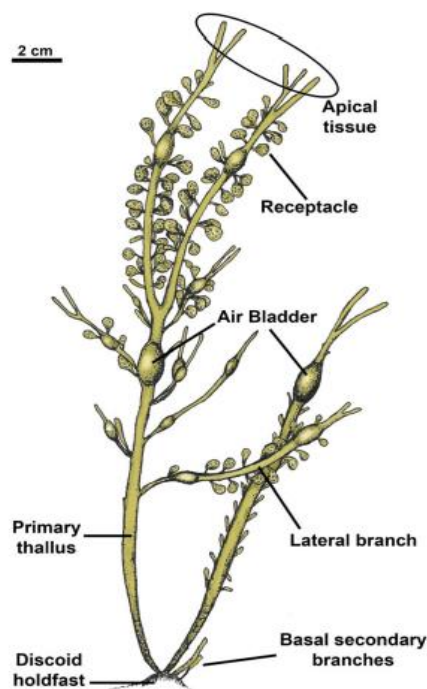




Sección de Biología
Universidad de La Laguna

EL USO DE ALGAS MARINAS COMO BIOESTIMULANTES

THE USE OF SEAWEED EXTRACTS AS BIOSTIMULANTS



Representación esquemática de *Ascophyllum nodosum* L. Tomada de (Pereira et al., 2020).

Trabajo de Fin de Grado

JORGE JAVIER GONZÁLEZ FARIÑA

Tutorizado por Juan Cristo Luis Jorge y Eduardo Hernández Amador

Grado en Biología. Julio 2022

ÍNDICE

1. RESUMEN	3
3. OBJETIVOS	4
4. METODOLOGÍA.....	4
2. INTRODUCCIÓN.....	4
5. ¿QUÉ SE CONSIDERA UN BIOESTIMULANTE?	8
6. ¿CÓMO SE GENERA UN EXTRACTO DE ALGAS?.....	11
6.1 Métodos tradicionales de extracción.....	12
6.2 Métodos de extracción avanzados	12
7. EXTRACTOS DE ALGAS Y SU ACCIÓN BIOESTIMULANTE.....	14
8. EFECTOS DE LOS EXTRACTOS DE ALGAS EN CONDICIONES DE ESTRÉS ABIÓTICO	19
9. EFECTOS DE LOS EXTRACTOS DE ALGAS EN LA MICROBIOTA DEL SUELO	22
10. ¿MEJORAN ESTOS PRODUCTOS LA ADQUISICIÓN DE NUTRIENTES EN LAS PLANTAS?.....	23
11. POSIBLES MECANISMOS DE ACCIÓN A NIVEL CELULAR	24
12. ASPECTOS LEGALES Y DE FUTURO	26
13. CONCLUSIONES.....	27
14. BIBLIOGRAFÍA	28

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi gratitud en primer lugar a mis tutores, Juan Cristo Luis Jorge y Eduardo Hernández Amador por su esfuerzo para ayudarme a elaborar este trabajo y su implicación constante. También a mi familia, especialmente a mis padres y a mi hermana por estar siempre apoyándome durante toda la carrera. Y, sobre todo, a Michelle y a mis compañeros de carrera, ya que la experiencia ha sido inolvidable gracias a ellos y porque en los momentos más difíciles su ayuda y compañía ha sido indispensable.

1. RESUMEN

Los extractos de algas marinas poseen sustancias bioestimulantes como polisacáridos, fitohormonas y micronutrientes capaces de estimular el crecimiento vegetal y ofrecer una mayor protección frente a diferentes tipos de estrés abiótico y biótico. Los extractos de algas tienen efectos sobre la microbiota del suelo ya que modifican ciertas propiedades de este como la actividad enzimática, aireación y retención de agua, favoreciendo la proliferación de microorganismos como hongos micorrícicos o bacterias fijadoras de nitrógeno. A nivel celular, se han identificado diferentes genes de respuesta al estrés abiótico y biótico, así como genes propios del crecimiento y elongación celular cuya expresión se ve modulada por la aplicación de extractos de algas. La comercialización de dichos extractos, los métodos de extracción y la caracterización de los compuestos bioestimulantes continúa en pleno desarrollo y su estudio será crucial para la futura aplicación en la agricultura. Por otra parte, es necesario evaluar el impacto ecológico que la extracción a gran escala de estas algas puede conllevar y si pudiera convertirse en una fuente renovable que sustituya o reduzca la utilización de fertilizantes y pesticidas químicos en un futuro.

Palabras clave: bioestimulantes, extracto de algas, *Ascophyllum nodosum* L., polisacáridos, algas marinas.

ABSTRACT

Seaweed extracts contain biostimulant substances such as polysaccharides, phytohormones and micronutrients capable of stimulating plant growth and offering greater protection against different types of abiotic and biotic stress. Seaweed extracts have effects on the soil microbiota by modifying certain soil properties such as enzymatic activity, aeration and water retention, favouring the proliferation of micro-organisms such as mycorrhizal fungi or nitrogen-fixing bacteria. At the cellular level, different abiotic and biotic stress response genes have been identified, as well as genes specific to cell growth and elongation whose expression is modulated by the application of seaweed extracts. The commercialisation of these extracts, extraction methods and characterisation of biostimulant compounds is still under development and their study will be crucial for future application in agriculture. Moreover, it is necessary to assess the ecological impact that large-scale extraction of these algae may have and whether it could become a

renewable source to replace or reduce the use of chemical fertilisers and pesticides in the future.

Keywords: biostimulants, seaweed extract, *Ascophyllum nodosum* L., polysaccharides, seaweed.

3. OBJETIVOS

El principal objetivo de este trabajo ha sido realizar una revisión bibliográfica sobre el uso de extractos de algas marinas como bioestimulantes en plantas. Los objetivos específicos en los que se ha centrado han sido los siguientes:

- Definir y describir a los bioestimulantes según su composición y/o función.
- Enumerar los diferentes métodos de extracción utilizados en algas marinas a la hora de obtener extractos con actividad bioestimulante.
- Detallar los efectos de los extractos de algas en plantas, microorganismos y el suelo.
- Identificar los posibles mecanismos de acción de los extractos de algas a nivel celular.

