorrízico <i>Gigaspora margarita</i> Becker y Hall y su aplicación en el suelo (100 mg l ⁻¹) conjuntamente con inóculos del hongo (5 g) incrementó la colonización de las raíces y el masa fresca del sistema radical.	Kuwada <i>et al.</i> (2005)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	La aplicación conjunta del producto Mycorrhiza-INIFAP® (3 g l ⁻¹) y del extracto de <i>Padina gymnospora</i> (Kützting) Sonder (50 ml a una concentración de 0.8%), promovió la máxima colonización micorrízica del hongo <i>Rhizophagus intraradices</i> (N.C. Schenck and G.S. Smith) C. Walker and A. Schüßler en las raíces, abundancia de arbusculos, número de vesículas y expresión de genes marcadores de la simbiosis (Ri EF-1a y LePT4).	González-González <i>et al.</i> (2020)
<i>S. lycopersicum</i> y <i>Capsicum annum</i> L.	La enmienda del suelo con el bioproducto Stella Maris® basado en <i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis (250 ml por semana), afectó positivamente la estructura de las comunidades microbianas del suelo y la raíz (α - y β -diversidad) e incrementó de modo significativo el masa fresca y seca de las raíces.	Renaut <i>et al.</i> (2019)
<i>Zea mays</i> L.	Los extractos comerciales basados en <i>Laminaria</i> sp. y <i>A. nodosum</i> estimularon positivamente parámetros morfológicos tales como longitud de la raíz principal y secundarias, área de superficie, diámetro promedio y número de puntas.	Ertani <i>et al.</i> (2018)

Incremento en el rendimiento y la calidad de las cosechas con EAM

Se considera que los EAM pueden estimular el rendimiento agrícola y mejorar la calidad de las cosechas mediante los siguientes mecanismos: (i) estimulan la síntesis y actividad de fitohormonas endógenas; (ii) promueven la absorción, translocación y asimilación de agua y nutrientes en las plantas y/o (iii) mejoran la textura, estructura y materia orgánica del suelo y estimulan la actividad de microorganismos favorables en

la rizosfera (Khan *et al.*, 2009; Van Oosten *et al.*, 2017).

Numerosos estudios confirman los efectos positivos de los bioestimulantes de algas en los indicadores del rendimiento y la calidad postcosecha de distintos productos agrícolas. Por ejemplo, Nayak *et al.* (2020) evaluaron la incidencia de formulaciones comerciales en polvo (*Biozyme* o *Amaze-X*) y líquidas (*Proventus DS legacy*) de algas pardas combinadas con dosis recomendadas de fertilizante (RDF) en el rendimiento del

arroz durante la estación lluviosa. La producción máxima de paja (5.94 t ha^{-1}) y granos (3.90 t ha^{-1}) se obtuvo al aplicar 75% RDF, 10 kg ha^{-1} de *Amaze-x* y 625 ml ha^{-1} de *Proventus DS legacy*. Este tratamiento mostró además el mayor contenido de N (54.12 y 37.33 kg ha^{-1}) y K (27.12 y $163.62 \text{ kg ha}^{-1}$) en el grano y la paja de arroz, respectivamente (Nayak *et al.*, 2020).

El empleo foliar de 0.5% del extracto comercial de *A. nodosum* aumentó significativamente el diámetro del bulbo y del cuello y el rendimiento por hectáreas en cuatro cultivares de cebolla. Además, mejoró el contenido de sólidos solubles totales, ácido ascórbico, N, K y P (Abbas *et al.*, 2020). Por su parte, Yao *et al.* (2020) refirieron que la aplicación de 30, 60 y 90 kg hm^{-2} de extracto de *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh incrementó de manera significativa el rendimiento neto del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en 4.6, 6.9 y 4.7%, respectivamente. También, las dosis 60 y 90 kg hm^{-2} afectaron positivamente la dureza de los frutos y el contenido de azúcares solubles.

Otras investigaciones describieron un aumento en los parámetros agroproductivos y la calidad nutricional de cultivos como soya (*Glycine max* (L.) Merr.), papa (*Solanum tuberosum* L.) (Pramanick *et al.*, 2017), caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) (Singh *et al.*, 2018), lechuga, espinaca (*Spinacia oleracea* L.) (Sandepogu *et al.*, 2019) y frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (Kocira *et al.*, 2020).

Efecto en la absorción y asimilación de nutrientes por las plantas

Potenciar el uso eficiente de nutrientes por las plantas mediante el uso de tecnologías sostenibles, es uno de los mayores desafíos para la agricultura moderna. Los EAM representan bioproductos alternativos que mejoraran el estado nutricional de los cultivos, pues promueven la absorción y asimilación de agua y sales minerales en condiciones subóptimas (Sharma *et al.*, 2014; Nabti *et al.*, 2017; El Boukhari *et al.*, 2020). Estos efectos se alcanzan cuando se usan los extractos directamente en el suelo, mediante aspersión foliar o una combinación de ambos modos de aplicación (Tabla 4, Tabla 5). En este último caso se propiciaría una fertilización más eficiente, ecológica y orientada a producir

cosechas con mayor calidad, rendimiento y mejor costo-beneficio. La aspersión foliar beneficia la absorción de nutrientes presentes en los extractos de algas a través de los estomas y poros hidrofílicos de la cutícula; mientras que la aplicación en el suelo facilita la retención de la humedad, provee un entorno favorable para el desarrollo radical y estimula actividades microbianas asociadas con la mineralización y movilización de nutrientes (Kuwada *et al.*, 2006; Khan *et al.*, 2009; Battacharyya *et al.* 2015).

Los efectos benéficos de los bioestimulantes obtenidos de algas marinas en la nutrición mineral de las plantas, pueden estar relacionados con la regulación diferencial de genes específicos y/o la estimulación de procesos fisiológicos como la división celular y la ramificación radicular (Ertani *et al.*, 2018; El Boukhari *et al.*, 2020). Por ejemplo, plantas de canola (*Brassica napus* L.) tratadas con 0.1% AZAL5® (extracto comercial de *A. nodosum*) mostraron un aumento significativo en la absorción de N y S; asociado a una sobreexpresión de los genes *BnNRT1.1*; *BnNRT2.1* y *BnSultr4.1*; *BnSultr 4.2*, responsables de la síntesis de transportadores del nitrógeno y el azufre, respectivamente (Jannin *et al.*, 2013). También Billard *et al.* (2014) desarrollaron un procedimiento experimental similar y describieron altas concentraciones de Cu y S en *B. napus* a los 30 días de transcurrido el ensayo. Este resultado estuvo relacionado con un incremento en los niveles de expresión génica de transportadores específicos como *COPT2* para el cobre y *BnSultr1.1* y *BnSultr1.2* para el azufre. Los autores refirieron, además, un aumento en la translocación de Fe y Zn desde las raíces hasta los brotes de conjunto con una sobreexpresión del gen *NRAMP3* involucrado en este proceso.

La presencia de kahidrina un derivado de la vitamina K1 se ha identificado en varias formulaciones comerciales de macroalgas. Esta molécula altera la bomba protónica de la membrana plasmática e induce la secreción de iones H^+ en el apoplasto, lo que resulta en la acidificación de la rizosfera y en un aumento de la absorción de nutrientes (Battacharyya *et al.*, 2015). Esto se debe a que la acidificación rizosférica modifica el estado redox del suelo y la solubilidad de iones metálicos, y los hace disponibles para las plantas (Ertani *et al.*, 2018).

En general, el uso de EAM puede ser una estrategia económica y ambiental para la biofortificación de los cultivos y la obtención de productos agrícolas con mayor calidad nutricional (Billard *et al.*, 2014). En este sentido, se alcanzan mejores resultados cuando se combinan los extractos obtenidos de algas con otros bioestimulantes vegetales (Zewail, 2014; Sandepogu *et al.*, 2019; González-González *et al.*, 2020) o con fertilizantes convencionales (Pramanick *et al.*, 2017; Layek *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2018).

Efectos en la fisiología y el metabolismo vegetal

Varios trabajos científicos demuestran que los EAM afectan la fisiología de las plantas tratadas mediante cambios en el perfil

general del transcriptoma y el metaboloma (Castro *et al.*, 2012; Jannin *et al.*, 2013; Goñi *et al.*, 2016). No obstante, debido a la composición química compleja de los extractos de algas, su potencial como bioestimulante no está totalmente explorado y poco se conoce sobre sus mecanismos específicos de acción en el crecimiento y desarrollo vegetal (Wally *et al.*, 2013; Kocira *et al.*, 2019). Entre otras razones, porque las plantas pueden exhibir diferentes umbrales de sensibilidad a una o más moléculas bioactivas (Van Oosten *et al.*, 2017).

Bioensayos en biología celular, metabolómica y genómica usando organismos modelos y herramientas bioinformáticas, son una excelente vía para esclarecer estas interrogantes (Rayorath *et al.*, 2008a;

Tabla 4. Efectos positivos de extractos de macroalgas en la absorción y asimilación de macro y micronutrientes en diversas especies agrícolas cultivadas en invernadero.

Cultivos	Especies de Macroalgas	Efectos del tratamiento en la composición elemental	Referencias
<i>Helianthus annuus</i> L. y <i>Zea mays</i> L.	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	La combinación de semillas embebidas durante seis horas y la aplicación foliar (200 ml) de extracto acuoso (1.0%), mostró los valores máximos de N, P, K ⁺ , Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , Fe ³⁺ , Mn ²⁺ y Zn ²⁺ en ambos cultivos.	Omar <i>et al.</i> (2014)
<i>Lactuca sativa</i> L.	<i>Ecklonia máxima</i> (Osbeck) Papenfuss	El tratamiento de las raíces con 0.20 y 0.40% del producto Kelpak [®] , aumentó el contenido y la concentración de Ca, K y Mg en hojas de plantas que recibieron dosis adecuadas de solución nutritiva.	Crouch <i>et al.</i> (1990)
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis	Los extractos comerciales Rygex [®] y Super Fifty [®] aplicados en el sustrato a dosis de 200 ml por pote, incrementaron significativamente el contenido de los iones Ca ²⁺ , K ⁺ y Mg ²⁺ en frutas de plantas sometidas a estrés salino.	Di Stasio <i>et al.</i> (2018)
<i>Zea mays</i> L.	<i>Laminaria sp.</i> y <i>A. nodosum</i>	La concentración de Ca, Mg, S y Mo incrementó significativamente en las hojas después de la aspersion foliar durante 48 horas con los extractos individuales de algas (0.5 ml l ⁻¹).	Ertani <i>et al.</i> (2018)

Tabla 5. Efectos positivos de extractos de macroalgas en la absorción y asimilación de macro y micronutrientes en diversas especies agrícolas cultivadas en campo.

Cultivos	Especies de Macroalgas	Efectos del tratamiento en la composición elemental	Referencias
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	<i>Kappaphycus alvarezii</i> (Doty) Doty ex Silva	La aspersión foliar de 650 l ha ⁻¹ del extracto acuoso (concentraciones ≥ 7.5%) en las fases de plántula y floración, incrementó de forma significativa la asimilación de P y K por la paja (kg ha ⁻¹) y los granos (kg ha ⁻¹) donde además elevó el contenido de N y S.	Rathore <i>et al</i> (2009)
<i>Musa</i> sp.	<i>K. alvarezii</i>	El producto comercial Aquasap® (5 %) se aplicó foliarmente al 3 ^{er} , 5 ^{to} y 7 ^{mo} mes de plantadas las cuatro variedades evaluadas, que resultó en mayores contenidos (mg 100g ⁻¹) de K, Ca, Fe y P en las frutas de plantas tratadas, con respecto al control.	Karthikeyan y Shanmugam (2014)
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	No se especifica	La aplicación conjunta del extracto (2 ml l ⁻¹) con aminoácidos (4 ml l ⁻¹) mostró valores máximos de concentración foliar de N, P, K, Mg, Ca, Fe, Zn a los 65 días después de la siembra.	Zewail (2014)
<i>Solanum tuberosum</i> L.	<i>K. alvarezii</i>	Los valores máximos de contenido de N, P y K en tubérculos fueron registrados con el spray foliar de 600 l ha ⁻¹ de extracto algal (7.5%) en combinación con 100% de dosis recomendada de fertilizante.	Pramanick <i>et al.</i> (2017)

Ghaderiardakani *et al.*, 2019). Un análisis de la expresión génica desarrollado por Fan *et al.* (2013) en plantas *in vitro* de espinaca tratadas con 0.1 g l⁻¹ del preparado comercial Acadian® (obtenido de *A. nodosum*), extendió la comprensión de los posibles mecanismos que regulan la actividad bioestimulante de estas formulaciones y sus componentes químicos. Los autores describieron una correlación positiva entre el aumento de la biomasa y el contenido de proteínas totales con la sobreexpresión de la enzima glutamina sintetasa citológica, involucrada en la asimilación del nitrógeno. Del mismo modo, las concentraciones incrementadas de flavonoides y fenólicos totales, así como la potenciación de la capacidad antioxidante celular, se asoció con una mayor actividad enzimática chalcona

isomerasa y con la expresión regulada de glutatión reductasa, ascorbato peroxidasa tilacoidal y monodihidroascorbato reductasa (Fan *et al.*, 2013).

Análisis de microarreglos del ADN (*microarrays*) revelaron que la aplicación de extractos obtenidos del alga parda *A. nodosum*, indujo la expresión diferencial de genes involucrados en el metabolismo general de las plantas, el metabolismo del carbono y la fotosíntesis, el metabolismo del nitrógeno y el azufre, la respuesta al estrés y en procesos del desarrollo vegetal (Jannin *et al.*, 2013; Goñi *et al.*, 2016).

También, los polisacáridos extraídos de la pared celular de las macroalgas y sus oligosacáridos

derivados, pueden potenciar el crecimiento vegetal (Calvo *et al.*, 2014; Zou *et al.*, 2019). En este sentido, Castro *et al.* (2012) asperjaron foliarmente 1 mg ml^{-1} de oligocarragenanos en plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y describieron un incremento en la altura de la planta, la biomasa foliar, el contenido de clorofilas, así como en la fotosíntesis neta debido a una mayor actividad del fotosistema II. Las plantas tratadas además manifestaron un aumento en la actividad de enzimas oxidorreductasas (RuBisCO) y otras involucradas en el metabolismo primario, tales como glutamato deshidrogenasa, piruvato deshidrogenasa, isocitrato deshidrogenasa y glucosa-6-fosfato deshidrogenasa.

Una de las respuestas fisiológicas comunes cuando se emplean EAM es el aumento en el contenido de clorofilas totales. Este efecto ha sido observado en disímiles cultivos como frijol (Zewail, 2014), pimienta (Vijayakumar *et al.*, 2018), arroz (Layek *et al.*, 2018), rábano (*Raphanus sativus* L.) (Mahmoud *et al.*, 2019), lechuga, espinaca (Sandepogu *et al.*, 2019), trigo (*Triticum aestivum* L.) (Zou *et al.*, 2019) y tomate (Yao *et al.*, 2020). Estos resultados se atribuyeron al incremento de la biogénesis de los cloroplastos, a la reducción de la degradación de clorofilas y al retraso de la senescencia; procesos modulados por las citocininas y betaínas presentes en los EAM.

Las citocininas promueven la conversión de etioplastos en cloroplastos mediante la estimulación de la síntesis de clorofilas; mientras que las betaínas reducen la degradación de estos pigmentos y aceleran su formación (Khan *et al.*, 2009; Sharma *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015). El aumento del contenido de clorofilas en plantas de espinaca tratadas con extracto alcalino de *A. nodosum* se relacionó con la expresión de enzimas implicadas en la síntesis de betaína glicina (*i.e.*, betaína aldehído deshidrogenasa y colina monooxigenasa) (Fan *et al.*, 2013). Por otro lado, Yao *et al.* (2020) refirieron que el incremento significativo del contenido de clorofilas y la tasa fotosintética neta retarda la senescencia en las hojas de plantas de tomate tratadas con dosis distintas del extracto de *Sargassum horneri*.

La aplicación de los bioestimulantes de algas marinas afecta positivamente la producción de biomasa vegetal (*i.e.* materia seca acumulada) (Pramanick *et al.*, 2017;

Vijayakumar *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2018; Sandepogu *et al.*, 2019). En este sentido, una de las hipótesis más referidas en la literatura científica se basa en el impacto positivo de los EAM en la actividad de enzimas esterasa. Este grupo de enzimas se considera un marcador de los procesos de desarrollo en plantas debido a su rol en la organogénesis y funciona como un indicador temprano de la embriogénesis somática (Kocira *et al.*, 2019). Conforme con Aremu *et al.* (2015) y Ertani *et al.* (2018), una mayor actividad esterasa en plantas tratadas con extractos de macroalgas, indicó su efecto estimulante en el aumento de la producción de biomasa vegetal.

Los resultados científicos discutidos anteriormente sugieren que la acción beneficiosa de los EAM en el metabolismo y la fisiología de las plantas, corresponde a la presencia de inductores del crecimiento vegetal en los extractos y/o la expresión diferencial de genes involucrados en la síntesis de fitohormonas endógenas y en otras rutas del metabolismo primario (Rayorath *et al.*, 2008a, Wally *et al.*, 2013; Goñi *et al.*, 2016; Ghaderiardakani *et al.*, 2019).

Efectos en la mitigación del estrés abiótico

Los cambios drásticos en las condiciones ambientales representan un serio problema para los sistemas agroproductivos, pues el rendimiento de los cultivos puede disminuir en un 50% o más (Zamani-Babgohari *et al.*, 2019). La sequía, la salinidad, las temperaturas extremas y el déficit de nutrientes, son ejemplos de factores abióticos que inciden en este sentido (Sharma *et al.*, 2014; Battacharyya *et al.*, 2015). El estrés ambiental implica la sobreproducción de especies reactivas del oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés) capaces de romper la homeostasis celular y originar un ambiente oxidativo en las células vegetales que resulta en la disminución de los parámetros agroproductivos (Khan *et al.*, 2009; Van Oosten *et al.*, 2017).