4. METODOLOGÍA

La búsqueda de información se realizó en bases de datos a las que se accedió a través del Punto Q de la ULL (Web of Science (WoS), SpringerLink y Elsevier). La búsqueda de publicaciones se restringió a aquellas accesibles en formato pdf desde el servidor de la ULL. La bibliografía se encontró en las bases de datos mediante palabras clave, siendo seleccionadas en función del punto desarrollado. El número de artículos se redujo a 70 siguiendo un criterio de calidad de contenido y relevancia de cada uno de los recursos. En el contexto del TFG los tutores eliminaron los criterios de año de publicación, autoría e índice de impacto de la publicación dada la novedad del tema para el alumno.

2. INTRODUCCIÓN

Las algas son organismos esenciales en los ecosistemas marinos de todo el planeta. Desde las especies microscópicas y unicelulares hasta las especies pluricelulares o macroalgas, sirven de sustento y refugio para numerosos organismos, siendo además capaces de

cambiar las propiedades fisicoquímicas del medio en el que habitan (Battacharyya et al., 2015).

Actualmente existen descritas casi 10.000 especies de macroalgas, aunque tan solo un pequeño porcentaje de estas se utilizan con fines agrícolas como fertilizantes o en suplementos alimentarios para la industria ganadera (Michalak & Chojnacka, 2014). La demanda de biomasa procedente de estos organismos se ha incrementado hasta tal punto que en 2007 ya era de 16 millones de toneladas de peso fresco (FAO, 2009). Con el propósito de cubrir esta demanda, actualmente las algas no solo se recolectan del medio natural, sino que ya se han introducido sistemas artificiales de cultivo (Michalak & Chojnacka, 2014).

Las algas pardas o Feofitas son las más utilizadas en agricultura y concretamente *Ascophyllum nodosum* L. es una de las más estudiadas junto con *Saccharina longicuris* K. y *Fucus vesiculosus* L. Estas especies producen polisacáridos de gran interés agrícola como pueden ser laminarinas, fucoidanos y alginatos (Khan et al., 2009). Con respecto a los alginatos, se ha demostrado que incrementan la aireación y mejoran la capacidad de retención de agua de los suelos, facilitando el desarrollo de microorganismos tales como hongos micorrícicos (Khan et al., 2009). Los fucoidanos son utilizados para mejorar la aireación y estructura del suelo, así como la estimulación del crecimiento de la raíz y la proliferación de microorganismos debido a que son capaces de mantener Cu, Co, Mn y Fe en estado soluble (Craigie, 2011). En cuanto a las laminarinas, se ha demostrado que participan en respuestas de defensa frente a patógenos mediante la codificación de proteínas con propiedades antimicrobianas (Khan et al., 2009).

La comercialización de productos basados en algas marinas ha ido en aumento y es que aparte de sus usos en la industria farmacéutica y alimentaria, cada vez más, son empleadas como bioestimulantes para plantas. Los beneficios en la aplicación de extractos de algas han sido demostrados en numerosos estudios, mejorando la germinación y establecimiento de plántulas, incrementando la resistencia a estrés abiótico y biótico e incluso se ha demostrado su valor en la biorremediación de suelos contaminados con metales pesados (Khan et al., 2009).

Aunque el uso de algas marinas por parte del ser humano pueda parecer algo reciente, este se remonta a miles de años atrás, en concreto hasta hace unos 14.000 años en las

excavaciones arqueológicas de Monte Verde, Chile. En este lugar, se hallaron nueve especies de algas marinas utilizadas con propósitos alimenticios y medicinales, entre ellas se encuentran *Durvillaea antártica* C., *Porphyra* sp., *Gracilaria* sp. y *Sargassum* sp. (Craigie, 2011) (**Figura 1**). A lo largo de la historia, el uso de las algas marinas ha estado presente en numerosas civilizaciones localizadas en diferentes lugares del planeta. De hecho, los aborígenes australianos, utilizaban las algas con diversos fines como la elaboración de vestimentas, la alimentación o el uso doméstico. Entre las distintas algas implementadas en su dieta destaca *Durvillaea potatorum* L. (Thurstan et al., 2018) (**Figura 1**). Por otro lado, en la costa oeste de Norte América, los pueblos indígenas de la zona recolectaban algas del género *Porphyra abbottae* V. por sus beneficios nutricionales y de salud (Turner, 2011) (**Figura 1**).

Los antiguos romanos 4–70 d.C. también estaban familiarizados con la naturaleza fertilizante de las algas. L.J.M. Collumella, uno de los escritores más destacados sobre agricultura del Imperio Romano, describió cómo las raíces de ciertas plantas debían ser envueltas en algas para conservar el verdor de las plántulas (Battacharyya et al., 2015). A principios del siglo VIII un científico musulmán, 'Abd al-Rahmān de Alejandría, logró extraer algina del alga parda *Cystoseira barbata* S. que posteriormente utilizó para fabricar telas ignífugas. Las telas se utilizaban para cubrir las embarcaciones protegiéndolas del llamado “Fuego Griego” de la flota bizantina (Mouritsen et al., 2021) (**Figura 1**).

Por otra parte, en el siglo XVI los portugueses elaboraban mezclas de diversas algas tradicionalmente usadas para la fertilización de los suelos agrícolas. Una de ellas, conocida como “moliço”, se componía de algas del género *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Gracilaria*, *Ceramium* y otras plantas marinas del género *Zostera* o *Ruppia*. La otra mezcla “sargaço”, se componía de macroalgas como *Laminaria digitata* H., *Fucus vesiculosus* L., *Ascophyllum nodosum* L., etc. (Pereira et al., 2019) (**Figura 1**). A mediados del siglo XIX, la alimentación de los irlandeses dependía fundamentalmente del cultivo de la papa. Sin embargo, con la aparición del hongo *Phytophthora infestans* M. a finales de la década de 1840, las cosechas se vieron gravemente mermadas. Debido a esto, optaron por la utilización de algas tanto para su consumo como para la fertilización de los suelos. Para el cultivo de la papa cavaban pequeños agujeros, los llenaban con la poca tierra que encontraban y los complementaban con algas marinas para fertilizar dichas plantas (Mouritsen et al., 2021) (**Figura 1**).