Los bioestimulantes basados en macroalgas marinas representan una opción promisoría para reducir el impacto de diferentes presiones ambientales en la agricultura y obtener producciones agrícolas sostenibles. Estudios realizados en los últimos años demostraron que plantas tratadas con EAM pueden tolerar diferentes condiciones de estrés abiótico en relación con las plantas no tratadas. Por

ejemplo, la aplicación de distintas concentraciones de estos productos mitigó el impacto de altas o bajas temperaturas (Zhang y Ervin, 2008; Zamani-Babgohari *et al.*, 2019), la salinidad (Kasim *et al.*, 2016; Di Stasio *et al.*, 2018), el déficit de nutrientes (Carrasco-Gil *et al.*, 2018) y el estrés hídrico (Sharma *et al.*, 2019).

La imprimación o imbibición de semillas (*seed priming*) es un tratamiento de pre-acondicionamiento en el que las semillas se hidratan en diferentes soluciones naturales o sintéticas (Mendoza-Morales *et al.*, 2019). Este método estimula los procesos metabólicos pregerminativos, mejora el sistema de defensa antioxidante y la reparación de las membranas celulares en circunstancias de estrés abiótico (Paparella *et al.*, 2015). La imprimación de semillas utilizando EAM podría ser otra alternativa para mitigar el estrés abiótico que afecta los cultivos vegetales durante la fase germinativa y los primeros estadios del crecimiento (Mendoza-Morales *et al.*, 2019; EL Boukhari *et al.*, 2020). Por ejemplo, Kasim *et al.* (2016) embebieron semillas de rábano durante dos horas en extractos acuosos de las macroalgas *Codium taylorii* Silva o *Pterocladia capillacea* (S.G. Gmelin) Bornet y las plántulas resultantes fueron expuestas a estrés salino (150 o 200 mM de NaCl). Como resultado, las plántulas procedentes de semillas tratadas con los extractos de algas mostraron mayor contenido foliar de agua, lípidos totales, pigmentos fotosintéticos y mayor longitud de los brotes respecto a las plantas no sometidas al estrés salino.

Los mecanismos de tolerancia al estrés inducidos por los EAM no son totalmente conocidos. Sin embargo, investigaciones sugieren que compuestos bioactivos presentes en estas formulaciones podrían estar involucrados en estos procesos, tales como betaínas (Battacharyya *et al.*, 2015), citocininas (Zhang y Ervin, 2008), polialcoholes (sorbitol y manitol) (Di Stasio *et al.*, 2018) y polisacáridos sulfatados (Zou *et al.*, 2019). Las betaínas alivian el estrés osmótico celular inducido por situaciones de alta salinidad, sequía y elevadas temperaturas (Kahn *et al.*, 2009; Sharma *et al.*, 2014). Además, aumentan el contenido de clorofilas en las hojas de plantas tratadas con EAM, lo que sugiere la disminución del proceso degradativo de estos pigmentos (Battacharyya

et al., 2015). Por otra parte, el manitol actúa como osmoprotector, secuestrador de ROS, estabilizador de proteínas y de la membrana celular, además de proteger el sistema fotosintético del estrés oxidativo (Seckin *et al.*, 2009). El sorbitol es un osmolito compatible que puede contribuir también a eliminar radicales libres bajo condiciones de estrés ambiental (Di Stasio *et al.*, 2018). Por último, los polisacáridos aislados de las algas pueden potenciar el sistema antioxidante vegetal, aumentar el contenido de clorofilas y modular la concentración de iones intracelulares; resultados que dependen del peso molecular y el grado de sulfatación de estos biopolímeros (Zou *et al.*, 2019).

Los efectos promovidos en las plantas por los EAM pueden variar significativamente, debido a la diversidad química de estas formulaciones y a la variedad de métodos extractivos (Fan *et al.*, 2013; Carrasco-Gil *et al.*, 2018; Di Stasio *et al.*, 2018; Sharma *et al.*, 2019). El aumento de moléculas relacionadas con el estrés (hormonas, antioxidantes, osmoprotectores, enzimas, etc.) y la inhibición de la peroxidación lipídica, son los mecanismos de defensa más comunes inducidos por los EAM (Figura 2). El uso de herramientas moleculares y genéticas ha permitido un mayor acercamiento a los mecanismos que median la protección frente al estrés ambiental en plantas tratadas con extractos de algas (Kasim *et al.*, 2016; Zamani-Babgohari *et al.*, 2019; Zou *et al.*, 2019). En este sentido, Nair *et al.* (2012), Fan *et al.* (2013) y Goñi *et al.* (2016) describieron la expresión diferencial de numerosos genes involucrados en estas respuestas defensivas.

La relación entre la actividad bioestimulante de los EAM y su composición química, es compleja. Un estudio transcriptómico comparativo de dos extractos comerciales del alga *A. nodosum* aplicados en plantas *in vitro* de *A. thaliana*, mostró que todos los extractos de las algas no son iguales ni promueven las mismas respuestas (Goñi *et al.*, 2016). Por ende, se requieren experimentos más comprensivos que evalúen los efectos de los componentes mayoritarios y minoritarios de los extractos de manera individual o combinados. Además, la especie de planta cultivada es otro aspecto importante a considerar, pues el umbral de respuesta ante un estrés ambiental específico podría cambiar drásticamente entre especies y/o variedades.

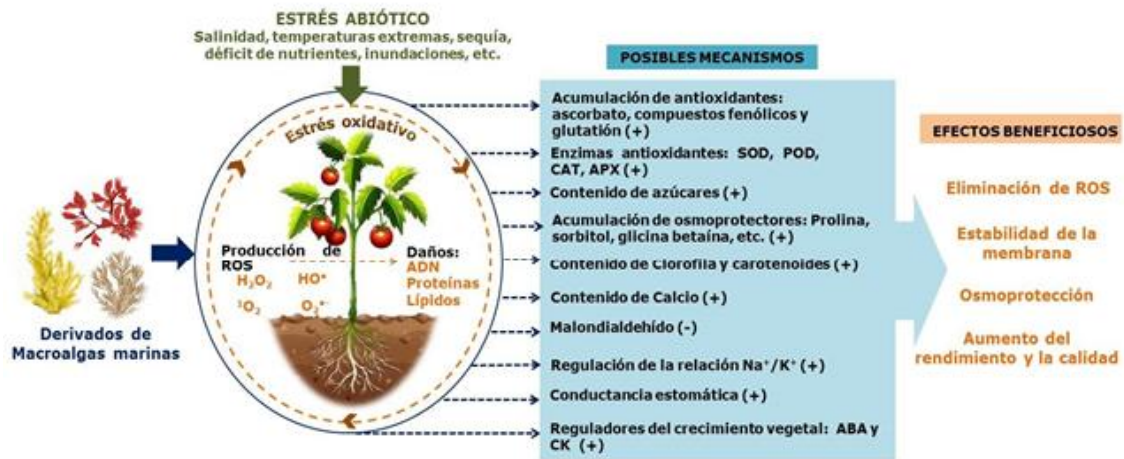


Figura 2. Representación esquemática de los efectos beneficiosos de la aplicación de extractos de macroalgas bajo condiciones de estrés abiótico y sus posibles mecanismos de acción. Especies reactivas del oxígeno (ROS), superóxido dismutasa (SOD), peroxidasa (POD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), ácido abscísico (ABA) y citocininas (CK). Adaptado a partir de EL Boukhari *et al.* (2020).

Efectos en el control de plagas y enfermedades

Las plantas, especialmente las que crecen al aire libre en condiciones de campo, están constantemente expuestas al ataque de agentes patógenos. No obstante, poseen mecanismos de defensa que van desde barreras físicas (películas de cera en la superficie de sus órganos, paredes celulares rígidas, etc.), hasta potentes mecanismos moleculares de resistencia en cada célula y señales sistémicas provenientes del sitio de la infección (Jibril *et al.*, 2016).

Numerosos estudios indican que los extractos crudos o purificados de algas marinas promueven respuestas inmunes en plantas frente al ataque de organismos patógenos (Khan *et al.*, 2009; Craigie *et al.*, 2011; Nabti *et al.*, 2017; Hamed *et al.*, 2018). Esto se debe a la presencia de compuestos novedosos y diversos con un amplio rango de actividades biológicas. Entre ellas, propiedades antibacterianas (Kulik *et al.*, 1995; Jiménez *et al.*, 2011; Cook *et al.*, 2018), antifúngicas (Kulik, 1995; Abbassy *et al.*, 2014; Hernández-Herrera *et al.*, 2014b; Ammara *et al.*, 2017), antivirales (Klarzynski *et al.*, 2003; Pardee *et al.*, 2004; Jiménez *et al.*, 2011), nematocidas (Featonby-Smith y van Staden, 1983; Crouch y van Staden, 1993; Ngala *et al.*, 2016) e insecticidas (Asharaja y

Sahayaraj, 2013; Holden y Ross, 2013; Abbassy *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2019). Estas propiedades dependen de diversos factores ambientales y cambios fisicoquímicos del lugar donde se desarrollan las especies de algas (Pérez *et al.*, 2016).

La acción biocida de los EAM es atribuida a la presencia de alcaloides, policétidos, péptidos cíclicos, lectinas, compuestos fenólicos, terpenos, esteroides, quinonas, polisacáridos, carotenoides y ácidos grasos poliinsaturados (Pérez *et al.*, 2016; Hamed *et al.*, 2018). Debido a la diversidad química de estos compuestos, el empleo de diferentes métodos extractivos ha permitido evaluar de manera específica algunos componentes aislados de las algas en el control de organismos patógenos y esclarecer sus mecanismos de acción en la inmunidad vegetal (Pérez *et al.*, 2016; Cook *et al.*, 2018).

En este sentido, los polisacáridos sulfatados extraídos de la pared celular de macroalgas verdes (ulvanos), pardas (fucanos y laminaranos) y rojas (carragenanos) son los más estudiados por su amplia variedad y composición química única (Hernández-Herrera *et al.*, 2014b; Pérez *et al.*, 2016; Cook *et al.*, 2018). Su actividad biológica depende de algunos factores como su distribución, peso molecular, densidad de cargas, contenido de sulfato, estructura

química y conformación (Stadnik y de Freitas *et al.*, 2014). También, los oligosacáridos obtenidos por la degradación de estos polisacáridos inducen en las plantas protección contra infecciones por hongos, bacterias y virus patógenos (Klarzynski *et al.*, 2003; Vera *et al.*, 2011; Shukla *et al.*, 2016).

Estas macromoléculas desencadenan un estallido oxidativo inicial a nivel local y la activación de las rutas de señalización del ácido salicílico, jasmonato y/o etileno a nivel sistémico. Como resultado se produce un incremento de la expresión diferencial de genes que codifican para: (i) proteínas relacionadas con la patogénesis, (ii) enzimas de defensa como son fenilalanina amoniaco liasa (*PAL*) y lipooxigenasa (*LOX*), las cuales determinan la formación de fenilpropanoides y oxilipinas y (iii) enzimas involucradas en la síntesis de terpenos, terpenoides y/o alcaloides. La acumulación de estos compuestos con acción antimicrobiana juega un rol central en la inmunidad en plantas (Vera *et al.*, 2011; Cook *et al.*, 2018). Otras respuestas de defensa comunes inducidas por los polisacáridos y los oligosacáridos algales, comprenden la acumulación de peróxido de hidrógeno (H_2O_2), la alcalinización del medio extracelular, el eflujo de Ca^{2+} y la producción de fitoalexinas (Stadnik y de Freitas *et al.*, 2014; Sharma *et al.*, 2014).

Varios procedimientos son ampliamente usados para evaluar la actividad biocida de los extractos crudos de macroalgas y sus componentes puros o fraccionados. La mayoría de las investigaciones publicadas en la literatura científica se limitan únicamente a ensayos *in vitro* o *in vivo*, siendo estos últimos los menos frecuentes. En algunos casos, se realizan inicialmente evaluaciones *in vitro* seguidas por estudios *in vivo* en condiciones controladas. Sin embargo, se conoce poco sobre los mecanismos moleculares que median las respuestas inmunes en las plantas tratadas con EAM.

Se necesitan nuevas investigaciones en transcriptómica y metabolómica que generen un mayor entendimiento de los mecanismos de acción de estas formulaciones frente a cada tipo de estrés biótico y en la inducción de resistencia sistémica. Diseños

experimentales en condiciones de campo son requeridos para validar los efectos de los EAM en las respuestas fenotípicas de los cultivos frente a distintos agentes patógenos. Otros estudios podrían orientarse hacia la identificación en las algas de compuestos bioactivos noveles con interés biotecnológico para el manejo integrado de plagas y enfermedades, tales como microbicidas, nematocidas, plaguicidas y acaricidas. Finalmente, la optimización de los métodos de extracción es un aspecto a considerar en estudios futuros, pues de esta fase depende el rendimiento de compuestos bioactivos en el extracto final y, por consiguiente, su efectividad en el control biológico.

Macroalgas cubanas como fuente de compuestos bioactivos

Las macroalgas marinas constituyen un recurso local abundante en la plataforma insular cubana, incluidas las zonas costeras y las bahías. Su diversidad se estima en 579 especies, donde las macroalgas rojas son las predominantes (299), seguidas por las verdes (205) y las pardas (75) (Torres y Martínez-Daranas, 2019). En el caso de las macroalgas cubanas no es posible hablar de endemismos, pues la distribución de las especies responde a un nivel regional, en el Mar Caribe y el Golfo de México. Las zonas más estudiadas del archipiélago cubano en relación con la composición florística son la suroccidental, norte-occidental y norte-central (Suárez *et al.*, 2015).

Cuba posee un amplio perímetro de litoral donde se acumulan ocasionalmente por el efecto del oleaje y las corrientes, grandes cantidades de biomasa pertenecientes a los tres grupos de macroalgas. Estas aglomeraciones o arribazones de algas, a menudo en cantidades comerciales, se han calificado como basura playera y no son utilizadas por la industria local. Con frecuencia, solo la integran especies de algas pardas del género *Sargassum*, provenientes de una extensa masa flotante ubicada en el Atlántico Central Tropical conocida como el Mar de los Sargazos (Torres-Conde y Martínez-Daranas, 2020). Las mayores afluencias de sargazo se alcanzan durante el invierno en la costa norte y en verano en la costa sur, con biomásas estimadas en toneladas de alga

fresca (Moreira *et al.*, 2006; Torres-Conde y Martínez-Daranas, 2020). Otras especies presentes en las arribaciones con posibilidades de aprovechamiento son las algas pardas *Styopodium zonale* (J. V. Lamouroux) Papenfuss, *Dictyota ciliolata* Sonder ex Kützing, *Turbinaria* sp. y *Padina gymnospora*. También, las algas rojas *Digenea simplex* (Wulfen) C. Agardh, *Gracilaria mammillaris* (Montagne) Howe y *Jania adhaerens* J. V. Lamouroux; así como las verdes *Cladophoropsis membranacea* (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgesen, *Halimeda discoidea* Decaisne y *U. lactuca* (Moreira *et al.*, 2006; Torres y Martínez-Daranas, 2019).

El cultivo en tierra o en mar es otra vía sostenible para la cosecha de biomasa de algas con fines industriales. Existen varias experiencias, con resultados promisorios, en el cultivo a diferentes escalas de especies cubanas como *Bryothamnion triquetrum* Kützing, *K. alvarezii*, *Gracilaria* sp. y *U. lactuca* (Suárez *et al.*, 2015). Por ende, las afluencias masivas de biomasa en las costas y el cultivo de macroalgas, constituyen alternativas de aprovechamiento de estos recursos marinos para evitar la explotación directa de sus bancos naturales (Moreira *et al.*, 2006).

Estudios fitoquímicos demuestran la amplia gama de metabolitos con funciones específicas existentes en los extractos de

macroalgas cubanas (Tabla 6). La presencia y abundancia de estos compuestos depende de la especie, el hábitat, la influencia estacional, la etapa del ciclo de vida y de las condiciones ambientales (Castellanos *et al.*, 2012). La biodiversidad de algas marinas, junto a la diversidad química encontrada en cada especie, constituye un recurso prácticamente ilimitado que puede ser utilizado de forma beneficiosa en el desarrollo de formulaciones para uso agrícola.

Entre los metabolitos secundarios más abundantes en macroalgas marinas del litoral cubano, se encuentran los de naturaleza fenólica (Vidal *et al.*, 2009; Castellanos *et al.*, 2012; Gutiérrez *et al.*, 2017; González-Giro *et al.*, 2018). Los mayores contenidos de compuestos fenólicos se han descrito en las algas pardas (Gutiérrez *et al.*, 2017). Estos poseen una importante actividad antioxidante que pudiera explicarse por su capacidad para secuestrar radicales libres y/o inhibir la peroxidación lipídica (Vidal *et al.*, 2009). También, manifiestan otras propiedades biológicas como son actividad promotora del crecimiento vegetal (Posada-Pérez *et al.*, 2015) y acción antiviral (Rojas *et al.*, 2016).

En un estudio realizado por Vidal *et al.* (2009) se identificaron y cuantificaron en diferentes fracciones polares de las algas verdes *Halimeda opuntia* (L.) Lamouroux y *Halimeda*

Tabla 6. Análisis fitoquímico cualitativo de los extractos acuosos de macroalgas marinas cubanas.

Macroalgas	AR	CF	Tt y E	Mc	Sp	Fv
Algas rojas						
<i>Gracilaria caudata</i> J. Agardh ³	(++)	(++)	nd	(+)	(++)	(-)
<i>Gracilaria blodgettii</i> Harvey ¹	(++)	(+)	nd	(+)	(+++)	(-)
<i>Dichotomaria obtusata</i> (J. Ellis & Solander) Lamarck ²	(+++)	(++)	(+)	(++)	(-)	nd
Algas verdes						
<i>Ulva lactuca</i> L. ³	(++)	(++)	nd	(-)	(+++)	(-)
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen ³	(++)	(++)	nd	(-)	(++)	(-)
Algas pardas						
<i>Padina gymnospora</i> (Kützing) Sonder ⁴	(++)	(+++)	(++)	nd	(++)	(++)

Referencias: ¹Castellanos *et al.* (2003); ²Frías *et al.* (2011); ³Castellanos *et al.* (2012); ⁴González-Giro *et al.* (2018) Leyenda: AR: azúcares reductores, CF: compuestos fenólicos (taninos y no taninos), Tt y E: Triterpenos y esteroides, Mc: mucílagos, Sp: saponinas, Fv: flavonoides, nd: no determinado, (-): no detectable, (+): detectable, (++) : moderado, (+++): abundante

monile (Ellis & Solander) Lamouroux siete ácidos fenólicos (ácido salicílico, ferúlico, cumárico, gálico, pirogálico, caféico, sinápico) y el ácido cinámico. El componente mayoritario en todas las fracciones hidrofílicas de los extractos de *H. opuntia* y *H. monile* fue el ácido salicílico con 25.45 y 22.21 g mg⁻¹ de alga seca, respectivamente (Vidal *et al.*, 2009). En su mayoría, los ácidos fenólicos identificados en este estudio actúan como reguladores no hormonales del crecimiento vegetal (Ertani *et al.*, 2018). Además, el ácido salicílico interviene en los mecanismos de defensa de las plantas contra el ataque de organismos patógenos y la tolerancia al estrés abiótico (Craigie, 2011). Asimismo, Gutiérrez *et al.* (2017) proponen un procedimiento para optimizar la extracción de fenoles totales a partir del alga parda *Sargassum fluitans* Børgesen (Børgesen) y obtener extractos ricos en estos metabolitos bioactivos.