Ya en el siglo XX y XXI la incesante búsqueda de agentes naturales que actúen como bioestimulantes y que sean capaces de sustituir a los fertilizantes químicos, ha conducido a un profundo estudio de los principales componentes de interés en estas algas como polisacáridos, lípidos, antioxidantes, etc. Y de las técnicas más avanzadas y eficaces para su extracción (Michalak & Chojnacka, 2014). Las distintas aplicaciones de las algas marinas se cree que tendrán un papel crucial en el futuro para el sustento de la población mundial en continuo crecimiento. Los efectos que el cambio climático podría ocasionar en los próximos años tendrán consecuencias negativas para las plantas tanto a nivel biótico como abiótico, mermando de esta manera la producción agrícola. El uso de extractos de algas marinas podría ser una alternativa más con la cual abordar la demanda alimentaria a nivel global del siglo XXI (Khan et al., 2009).



Figura 1: esquema que representa algunos de los usos tradicionales de las algas marinas a lo largo de la historia (*Ascophyllum Nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863; Dillehay et al., 2008; Morphy, 2015; Mouritsen et al., 2021; Turner, 2011).

5. ¿QUÉ SE CONSIDERA UN BIOESTIMULANTE?

La definición de bioestimulante ha sufrido numerosas transformaciones desde su primera descripción en 1997 por Zhang y Schmidt para el Departamento de Ciencias Ambientales de Cultivos y Suelos del Instituto Politécnico de Virginia y la Universidad Estatal. En dicha definición, se describía a los bioestimulantes como ciertos materiales que al ser aplicados en pequeñas cantidades eran capaces de promover el crecimiento vegetal (**Figura 2**). Posteriormente, Zhang y Schmidt se centraron además en los efectos hormonales que estas sustancias tenían sobre las plantas e incluso llegaron a describirlas como potenciadores metabólicos (du Jardin, 2015).

En la literatura científica apareció el término de bioestimulante en 2007. A partir de entonces, ciertos organismos como hongos o bacterias, capaces de beneficiar en mayor o menor medida a las plantas fueron introducidos dentro de la definición de bioestimulante (**Figura 2**). Pero a pesar de estos continuos cambios, un rasgo en común que presentan la mayoría de las definiciones es la diferenciación clara entre bioestimulante y fertilizante o pesticida (du Jardin, 2015).

Entre algunas de las definiciones más recientes, encontramos la propuesta por el EBIC (Consejo Europeo de la Industria de los Bioestimulantes) en el 2018. “Un bioestimulante vegetal es aquel material que contiene sustancia(s) y/o microorganismos cuya función, cuando se aplica a las plantas o la rizosfera, es estimular los procesos naturales para beneficiar la absorción de nutrientes y la eficiencia de su uso, la tolerancia al estrés abiótico y biótico y/o la calidad del cultivo, independientemente de su contenido en nutrientes” (Radley-Gardner et al., 2016).



Figura 2: línea temporal en la que se representan las diferentes definiciones de bioestimulante en orden cronológico (1997 – 2016) (Biostimulant Coalition, 2013; du Jardin, 2015; Kauffman et al., 2007; Radley-Gardner et al., 2016; Zhang et al., 2003; Zhang & Schmidt, 2000).

Pero los bioestimulantes no solo se limitan a extractos de algas marinas, existen numerosos compuestos orgánicos e inorgánicos con propiedades bioactivas (**Tabla 1**). Dentro de las sustancias orgánicas y de gran peso molecular encontramos los ácidos húmicos y fúlvicos, estos son componentes habituales de la materia orgánica de los suelos, proveniente de la descomposición de animales, plantas o incluso residuos metabólicos de diferentes microorganismos. Estos compuestos son capaces de mejorar la fertilidad del suelo, incrementando especialmente la absorción de nutrientes por las raíces. Debido a la elevada capacidad de intercambio catiónico del suelo donde se incluyen estas sustancias, las plantas son capaces de captar con mayor facilidad macro y micronutrientes como por ejemplo fósforo, nitrógeno, etc. Esto ocurre gracias a la estimulación de las H⁺-ATPasas en la membrana plasmática, que además de ayudar en la captación de nutrientes también favorecen la elongación celular y el crecimiento de la raíz. Además, son capaces de mejorar la regulación hormonal de las plantas y potenciar la actividad de enzimas clave implicadas en el metabolismo de metabolitos secundarios como fenilpropanoides, mejorando su respuesta frente al estrés abiótico y biótico (du Jardin, 2015). Por otro lado, la elevada disponibilidad de carbono presente en los ácidos húmicos sirve como fuente energética para diversos microorganismos, mejorando por tanto su desarrollo (Sible et al., 2021).

Los quitosanos, derivados de la quitina, también se consideran compuestos bioestimulantes. Su principal función es la inducción de varios genes de defensa frente a patógenos, así como enzimas tipo glucanasa y quitinasa. Además, participan en la eliminación de especies reactivas de oxígeno y en la transcripción de ciertas enzimas como la fenilalanina amoníaco liasa (PAL), crucial en la biosíntesis de compuestos fenólicos (Pichyangkura & Chadchawan, 2015).

Los hidrolizados de proteínas y compuestos nitrogenados también juegan un papel fundamental como bioestimulantes. Algunos aminoácidos como la prolina tienen un efecto quelante que facilita la movilización de nutrientes y protege a la planta frente a metales pesados (du Jardín, 2015). Por otra parte, sustancias como la glicina betaína son capaces de aumentar la actividad de enzimas antioxidantes y reducir la peroxidación lipídica, proporcionando de esta forma mayor resistencia frente al estrés abiótico como la salinidad o la sequía (Shafiq et al., 2021).