Otro grupo de compuestos abundantes en los EAM son los polisacáridos sulfatados y sus productos de degradación. La investigación desarrollada por Díaz-Pifferrer (1961) evidenció que las algas rojas cubanas son una fuente promisoría de agar, representadas por 27 especies productoras de este ficocoloide. Las especies más prometedoras según su distribución general, su abundancia la mayor parte del año y por el tipo, rendimiento y calidad del agar que producen son *Bryothamnion triquetrum*, *Digenia simplex*, *Gelidiella acerosa* (Forsskal) J. Feldmann & G. Hamel, *Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V. Lamouroux y *Gracilaria* sp. Otro estudio informó la obtención de agar a nivel de laboratorio a partir del alga roja *Gracilaria blodgettii* (Castellanos *et al.*, 2003). El rendimiento promedio del agar extraído en este ensayo varió significativamente entre la época de seca y la época de lluvia, y se evidenció una respuesta estacional.

La carragenina es otro polisacárido sulfatado aislado de algas rojas presentes en la plataforma insular cubana como son las especies *H. musciformis*, *K. alvarezii*, *Heterosiphonia gibbesii* (Harvey) Falkenberg, *Chondria* sp. y *Laurencia* sp. (Corona *et al.*, 2007; Suárez *et al.*, 2015). También, resulta posible la extracción de alginatos y fucoidanos a partir de algas pardas pertenecientes a los géneros *Sargassum*,

Turbinaria y *Stypopodium* (Suárez *et al.*, 2015; Valdés-Iglesias *et al.*, 2018).

Los efectos favorables de los bioproductos basados en macroalgas marinas van más allá del suministro de nutrientes útiles para las plantas. El uso de compuestos aislados de la biomasa de algas en forma de entidades químicas puras o extractos enriquecidos en polisacáridos y sus oligosacáridos derivados, representa una alternativa natural que permitiría reducir el empleo de productos agroquímicos en los sistemas agroproductivos cubanos. Su aplicación como bioestimulantes permitiría mejorar la respuesta agronómica de diferentes cultivos, estimular la calidad y el contenido nutricional del producto agrícola y aumentar la vida útil de los productos postcosecha. Sin embargo, el elevado contenido de sales minerales (Na⁺, Cl⁻, K⁺ y Ca²⁺) en las macroalgas y la variación estacional de su composición química, son elementos a considerar en investigaciones futuras en función de optimizar la aplicación eficiente de estas formulaciones (Castellanos *et al.*, 2003).

CONCLUSIONES

El número significativo de trabajos científicos publicados hasta la fecha, evidencian el interés creciente en las macroalgas marinas como fertilizantes, bioestimulantes, en el acondicionamiento del suelo y en la protección de las plantas. Aunque sus modos de acción no son totalmente conocidos, la aplicación de técnicas avanzadas en biología molecular, metabólica y genómica, está proporcionando un nuevo acercamiento a sus efectos en la expresión génica, rutas bioquímicas y procesos fisiológicos de las plantas. Para optimizar el uso de los EAM como bioestimulantes en la producción agrícola, se requieren investigaciones cultivo-específicas que profundicen en algunos aspectos como: (i) la duración del efecto una vez aplicado el extracto, (ii) sus mecanismos de acción en cada respuesta fenotípica de las plantas, (iii) la(s) fase(s) del cultivo más apropiada(s) para aplicar los extractos algales y obtener beneficios máximos, y (iv) la posibilidad de lograr efectos sinérgicos combinando extractos logrados de diferentes macroalgas y a diferentes concentraciones, o combinando distintas dosis de EAM con otros bioestimulantes vegetales.

Conflicto de intereses

Los autores no declaran conflictos de intereses.

Contribución de los autores

Conceptualización AEA, Análisis formal AEA, Investigación AEA, RHH y MGG, Metodología AEA, Recursos AEA, RHH y MGG, Supervisión AEA y RHH, Escritura: primera redacción de AEA y RHH, Escritura: revisión y edición de AEA y RHH.

REFERENCIAS

- Abbas M, Anwar J, Zafar-ul-Hye M, Khan RI, Saleem M, Rahi AA, Danish S, Datta R (2020) Effect of Seaweed Extract on Productivity and Quality Attributes of Four Onion Cultivars. *Horticulturae* 6(28): 1-13; doi: 10.3390/horticulturae6020028
- Abbassy MA, Marzouk MA, Rabea EI, Abd-Elnabi AD (2014) Insecticidal and fungicidal activity of *Ulva lactuca* Linnaeus (Chlorophyta) extracts and their fractions. *Annual Research Review in Biology* 4(13): 2252-2262; doi: 10.9734/ARRB/2014/9511
- Agathokleous E, Kitao M, Calabrese EJ (2020) Hormesis: Highly Generalizable and Beyond Laboratory. *Trends in Plant Science* 20(20): 1-11; doi: 10.1016/j.tplants.2020.05.006
- Alam MZ, Braun G, Norrie J, Hodges DM (2014) *Ascophyllum* extract application can promote plant growth and root yield in carrot associated with increased root-zone soil microbial activity. *Canadian Journal of Plant Science* 94: 337348; doi: 10.4141/CJPS2013-135
- Ammara N, Jabnoun-Khiareddine H, Mejdoub-Trabelsib B, Nefzia A, Mahjoub MA, Daami-Remadi M (2017) Pythium leak control in potato using aqueous and organic extracts from the brown alga *Sargassum vulgare* (C. Agardh, 1820). *Postharvest Biology and Technology* 130: 81-93; doi: 10.1016/j.postharvbio.2017.04.010
- Aremu AO, Masondo NA, Rengasamy KRR, Amoo SO, Gruz J, Biba O, Subrtova MS, Pencik A, Novak O, Dolezal K, Van Staden J (2015) Physiological role of phenolic biostimulants isolated from brown seaweed *Ecklonia maxima* on plant growth and development. *Planta* 241: 1313-1324; doi: 10.1007/s00425-015-2256-x
- Arioli T, Mattner SW, Winberg PC (2015) Applications of seaweed extracts in Australian agriculture: past, present and future. *Journal of Applied Phycology* 27: 2007-2015; doi: 10.1007/s10811-015-0574-9
- Asharaja A, Sahayaraj K (2013) Screening of insecticidal activity of brown macroalgal extracts against *Dysdercus cingulatus* (Fab.) (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *Journal of Biopesticides* 6(2): 193-203
- Battacharyya D, Babbohari MZ, Rathor P, Prithiviraj B (2015) Seaweed extracts as biostimulants in horticulture. *Scientia Horticulturae* 196: 39-48; doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.012
- Billard V, Etienne P, Jannin L, Garnica M, Cruz F, García-Mina J-M, Yvin J-C, Ourry A (2014) Two Biostimulants Derived from Algae or Humic Acid Induce Similar Responses in the Mineral Content and Gene Expression of Winter Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Journal of Plant Growth Regulation* 33: 305-316; doi: 10.1007/s00344-013-9372-2
- Calvo P, Nelson L, Kloepper JW (2014) Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant Soil* 383: 3-41; doi: 10.1007/s11104-014-2131-8
- Carrasco-Gil S, Hernandez-Apaolaza L, Lucena JJ (2018) Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Growth Regulation* 86: 401-411; doi: 10.1007/s10725-018-0438-9
- Castellanos-Barriga LA, Santacruz-Ruvalcaba F, Hernández-Carmona G, Ramírez-Briones E, Hernández-Herrera RM (2017) Effect of seaweed liquid extracts from *Ulva lactuca* on seedling growth of mung bean (*Vigna radiata*). *Journal of Applied Phycology* 29: 2479-2488; doi: 10.1007/s10811-017-1082-x
- Castellanos ME, León AR, Moreira AR (2003) Caracterización química de la agarófita *Gracilaria blodgettii* Harvey en la Bahía de Cienfuegos, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 24(3): 185-192
- Castellanos ME, Moreira AR, León AR (2012) Caracterización fitoquímica de las macroalgas marinas *Gracilaria caudata*, *Ulva lactuca* y *Ulva*

- flexuosa* de la bahía de Cienfuegos, Cuba. Boletín de la Sociedad Española de Ficología 46: 4-8
- Castro J, Vera J, González A, Moenne A (2012) Oligo-carrageenans stimulate growth by enhancing photosynthesis, basal metabolism, and cell cycle in tobacco plants (var. Burley). Journal of Plant Growth Regulation 31: 173-185; doi: 10.1007/s00344-011-9229-5
- Cook J, Zhang J, Norrie J, Blal B, Cheng Z (2018) Seaweed Extract (Stella Maris®) Activates Innate Immune Responses in *Arabidopsis thaliana* and Protects Host against Bacterial Pathogens. Mar. Drugs 16(221): 1-12; doi:10.3390/md16070221
- Corona R, Quincoces M, Fiallo AG, Acosta SL, Hereira A, López ME, Melendrez E (2007) Caracterización de carrageninas obtenidas a partir de diferentes especies de macroalgas marinas cubanas. Revista Cubana de Química 19(2): 55-58
- Craigie JS (2011) Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. Journal of Applied Phycology 23: 371-393; doi: 10.1007/s10811-010-9560-4
- Crouch IJ, van Staden J (1993) Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products. Plant Growth Regulation 13(1): 21-29; doi: 10.1007/BF00207588
- Díaz-Pifferrer M (1961) Taxonomía, Ecología y Valor Nutricional de las Algas Marinas Cubanas: III- Algas Productoras de Agar. Instituto Cubano de Investigaciones Tecnológicas, La Habana, Cuba
- Di Stasio E, Van Oosten MJ, Silletti S, Raimondi G, dell'Aversana, Carrillo P, Maggio A (2018) *Ascophyllum nodosum*-based algal extracts act as enhancers of growth, fruit quality, and adaptation to stress in salinized tomato plants. Journal of Applied Phycology 30: 2675-2686; doi: 10.1007/s10811-018-1439-9
- du Jardin P (2015) Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. Scientia Horticulturae 196: 3-14; doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.021
- El Boukhari ME-M, Barakate M, Bouhia Y, Lyamlouli K (2020) Trends in Seaweed Extract Based Biostimulants: Manufacturing Process and Beneficial Effect on Soil-Plant Systems. Plants 9(359): 1-23; doi: 10.3390/plants9030359
- Ertani A, Francioso O, Tinti A, Schiavon M, Pizzeghello D, Nardi S (2018) Evaluation of Seaweed Extracts From *Laminaria* and *Ascophyllum nodosum* spp. as Biostimulants in *Zea mays* L. using a Combination of Chemical, Biochemical and Morphological Approaches. Frontiers in Plant Science 9(428): 1-13; doi: 10.3389/fpls.2018.00428
- Esquivel-Hernández DA, Ibarra-Garza IP, Rodríguez-Rodríguez J, Cuéllar-Bermúdez SP, de J Rostro-Alanis M, Rostro-Alanis M, Alemán-Nava GS, García-Pérez JS, Parra-Saldívar R (2017) Green extraction technologies for high-value metabolites from algae: a review. Biofuels Bioproducts & Biorefining 11: 215-231; doi: 10.1002/bbb.1735
- Fan D, Hodges DM, Critchley AT, Prithiviraj B (2013) A Commercial Extract of Brown Macroalga (*Ascophyllum nodosum*) Affects Yield and the Nutritional Quality of Spinach *In Vitro*. Communications in Soil Science and Plant Analysis 44(12): 1873-1884; doi: 10.1080/00103624.2013.790404
- Featonby-Smith BC, van Staden J (1983) The effect of seaweed concentrate on the growth of tomato plants in nematode-infested soil. Scientia Horticulturae 20: 137-146
- Ghaderiardakani F, Collas E, Damiano DK, Tagg K, Graham NS, Coates JC (2019) Effects of Green seaweed extract on *Arabidopsis* early development suggest roles for hormone signaling in plant responses to algal fertilizers. Scientific Reports 9(1983): 1-13; doi: 10.1038/s41598-018-38093-2
- González-Castro AL, Muñoz-Ochoa M, Hernández-Carmona G, López-Vivas JM (2019) Evaluation of seaweed extracts for the control of the Asian citrus psyllid *Diaphorina citri*. Journal of Applied Phycology 31: 3815-3821; doi: 10.1007/s10811-019-01896-5
- González-Giro Z, Batista-Corbal PL, González-Pérez Y, Rodríguez-Leblanch E, Marcos-Albear E (2018) Evaluación de la fitotoxicidad de un extracto acuoso del alga *Padina gymnospora* (Kützinger) sobre semillas de *Lactuca sativa* L. Biotecnología Vegetal 18(3): 181-188

- González-González MF, Ocampo-Álvarez H, Santacruz-Ruvalcaba F, Sánchez-Hernández CV, Casarrubias-Castillo K, Becerril-Espinosa A, Castañeda-Nava JJ, Hernández-Herrera RM (2020) Physiological, Ecological, and Biochemical Implications in Tomato Plants of Two Plant Biostimulants: Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Seaweed Extract. *Frontiers in Plant Science* 11(999): 1-18; doi: 10.3389/fpls.2020.00999
- Goñi O, Fort A, Quille P, McKeown PC, Spillane C, O'Connell S (2016) Comparative transcriptome analysis of two *Ascophyllum nodosum* extract biostimulants: same seaweed but different. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 64: 2980-2989; doi: 10.1021/acs.jafc.6b00621
- Gutiérrez R, Núñez R, Quintana L, Valdés O, González K, Rodríguez M, Hernández Y, Ortiz E (2017) Optimization of the extraction process of phenolic compounds from the brown algae *Sargassum fluitans* Børgesen (Børgesen). *Biotechnología Aplicada* 34: 3301-3304
- Hamed SM, El-Rhman AA, Abdel-Raouf N, Ibraheem IBM (2018) Role of marine macroalgae in plant protection & improvement for sustainable agriculture technology. *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences* 7: 104-110; doi: 10.1016/j.bjbas.2017.08.002
- Hernández-Herrera RM, Santacruz-Ruvalcaba F, Ruiz-López MA, Norrie J, Hernández-Carmona G (2014a) Effect of liquid seaweed extracts on growth of tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Applied Phycology* 26: 619-628; doi: 10.1007/s10811-013-0078-4
- Hernández-Herrera RM, Santacruz-Ruvalcaba F, Zanudo-Hernández J, Hernández Carmona G (2016) Activity of seaweed extracts and polysaccharide-enriched extracts from *Ulva lactuca* and *Padina gymnospora* as growth promoters of tomato and mung bean plants. *Journal of Applied Phycology* 28: 2549-2560; doi: 10.1007/s10811-015-0781-4
- Hernández-Herrera RM, Virgen-Calleros G, Ruiz-López MA, Zanudo-Hernández J, Delano-Frier JP, Sánchez-Hernández C (2014b) Extracts from green and brown seaweeds protect tomato (*Solanum lycopersicum*) against the necrotrophic fungus *Alternaria solani*. *Journal of Applied Phycology* 26: 1607-1614; doi: 10.1007/s10811-013-0193-2
- Holden D, Ross RE (2013) A commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* suppresses avocado thrips and perseá mites in field-grown 'hass' avocados, a practical field perspective. *Acta Horticulturae* 1009: 137-142; doi: 10.17660/ActaHortic.2013.1009.16
- Hu X, Jiang X, Hwang H, Liu S, Guan H (2004) Promotive effects of alginate-derived oligosaccharide on maize seed germination. *Journal of Applied Phycology* 16: 73-76
- Jannin L, Arkoun M, Etienne P, Lainé P, Goux D, Garnica M, Fuentes M, San Francisco S, Baigorri R, Cruz F, Houdusse F, Garcia-Mina J, Yvin J, Ourry A (2013) *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms. *Journal of Plant Growth Regulation* 32(1): 31-52; doi: 10.1007/s00344-012-9273-9
- Jibril SM, Jakada BH, Kutama AS, Umar HY (2016) Plant and pathogens: pathogen recognition, invasion and plant defense mechanism. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 5(6): 247-257; doi: 10.20546/ijcmas.2016.506.028
- Jiménez E, Dorta F, Medina C, Ramírez A, Ramírez I, Peña-Cortés H (2011) Anti-phytopathogenic activities of macro-algae extracts. *Marine Drugs* 9: 739-756; doi: 10.3390/md9050739
- Kasim WAE-A, Saad-Allah KM, Hamouda M (2016) Seed Priming with Extracts of two Seaweeds Alleviates the Physiological and Molecular Impacts of Salinity Stress on Radish (*Raphanus sativus*). *International Journal of Agriculture and Biology* 18(3): 653-660; doi: 10.17957/IJAB/15.0152
- Khan W, Rayirath UP, Subramanian S, Jithesh MN, Rayorath P, Hodges DM, Critchley AT, Craigie JS, Norrie J, Prithiviraj B (2009) Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 386-399; doi: 10.1007/s00344-009-9103-x
- Khan W, Zhai R, Souleimanov A, Critchley AT, Smith DL, Prithiviraj B (2012) Commercial