Diversos microorganismos son utilizados con frecuencia como bioestimulantes, por ejemplo, los conocidos como PGPRs (rizobacterias promotoras de crecimiento en plantas). Las bacterias del género *Rhizobium* y otras especies relacionadas son capaces de fijar nitrógeno atmosférico en formas bioactivas como los nitratos. Estableciendo relaciones simbióticas con la planta hospedadora e intercambiando esos compuestos nitrogenados por carbohidratos, son capaces de mejorar la nutrición y por tanto la morfogénesis de la planta, así como su interacción con otros organismos del entorno (Sible et al., 2021).

Por otro lado, los hongos también son capaces de establecer relaciones mutualistas con plantas. Los hongos endomicorrícicos arbusculares tienen la capacidad de penetrar las células corticales de la raíz aumentando la cantidad de agua disponible para la planta y mejorando la eficiencia en la absorción de macro y micronutrientes (du Jardin, 2015). Además, algunos hongos del género *Apergillus* o *Penicillium* y bacterias tales como *Bacillus* o *Pseudomonas* tienen la capacidad de solubilizar el fósforo. Aunque la proporción de fósforo en el medio ronda el 0.05% la disponibilidad de este es muy limitada, situándose en tan solo un 0.01%. Por lo que un correcto mantenimiento de la biota del suelo debe tenerse en consideración para potenciar el desarrollo de las plantas (Sible et al., 2021).

La aplicación externa de determinados compuestos inorgánicos juega un papel crucial en el desarrollo de algunas plantas. Como ejemplos encontramos, el silicio, importante en ciertas plantas para fortalecer las paredes celulares a través de su deposición, el sodio, fundamental en la regulación osmótica frente al estrés o el selenio que es expresado en diversas situaciones de estrés biótico (du Jardin, 2015).

Finalmente, dentro del grupo de extractos complejos encontramos los extractos de algas, capaces de mejorar el crecimiento y desarrollo de las plantas y aumentar su tolerancia frente a factores de estrés abiótico y biótico como puede ser sequía, salinidad, temperaturas extremas, ataques de patógenos, etc. Por otro lado, la aplicación de extractos de algas en muchas ocasiones se acompaña de otros bioestimulantes. De hecho, extractos de *Ascophyllum nodosum* L., a menudo son complementados con quitosanos o ácidos húmicos potenciando sus efectos beneficiosos en el crecimiento y resistencia a patógenos (Nanda et al., 2021).

	Ácidos húmicos	Quitosanos	Glicina betaina	PGPRs	Algas marinas
Composición	Procedentes de la descomposición de animales, plantas o residuos metabólicos de microorganismos.	Co - polímeros derivados de la quitina. N-acetil-d-glucosamina y d-glucosamina	Aminoácido capaz de regular el potencial osmótico de las células vegetales.	Rhizobacterias promotoras de crecimiento en plantas	Extractos de algas. Polisacáridos como alginatos, fucoidanos o laminarinas
Efectos fisiológicos en las plantas	Mayor elongación celular y mejora de la regulación hormonal	Inducción de genes de defensa y eliminación de ROS	Mayor concentración de pigmentos foliares y fenoles totales. Mejora en la actividad de enzimas antioxidantes y menor peroxidación lipídica	Mejora en la nutrición y morfogénesis de la planta. Aumento de la captación de agua	Estimulación radicular, expresión de genes de defensa frente a patógenos, mayor captación de nutrientes, etc.
Relevancia para la agricultura	Mejora de la producción en cultivos, plantas más tolerantes al estrés y reducción de fertilizantes	Aumento en el crecimiento de las plantas, mayor resistencia frente a patógenos y mejora en la calidad de los frutos	Mejora en el crecimiento vegetal y la resistencia frente al estrés abiótico como la salinidad o la sequía	Potencian el desarrollo de las plantas, menor consumo de agua y fertilizantes	Plantas resistentes a temperaturas extremas, salinidad, sequía, ataques de patógenos, etc.

Tabla 1: Comparación entre algunos de los bioestimulantes utilizados en la agricultura (du Jardin, 2015; Nanda et al., 2021; Pichyangkura & Chadchawan, 2015; Shafiq et al., 2021).

6. ¿CÓMO SE GENERA UN EXTRACTO DE ALGAS?

Existen numerosos métodos para la extracción de compuestos bioestimulantes a partir de algas marinas y la utilización de estos procedimientos depende del componente que se quiera obtener. El potencial bioestimulante de los polisacáridos, así como de otros compuestos que conforman las algas, está directamente relacionado con el método de

extracción empleado y será determinante en la composición química de los extractos finales (Ajanth Praveen et al., 2019) (**Figura 3**).

6.1 Métodos tradicionales de extracción

Algunos métodos de extracción tradicionales consisten en pulverizar e hidratar las algas repetidas veces, pasando por diferentes filtros hasta adquirir la textura y composición adecuada dependiendo de su uso final (Shukla et al., 2019). Otras técnicas de esta misma índole se llevan a cabo empleando el extractor de Soxhlet con solventes orgánicos como por ejemplo etanol, hexano, tolueno, etc. La ventaja de este método es que se puede aplicar a escala industrial, como es el caso de la producción de biodiesel a partir de la extracción de lípidos de microalgas (Michalak & Chojnacka, 2014).

Por otro lado, las hidrólisis ácida y alcalina son métodos de extracción que consisten en tratar el material vegetal con ácido clorhídrico o sulfúrico entre 40 y 50 °C en el caso de la primera y con soluciones de NaOH o KOH desde 70 a 100 °C en la segunda. La finalidad de su aplicación es degradar complejos de polisacáridos y otras moléculas en elementos más sencillos como pueden ser fucoidanos purificados (Shukla et al., 2019).

6.2 Métodos de extracción avanzados

Dentro de los métodos de extracción avanzados, la extracción por ultrasonidos puede ser empleada en la obtención de extractos ricos en polisacáridos como carragenanos y alginatos reduciendo el tiempo de extracción a aproximadamente 15 minutos. Para llevar a cabo este proceso, primero se suspende el material vegetal en agua, corrigiendo el pH a 11, a una temperatura de 50 °C y con una potencia de ultrasonidos de 150W durante 30 minutos. Además de ahorrar tiempo y dinero también es una técnica respetuosa con el medio ambiente ya que reduce el coste energético de producción (Youssof et al., 2017).