- extract of *Ascophyllum nodosum* improves root colonization of alfalfa by its bacterial symbiont *Sinorhizobium meliloti*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 43(18): 2425-2436; doi: 10.1080/00103624.2012.708079
- Klarczyński O, Descamps V, Plesse B, Yvin J-C, Kloareg B, Fritig B (2003) Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 16(2): 115-122; doi: 10.1094/MPMI.2003.16.2.115
- Kocira A, Lamorska J, Kornas R, Nowosad N, Tomaszewka M, Leszczyńska D, Kozłowicz K, Tabor S (2020) Changes in Biochemistry and Yield in Response to Biostimulants Applied in Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomy* 10(189): 1-19; doi: 10.3390/agronomy10020189
- Kocira S, Szparaga A, Kuboń M, Czerwińska E, Piskier T (2019) Morphological and Biochemical Responses of *Glycine max* (L.) Merr. to the Use of Seaweed Extract. *Agronomy* 9(93): 1-23; doi: 10.3390/agronomy9020093
- Kulik MM (1995) The potential for using cyanobacteria (blue-green algae) and algae in the biological control of plant pathogenic bacteria and fungi. *European Journal of Plant Pathology* 101: 585-599; doi: 10.1007/BF01874863
- Kuwada K, Kuramoto M, Utamura M, Matsushita I, Shibata Y, Ishii T (2005) Effect of mannitol from *Laminaria japonica*, other sugar alcohols, and marine alga polysaccharides on *in vitro* hyphal growth of *Gigaspora margarita* and root colonization of trifoliolate orange. *Plant and Soil* 276: 279-286; doi: 10.1007/s11104-005-4985-2
- Kuwada K, Wamocho LS, Utamura M, Matsushita I, Ishii T (2006) Effect of red and green algal extracts on hyphal growth of arbuscular fungi, and on mycorrhizal development and growth of papaya and passionfruit. *Agronomy Journal* 98(5): 1340-1344; doi: 10.2134/agronj2005.0354
- Layek J, Das A, Idapuganti RG, Sarkar D, Ghosh A, Zodape ST, Lal R, Yadav GS, Panwar AS, Ngachan S, Meena RS (2018) Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas. *Journal of Applied Phycology* 30: 547-558; doi: 10.1007/s10811-017-1225-0
- Mahmoud SH, Salama DM, El-Tanahy AMM, El-Samad EHA (2019) Utilization of seaweed (*Sargassum vulgare*) extract to enhance growth, yield and nutritional quality of red radish plants. *Annals of Agricultural Sciences* 64: 167-175; doi: 10.1016/j.aos.2019.11.002
- Mendoza-Morales LT, Mendoza-González AC, Mateo-Cid LE, Rodríguez-Dorantes A (2019) Analysis of the effect as biostimulants of *Sargassum vulgare* and *Ulva fasciata* extracts on *Lens esculenta* growth. *Mexican Journal of Biotechnology* 4(4): 15-28; doi: 10.29267/mxjb.2019.4.4.15
- Michalak I, Chojnacka K (2014) Algal extracts: Technology and advances. *Engineering in Life Sciences* 14 (6): 581-591; doi: 10.1002/elsc.201400139
- Moreira L, Cabrera R, Suárez AM (2006) Evaluación de macroalgas marinas del género *Sargassum* C. Agardh (Phaeophyta, Fucales). *Revista de Investigaciones Marinas* 27(2): 115-120
- Nabti E, Jha B, Hartmann A (2017) Impact of seaweeds on agricultural crop production as biofertilizer. *International Journal of Environmental Science and Technology* 14(5): 1119-1134; doi: 10.1007/s13762-016-1202-1
- Nair P, Kandasamy S, Zhang J, Ji X, Kirby C, Benkel B, Hodges MD, Critchley AT, Hiltz D, Prithiviraj B (2012) Transcriptional and metabolomic analysis of *Ascophyllum nodosum* mediated freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics* 13(643): 1-23; doi: 10.1186/1471-2164-13-643
- Nayak P, Biswas S, Dutta D (2020) Effect of seaweed extracts on growth, yield and economics of *kharif* rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 9(3): 247-253; doi: 10.22271/phyto.2020.v9.i3d.11269
- Ngala BM, Valdes Y, dos Santos G, Perry RN, Wesemael WML (2016) Seaweed-based products from *Ecklonia maxima* and

- Ascophyllum nodosum* as control agents for the root-knot nematodes *Meloidogyne chitwoodi* and *Meloidogyne hapla* on tomato plants. *Journal of Applied Phycology* 28: 2073-208; doi: 10.1007/s10811-015-0684-4
- Omar H, Abdullatif B, Al-Kazan M, El-Gendy A (2014) Various Applications of Seaweed Improves Growth and Biochemical Constituents of *Zea mays* L. and *Helianthus annuus* L. *Journal of Plant Nutrition* 38(1): 28-40; doi: 10.1080/01904167.2014.911893
- Paparella S, Araújo SS, Rossi G, Wijayasinghe M, Carbonera D, Balestrazzi A (2015) Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports* 34: 1281-1293; doi: 10.1007/s00299-015-1784-y
- Pardee KI, Ellis P, Bouthillier M, Towers GHN, French CJ (2004) Plant virus inhibitors from marine algae. *Canadian Journal of Botany* 82(3): 304-309; doi: 10.1139/B04-002
- Pérez MJ, Falqué E, Domínguez H (2016) Antimicrobial Action of Compounds from Marine Seaweed. *Marine Drugs* 14(52): 1-38; doi: 10.3390/md14030052
- Posada-Pérez L, Padrón-Montesinos Y, González-Olmedo J, Barbón-Rodríguez R, Rodríguez-Sánchez R, Norman-Montenegro O, Rodríguez-Escriba RC, Daniel D, Gómez-Kosky R (2015) Effect of phloroglucinol on rooting and *in vitro* acclimatization of papaya (*Carica papaya* L. var. Maradol Roja). *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant* 52(2): 196-203; doi: 10.1007/s11627-015-9733-6
- Pramanick B, Brahmachari K, Mahapatra BS, Ghosh A, Ghosh D, Kar S (2017) Growth, yield and quality improvement of potato tubers through the application of seaweed sap derived from the marine algae *Kappaphycus alvarezii*. *Journal of Applied Phycology* 29: 3253-3260; doi: 10.1007/s10811-017-1189-0
- Rayorath P, Jithesh MN, Farid A, Khan W, Palanisamy R, Hankins SD, Critchley AT, Prithiviraj B (2008a) Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Journal of Applied Phycology* 20(4): 423-429; doi: 10.1007/s10811-007-9280-6
- Rayorath P, Khan W, Palanisamy R, MacKinnon SL, Stefanova R, Hankins SD, Critchley AT, Prithiviraj (2008b) Extracts of the Brown Seaweed *Ascophyllum nodosum* Induce Gibberellic Acid (GA₃)-independent Amylase Activity in Barley. *Journal of Plant Growth Regulation* 27: 370-379; doi: 10.1007/s00344-008-9063-6
- Renaut S, Masse J, Norrie JP, Blal B, Hijri M (2019) A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield *Microbial Biotechnology* 12(6): 1346-1358; doi: 10.1111/1751-7915.13473
- Rengasamy KRR, Kulkarni MG, Pendota SC, Van Staden J (2016) Enhancing growth, phytochemical constituents and aphid resistance capacity in cabbage with foliar application of eckol- a biologically active phenolic molecule from brown seaweed. *New Biotechnology* 33(2): 273-279; doi: 10.1016/j.nbt.2015.11.002
- Rengasamy KRR, Kulkarni MG, Stirk WA, van Staden J (2015) Eckol improves growth, enzyme activities, and secondary metabolite content in maize (*Zea mays* cv. Border King). *Journal of Plant Growth Regulation* 34: 410-416; doi: 10.1007/s00344-015-9479-8
- Rojas L, Álvarez IM, Moriera LF, Valdés O, del Barrio G (2016) Evaluación preliminar de la actividad antiviral del extracto de *Laurencia obtusa* frente a herpesvirus y virus dengue. *Revista Cubana de Farmacia* 50(1): 106-116
- Rouphael Y, Colla G (2020) Editorial: Biostimulants in Agriculture. *Frontiers in Plant Science* 11(40): 1-7; doi: 10.3389/fpls.2020.00040
- Salehi B, Sharifi-Rad J, Seca AML, Pinto DCGA, Michalak I, Trincone A, Mishra AP, Nigam M, Zam W, Martins N (2019) Current Trends on Seaweeds: Looking at Chemical Composition, Phytopharmacology, and Cosmetic Applications. *Molecules* 24(4182): 1-49; doi: 10.3390/molecules24224182
- Sandepogu M, Shukla PS, Asiedu S, Yurgel S, Prithiviraj B (2019) Combination of *Ascophyllum nodosum* Extract and Humic Acid