La extracción asistida con microondas comparte características con los ultrasonidos teniendo un impacto mínimo en el medio ambiente, pero se diferencia de estos en que las microondas calientan el material vegetal polarizando sus componentes que son conducidos por afinidad iónica hacia distintos solventes. Este método es comúnmente utilizado ya que permite optimizar el tiempo y uso de materiales y a su vez es capaz de extraer de manera más específica diversos carbohidratos, proteínas, pigmentos, metabolitos, etc. Concretamente, de *Ascophyllum nodosum* se han conseguido extraer

alginatos, fucoidanos, compuestos fenólicos, entre otros, gracias al empleo de esta técnica (Shukla et al., 2019).

La extracción asistida con enzimas también ha ganado importancia recientemente ya que mejora la producción de compuestos bioactivos derivados de diversos organismos que poseen pared celular como las algas marinas (Rodrigues et al., 2019). Entre las ventajas que incluye esta técnica encontramos una mayor eficiencia catalítica, ahorro energético y alta especificidad. En este método de extracción, enzimas hidrolíticas como alcalasas o viscozimas con actividad proteasa y celulasas son utilizadas para degradar las paredes celulares del material vegetal que se quiere procesar, por lo que se acelera la separación de los bioestimulantes además de preservar su integridad (Alboofetileh et al., 2019). Se ha comprobado que los métodos de extracción asistida con enzimas aumentan considerablemente la producción de los polisacáridos deseados, son biocompatibles y además menos tóxicos y más eficientes (Ajanth Praveen et al., 2019).

Por otro lado, la extracción con fluidos supercríticos y la extracción con líquido presurizado son métodos alternativos a los mencionados anteriormente. El primero, ausente de solventes tóxicos, es capaz de proteger el material vegetal frente al calor y la degradación bioquímica, preservando la actividad bioestimulante de los polisacáridos deseados. Normalmente se utiliza CO₂ aprovechando su alta tasa de difusión al ser mezclada con etanol, esto hace que cuando el etanol penetre en los tejidos vegetales se produzca una mejor transferencia de masas entre las fases de solvente (Shukla et al., 2019). En cuanto a la extracción con líquido presurizado, la elevada temperatura que ronda los 200 °C, junto con la alta presión de entre 3.5 y 20 MPa, hace posible la solubilización de los compuestos algales facilitando la rápida transferencia de masas. Aunque es una herramienta muy eficaz de extracción, presenta inconvenientes ya que no mejora tanto la actividad antioxidante de ciertos polisacáridos en comparación con otras técnicas de extracción tradicionales (Shukla et al., 2019).

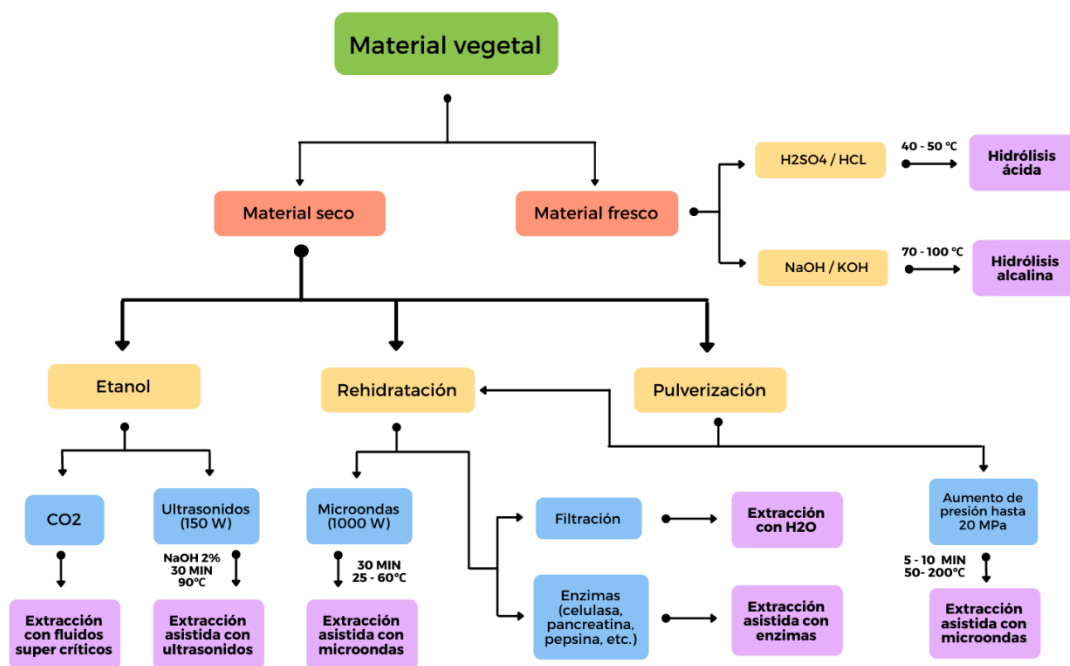


Figura 3: esquema de los diferentes procedimientos para la extracción de bioestimulantes de algas (Ajant Praveen et al., 2019; Michalak & Chojnacka, 2014; Shukla et al., 2019; Youssouf et al., 2017).

7. EXTRACTOS DE ALGAS Y SU ACCIÓN BIOESTIMULANTE

No todos los extractos de algas tienen los mismos efectos sobre las plantas debido a las variaciones en su composición, aunque la mayoría de ellos contienen los principales nutrientes requeridos por las plantas como nitrógeno, fósforo y potasio, diversos aminoácidos y vitaminas e incluso fitohormonas como auxinas y citoquininas (Pramanick et al., 2017).

Los extractos del alga *Kappaphycus alvarezii* D. han sido bien estudiados y además se ha demostrado su poder bioestimulante en diferentes cultivos como el maíz (*Zea mays* L.) y la papa (*Solanum tuberosum* L.). En el caso del maíz, una de las mayores debilidades que presenta es su sensibilidad frente a la sequía durante la etapa de floración (Trivedi et al., 2018). Un estudio realizado por Singh et al., 2016 demostró que la aplicación foliar de un extracto procedente de *Kappaphycus alvarezii* D., mejora el crecimiento en altura de las plantas y la calidad de las semillas de maíz, debido al aumento en la capacidad fotosintética gracias a reguladores de crecimiento como las citoquininas. En los experimentos realizados se aplicaron varios tratamientos de fertilizantes al 50% y 100% en conjunto con extractos de algas de *Kappaphycus alvarezii* D. y *Gracilaria edulis* G.

Los tratamientos que mezclaban la acción de fertilizantes y extractos de algas fueron los que mejores resultados obtuvieron en cuanto al crecimiento de las plantas, ahorrando de esta manera fertilizantes y reduciendo la huella de carbono (Singh et al., 2016).

En concordancia con estos resultados, otro estudio posterior realizado por Trivedi et al., 2018, reveló que la aplicación foliar de un extracto de *Kappaphycus alvarezii* D. mejora el crecimiento de plantas de maíz sometidas a tratamientos de estrés hídrico moderado y severo en comparación con aquellas que se encontraban irrigadas. Las plantas tratadas con el extracto de *Kappaphycus alvarezii* D. presentaron una reducción en las especies reactivas de oxígeno, debido al incremento de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos. La mejora en el crecimiento de las plantas probablemente fue debido a las altas concentraciones de potasio, glicina betaína y citoquininas presentes en el extracto de algas (Trivedi et al., 2018).

En cuanto a la aplicación de extractos procedentes de *Kappaphycus alvarezii* D. en el cultivo de *Solanum tuberosum* L., un estudio realizado por Pramanick et al., 2017 demostró que la aplicación foliar de dicho extracto mejora el crecimiento y calidad de los tubérculos. Por un lado, se produjo un incremento en la movilización de nutrientes, el desarrollo radicular y el contenido en clorofilas debido a la gran concentración de diversos nutrientes como fósforo, calcio, magnesio, etc. Por otro lado, la calidad de los tubérculos mejoró debido a la reducción en el contenido de azúcares y de ácido ascórbico de los mismos (Pramanick et al., 2017).

Otro extracto de algas que ha sido bien documentado por diversos artículos es el procedente de *Ecklonia máxima* O. En un estudio en el que se utilizó un extracto de *Ecklonia máxima* O. aplicado vía radicular a plantas de la especie *Brassica rapa* L. subsp. *Sylvestris*, se demostró que el crecimiento de las plantas y la actividad de enzimas antioxidantes aumentó tras su aplicación. Por otra parte, mejoró el contenido en nutrientes como el fósforo y el nitrógeno, la tasa fotosintética y el contenido en clorofilas. Las propiedades bioestimulantes que confiere el extracto de *Ecklonia máxima* O. se deben a la presencia de polisacáridos, osmoprotectores y compuestos derivados de las betaínas (Stasio et al., 2017).

En otro estudio de 2019 referente al extracto de *Ecklonia máxima* O., se analizó un componente bioactivo del mismo conocido como eckol (**Figura 4**). Este compuesto fue

aplicado de manera foliar en espinacas (*Spinacia oleracea* L.) y se demostró la mejora en el crecimiento de las plantas, en el contenido de clorofilas y carotenoides, así como en la concentración de citoquininas en comparación con el grupo control que no fue tratado con eckol. Además, otra ventaja de este compuesto es que aumenta las concentraciones de ácido sináptico en las espinacas, el cual debemos consumir con cierta regularidad. Por tanto, aplicando este bioestimulante a las espinacas podríamos reducir la ingesta de dicho vegetal a la mitad y seguiríamos consumiendo la cantidad recomendada de ácido sináptico para mantenernos saludables (Kulkarni et al., 2019).

Los extractos de *Ecklonia máxima* O., también han sido utilizados para incrementar la biomasa de sauces (*Salix schwerinii* x *Salix viminalis* y *Salix triandra* x *Salix viminalis*) con la finalidad de producir energía mediante la liberación de azúcares por sacarificación y posterior conversión en etanol. La solución comercial Kelpak®, que contiene *Ecklonia máxima* O., mejora el crecimiento de brotes y tallos en el cultivo de sauces. Para cubrir el incremento en la demanda energética mundial y frenar el cambio climático debemos optimizar la producción de biomasa para generar calor, electricidad y biocombustibles y en este aspecto los extractos de algas podrían ser muy relevantes (Digruber et al., 2018).

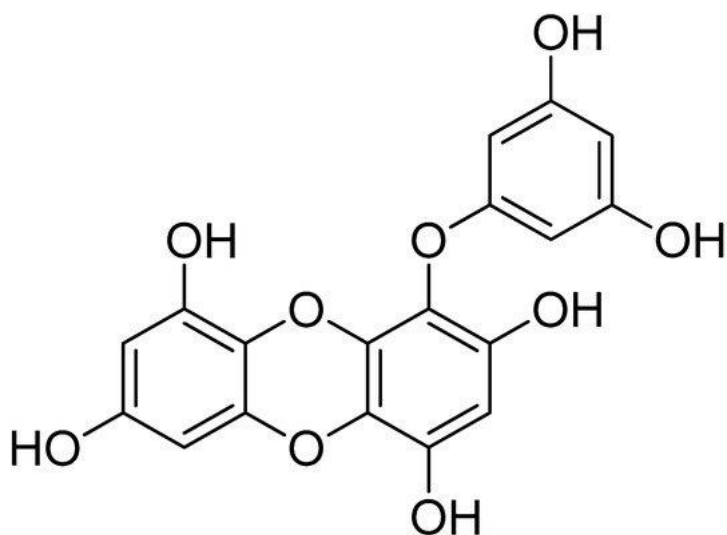


Figura 4: estructura química del eckol (Manandhar et al., 2019).