- Improve Early Growth and Reduces Post-Harvest Loss of Lettuce and Spinach. *Agriculture* 9(240): 2-16; doi: 10.3390/agriculture9110240
- Seckin B, Sekmen AH, Turkan I (2009) An enhancing effect of exogenous mannitol on the antioxidant enzyme activities in roots of wheat under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 12-20; doi: 10.1007/s00344-008-9068-1
- Sharma HS, Fleming C, Selby C, Rao JR, Martin T (2014) Plant biostimulants: a review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses. *Journal of Applied Phycology* 26(1): 465-490; doi: 10.1007/s10811-013-0101-9
- Sharma S, Chen C, Khatri K, Rathore MS, Pandey SP (2019) *Gracilaria dura* extract confers drought tolerance in wheat by modulating abscisic acid homeostasis. *Plant Physiology and Biochemistry* 136: 143-154; doi: 10.1016/j.plaphy.2019.01.015
- Shukla PS, Borza T, Critchley AT, Prithiviraj B (2016) Carrageenans from Red Seaweeds As Promoter of Growth and Elicitors of Defense Response in Plants. *Frontiers in Marine Science* 3(81): 1-9; doi: 10.3389/fmars.2016.00081
- Shukla PS, Mantin EG, Adil M, Bajpai S, Critchley AT and Prithiviraj B (2019) *Ascophyllum nodosum*-Based Biostimulants: Sustainable Applications in Agriculture for the Stimulation of Plant Growth, Stress Tolerance, and Disease Management. *Frontiers in Plant Science* 10(655): 1-22; doi: 10.3389/fpls.2019.00655
- Silva LD, Bahcevandzhev K, Pereira L (2019) Production of bio-fertilizer from *Ascophyllum nodosum* and *Sargassum muticum* (Phaeophyceae). *Journal of Oceanology and Limnology* 37(3): 918-927; doi: 10.1007/s00343-019-8109-x
- Singh I, Gopalakrishnan VAK, Solomon S, Shukla SK, Rai R, Zodape ST, Ghosh A (2018) Can we not mitigate climate change using seaweed based biostimulant: A case study with sugarcane cultivation in India. *Journal of Cleaner Production* 204: 992-1003; doi: 10.1016/j.jclepro.2018.09.070
- Stadnik MJ, de Freitas MB (2014) Algal polysaccharides as source of plant resistance inducers. *Tropical Plant Pathology* 39(2): 111-118; doi: 10.1590/S1982-56762014000200001
- Stirk WA, Novák O, Hradecká V, Pnèik A, Rolèik J, Strnad M, Van Staden J (2009) Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): towards understanding their biosynthesis and homeostasis. *European Journal of Phycology* 44(2): 231-240; doi: 10.1080/09670260802573717
- Stirk WA, Tarkowská D, Tureèová V, Strnad M, van Staden J (2014) Abscisic acid, gibberellins and brassinosteroids in Kelpak®, a commercial seaweed extract made from *Ecklonia maxima*. *Journal of Applied Phycology* 26: 561-567; doi: 10.1007/s10811-013-0062-z
- Stirk WA, van Staden J (1997) Comparison of cytokinin- and auxin-like activity in some commercially used seaweed extracts. *Journal of Applied Phycology* 8: 503-508
- Suárez AM, Martínez-Daranas B, Alfonso Y (2015) Macroalgas marinas de Cuba. Editorial UH, La Habana; ISBN: 978-959-7211-44-0
- Tarakhovskaya ER, Maslov YI, Shishova MF (2007) Phytohormones in algae. *Russian Journal of Plant Physiology* 54(2): 163-170
- Thodhal S, Raguraman V, Muniswamy G, Sathyamoorthy G, Renuka RR, Chidambaram J, Rajendran T, Chandrasekaran K, Santha Ravindranath RR (2019) Mineral and trace metal concentrations in seaweeds by Microwave-Assisted Digestion Method followed by Quadrupole Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry. *Biological Trace Element Research* 187(2): 579-585; doi: 10.1007/s12011-018-1397-8
- Torres EG, Martínez-Daranas B (2019) Lista de especies de las arribazones de macrofitobentos en cinco playas de Habana del Este, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 39(1): 39-49
- Torres-Conde EG, Martínez-Daranas B (2020) Análisis espacio-temporal y oceanográfico de las arribazones de *Sargassum* pelágico en las

- playas del Este de La Habana, Cuba. Revista de Investigaciones Marinas 40(1): 22-41
- Ummat V, Tiwari BK, Jaiswal AK, Condon K, Garcia-Vaquero M, O'Doherty J, O'Donnell C, Rajauria G (2020) Optimisation of Ultrasound Frequency, Extraction Time and Solvent for the Recovery of Polyphenols, Phlorotannins and Associated Antioxidant Activity from Brown Seaweeds. Marine drugs 18(250): 1-25; doi: 10.3390/md18050250
- Valdés-Iglesias O, Fajer V, Naranjo S, González K, Hernández Y, Mora W, Fonfría C, Arista E, Fernandez S, Hormazac V (2018) Isolation of polysaccharides, fucose and other optically active compounds from marine vegetable extracts by means of Liquid Chromatography with a Laser Polarimetric Detector. Revista Cubana de Física 35(1E): 20-30
- Van Oosten MJ, Pepe O, De Pascale S, Silletti S, Maggio A (2017) The role of biostimulants and bioeffectors as alleviators of abiotic stress in crop plants. Chemical and Biological Technologies in Agriculture 4(5): 1-12; doi: 10.1186/s40538-017-0089-5
- Vargas-Hernández M, Macías-Bobadilla I, Guevara-González RG, Romero-Gómez SJ, Rico-García E, Ocampo-Velázquez R, Álvarez-Aquieta LL, Torres-Pacheco I (2017) Plant hormesis management with biostimulants of biotic origin in agriculture. Frontiers in Plant Science 8(1762): 1-11; doi: 10.3389/fpls.2017.01762
- Vera J, Castro J, Gonzalez A, Moenne A (2011) Seaweed Polysaccharides and Derived Oligosaccharides Stimulate Defense Responses and Protection Against Pathogens in Plants. Marine Drugs 9(12): 2514-2525; doi: 10.3390/md9122514
- Vidal A, Silva de Andrade-Wartha ER, de Oliveira e Silva AM, Pavan R, Lima A, Fallarero A, Batista AE, Mancini-Filho J (2009) Actividad antioxidante y polifenoles de las algas marinas *Halimeda opuntia* y *Halimeda monile*. ARS Pharmaceutica 50(1): 24-31
- Vijayakumar S, Durgadevi S, Arulmozhi P, Rajalakshmi S, Gopalakrishnan T, Parameswari N (2018) Effect of seaweed liquid fertilizer on yield and quality of *Capsicum annum* L. Acta Ecologica Sinica 39(5): 406-410; doi: 10.1016/j.chnaes.2018.10.001
- Vinoth S, Gurusaravanan P, Sivakumar S, Jayabalan N (2019) Influence of seaweed extracts and plant growth regulators on *in vitro* regeneration of *Lycopersicon esculentum* from leaf explant. Journal of Applied Phycology 31: 2039-2052; doi: 10.1007/s10811-018-1703-z
- Wally OSD, Critchley AT, Hiltz D, Craigie JS, Han X, Zaharia LI, Abrams SR, Prithiviraj B (2013) Regulation of phytohormone biosynthesis and accumulation in *Arabidopsis* following treatment with commercial extract from the marine macroalga *Ascophyllum nodosum*. Journal of Plant Growth Regulation 32(2): 324-339; doi: 10.1007/s00344-012-9301-9
- Yalçin S, Okudan ES, Karakaş O, Önem AN, Başkan KS (2019) Identification and quantification of some phytohormones in seaweeds using UPLC-MS/MS. Journal of Liquid Chromatography & Related Technologies 42(15-16): 475-484; doi: 10.1080/10826076.2019.1625374
- Yao Y, Wang X, Chen B, Zhang M, Ma J (2020) Seaweed Extract Improved Yields, Leaf Photosynthesis, Ripening Time, and Net Returns of Tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.). ACS Omega 5: 4242-4249; doi: 10.1021/acsomega.9b04155
- Yokoya NS, Stirk WA, van Standen J, Novák O, Turecková V, Pinèk A, Strnad M (2010) Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in red algae from Brazil. Journal of Phycology 46: 1198-1205; doi: 10.1111/j.1529-8817.2010.00898.x
- Zamani-Babgohari M, Critchley AT, Norrie J, Prithiviraj B (2019) Increased freezing stress tolerance of *Nicotiana tabacum* L. cv. Bright Yellow-2 cell cultures with the medium addition of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis extract. In Vitro Cellular & Developmental Biology- Plant 55: 321-333; doi: 10.1007/s11627-01909972-8
- Zewail RMY (2014) Effect of seaweed extract and amino acids on growth and productivity and some bioconstituents of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants. Journal of Plant Production, Mansoura University 5(8): 1441-1453
- Zhang X, Ervin EH (2008) Impact of seaweed extract-based cytokinins and zeatin riboside

on creeping bent grass heat tolerance. *Crop Science* 48(1): 364-370; doi: 10.2135/cropsci2007.05.0262

Zou P, Lu X, Zhao H, Yuan Y, Meng L, Zhang C, Li Y (2019) Polysaccharides Derived From the Brown Algae *Lessonia nigrescens* Enhance Salt Stress Tolerance to Wheat Seedlings by Enhancing the Antioxidant System and Modulating Intracellular Ion Concentration. *Frontiers in Plant Science* 10(48): 1-15; doi: 10.3389/fpls.2019.00048

Recibido: 19-05-2020
Aceptado: 08-09-2020

Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial 4.0 Internacional (CC BY-NC 4.0) <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/> Está permitido su uso, distribución o reproducción citando la fuente original y los autores.