Cuando una planta se enfrenta a condiciones de sequía, el crecimiento del meristemo apical, así como la capacidad fotosintética se ven reducidas, mientras que el crecimiento radicular se incrementa, mejorando la eficiencia hídrica. Sin embargo, al aplicar un extracto de *Ascophyllum nodosum* L. sobre naranjos (*Citrus × sinensis* L.) que se

encontraban al 50% de irrigación, se demostró que el crecimiento total de dichas plantas era superior a aquellos sin tratamiento y que desarrollaron en mayor medida su sistema radicular (Spann & Little, 2011). Esta respuesta fisiológica de mejora en el crecimiento vegetal también fue demostrada por Mattner et al., 2018 con respecto al incremento en el crecimiento de las raíces de fresas (*Fragaria × ananassa* D.). Utilizando un extracto comercial (Seasol®), que contiene *Durvillaea potatorum* L. y *Ascophyllum nodosum* L., demostraron que las plantas que habían recibido dicho tratamiento aumentaron su densidad radicular en un 38% y la producción de frutos comercializables en un 8% en comparación con aquellas que no recibieron el tratamiento. Las mejoras en el crecimiento de las plantas fueron probablemente debidas a reguladores de crecimiento como auxinas y citoquininas que poseen estos extractos de algas (Mattner et al., 2018).

Por otro lado, la combinación de ácido 5-aminolevulínico y extractos de *Ascophyllum nodosum* L. ha resultado tener efectos muy positivos para la agricultura en condiciones de estrés salino. La aplicación de esta mezcla en plantas de *Asparagus aethiopicus* L. en condiciones de salinidad (2000 y 4000 ppm de NaCl) tuvo un efecto sinérgico incrementando la expresión de genes responsables del uso del agua, producción de metabolitos secundarios y acumulación de antioxidantes en plantas. De esta manera, se mejoró la concentración de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos que controlan la acumulación de ROS, además del contenido en clorofilas, prolina y azúcares. La combinación de estos compuestos podría ser una alternativa para mejorar la producción de los cultivos en aquellas zonas con escasa disponibilidad de agua potable y en suelos con tendencia a la acumulación de sales (Al-Ghamdi & Elansary, 2018).

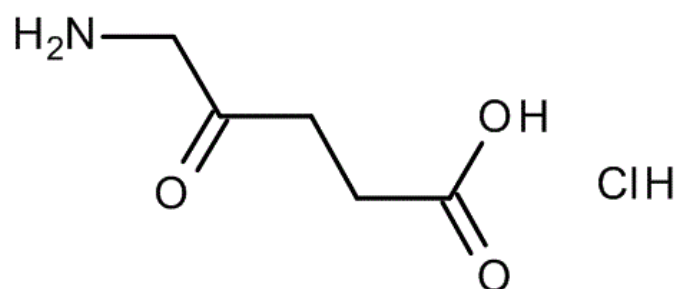


Figura 5: estructura química del ácido 5-aminolevulínico. Extraído de [Merck KGaA](#).

Otros extractos que han resultado tener efectos positivos en plantas bajo condiciones de estrés salino son los procedentes de *Sargassum muticum* Y. y *Jania Rubens* L. En un estudio se demostró que la aplicación de dichos extractos en garbanzos mejora el crecimiento de las plantas gracias a una mayor acumulación de pigmentos fotosintéticos, aminoácidos como prolina, treonina o serina y potasio en comparación con el grupo control. Además, se incrementó la actividad de la superóxido dismutasa y la peroxidasa reduciendo las especies reactivas del oxígeno y permitiendo un continuo crecimiento de las plantas bajo estrés salino (Abdel Latef et al., 2017).

Además de todos los beneficios para la agricultura que los extractos de algas pueden proporcionar, también existen efectos directos en la calidad de los productos que consumimos y en su repercusión para nuestra salud. Se ha demostrado que la aplicación de extractos de algas como *Ascophyllum nodosum* L. en viñas, además de incrementar su crecimiento, también son capaces de mejorar las propiedades químicas y cromáticas de las uvas y por tanto de los vinos, haciéndolos más atractivos para el consumidor (Frioni et al., 2018). Por otro lado, utilizando un extracto de *Macrocystis pyrifera* L. sobre pepinos (*Cucumis sativus* L.), se ha demostrado una mayor concentración en vitamina C, siendo un 27% superior al grupo de control y un aumento en la concentración de antioxidantes. Esto permite una disminución en el uso fertilizantes convencionales con efectos adversos en el medio ambiente y en nuestra salud (Trejo Valencia et al., 2018). Otro estudio relacionado con la mejora en la calidad de las fresas reveló que la aplicación de un bioestimulante cuya composición incluía ácido algínico, fue capaz de mejorar la palatabilidad de las frutas incrementando el contenido en fructosa y sacarosa. Además,

aumentó la concentración de quercetina, un flavonol con efectos positivos a nivel cardiovascular y de reducción de agentes cancerígenos (Kapur et al., 2018).

Por otra parte, los extractos de algas también pueden ayudar en la preservación de las frutas tras la cosecha. En un estudio en el que se analizó la aplicación de diferentes extractos de algas sobre manzanas Fuji recién cosechadas, se demostró que especialmente un extracto de *Codium tomentosum* S. era capaz de reducir la degradación enzimática de los frutos. Las enzimas PPO y POD se expresan en respuesta al estrés generado por el corte de la fruta con la finalidad de proteger a la planta frente a patógenos externos, provocando la oxidación de la fruta y acortando la vida útil de las mismas. La aplicación de *Codium tomentosum* S. podría ser una alternativa a la utilización de aditivos químicos en la industria alimentaria (Augusto et al., 2016).

8. EFECTOS DE LOS EXTRACTOS DE ALGAS EN CONDICIONES DE ESTRÉS ABIÓTICO

Las especies reactivas de oxígeno o ROS son producidas de manera constante en peroxisomas, mitocondrias y cloroplastos. A pesar de los efectos dañinos que estas moléculas pueden causar en proteínas, lípidos y el ADN, son de vital importancia para mantener el balance homeostático del organismo ya que intervienen en diferentes procesos de señalización en el crecimiento, desarrollo y respuesta frente al estrés biótico y abiótico (Das & Roychoudhury, 2014). Bajo condiciones de crecimiento estables la producción de ROS se mantiene baja, pero cuando se produce un estrés externo como sequía, salinidad, presencia de metales pesados, ataque de patógenos, etc. La producción de ROS se eleva y por tanto se incrementa el daño celular en los tejidos vegetales. Para mitigar los efectos perjudiciales de las ROS, las plantas han desarrollado diversos mecanismos antioxidantes, así como adaptaciones fisiológicas para evitar su producción (Mittler, 2002).

Dentro de las adaptaciones anatómicas que promueven una disminución en la formación de ROS están el hundimiento de los estomas, el desarrollo de una epidermis con mayor capacidad de refracción o el cambio en la curvatura de las hojas. Además, existen mecanismos a nivel molecular que modifican el aparato fotosintético con la finalidad de suprimir la fotosíntesis para evitar la formación de ROS. Las adaptaciones fisiológicas

del metabolismo C4 o CAM también evitan en gran medida la producción de ROS (Mittler, 2002).

Por otra parte, la eliminación activa de ROS durante condiciones de estrés es llevada a cabo por componentes enzimáticos como pueden ser la superóxido dismutasa, la ascorbato peroxidasa o la catalasa y también mediante compuestos no enzimáticos como los carotenoides, el ácido ascórbico, α -tocoferol, etc. La finalidad de todos ellos es la detoxificación de ROS, reduciendo su excesiva acumulación y el consecuente daño (Das & Roychoudhury, 2014). Compuestos como los brasinoesteroides participan en la señalización en respuesta al estrés hídrico que produce ROS, e inducen la acumulación de antioxidantes no enzimáticos como el ácido ascórbico o el α -tocoferol (Gruszka et al., 2018).

Los efectos del inminente cambio climático también tienen un impacto en el estrés abiótico generado en las plantas como puede ser la sequía o el aumento de la concentración de CO₂ atmosférico. Aunque en un principio el aumento de CO₂ debería incrementar la eficiencia en la carboxilación de la enzima RuBisCO en plantas C3, a largo plazo las interacciones entre nitrógeno y carbono darían lugar a una disminución del contenido en nitrógeno y además a una reducción en el contenido hídrico de las hojas. En este sentido, las leguminosas tendrían prevalencia frente al resto de plantas C3 bajo condiciones de estrés hídrico y exceso de CO₂ ya que son capaces de convertir el carbono en nitrógeno gracias a organismos fijadores de N₂ equilibrando así su tasa C/N (Sreeharsha et al., 2019). Por otro lado, se ha demostrado que el aumento en la concentración de O₃ atmosférico también podría reducir el crecimiento vegetal debido a la formación de ROS. Aquellos cultivares más sensibles al O₃ destinarán mayor energía a la defensa mediante antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos y por tanto su producción será menor frente a las menos sensibles (Yadav et al., 2019).

En este contexto de cambio climático, el uso de bioestimulantes procedentes de extractos de algas podría ayudar a mejorar, por ejemplo, la resistencia al estrés salino. Se ha demostrado que algunos polisacáridos como los fucooidanos procedentes de *Lessonia nigrescens* B. son capaces de mejorar el crecimiento de las plantas, aumentar el contenido en clorofilas, disminuir la peroxidación lipídica y en definitiva incrementar la tolerancia al estrés salino (Zou et al., 2019). Además, los polisacáridos de *Grateloupia filicina* J. (sulfato β -D-galactosa 1-3, α -L-galactosa 1-4 y 3-6-anhidro- α -L-galactosa) pueden actuar

como elicitores de ciertas respuestas de defensa aumentando la concentración de enzimas antioxidantes como la superóxido dismutasa e incrementando los niveles de prolina, regulando así el ajuste osmótico y detoxificación de ROS en condiciones de estrés salino (Liu et al., 2019).

En concordancia con estos estudios, otras publicaciones referentes a extractos de algas procedentes de *Ascophyllum nodosum* L. y *Kappaphycus alvarezii* D. han demostrado que la aplicación de dichos extractos mejora el contenido en osmoprotectores como prolina o azúcares solubles, e induce un aumento de la concentración de antioxidantes como catalasas o ascorbato peroxidases. De hecho, se ha podido analizar cómo la aplicación de un extracto de *Kappaphycus alvarezii* D. ha incrementado la expresión de genes antioxidantes en respuesta al estrés como TdCAT y TdSOD en condiciones de sequía y salinidad (Elansary et al., 2017; Patel et al., 2018).

Por otro lado, el uso de extractos de algas también puede contribuir a disminuir las deficiencias en Fe o K. Según varios estudios, la utilización de extractos de algas procedentes de *Ascophyllum nodosum* L. y *Durvillea potatorum* L. mitiga la clorosis producida por deficiencias de hierro, aumenta la adquisición de potasio e incrementa la calidad de algunos productos vegetales como las lechugas (*Lactuca sativa* L. cv. *Verdede*), que pueden ser conservadas durante más tiempo tras su cosecha gracias a su mayor contenido en K. Todo ello gracias a la estimulación de los sistemas antioxidantes que incrementan su actividad frente a ROS (Carrasco-Gil et al., 2018; Chrysargyris et al., 2018; Saa et al., 2015).

Cabe destacar también que este incremento en la concentración de antioxidantes debido a la aplicación de extractos de algas se ha estudiado bajo el efecto de estrés térmico a bajas temperaturas (12 – 14 °C). La aplicación de un extracto de *Ascophyllum nodosum* L. ha resultado efectiva en la mitigación del daño foliar e inhibición del crecimiento radicular en plantas de maíz gracias a la aportación de Zn y Mn contenidos en el extracto empleado (Bradáčová et al., 2016).

Otra de las aplicaciones de los extractos de algas es la relacionada con el “seed priming”. Este método consiste en aplicar determinados tratamientos químicos o físicos para mejorar la germinación de las semillas antes de su siembra (Yadav et al., 2019). La técnica de “seed priming” ofrece una vía de anticipación al estrés abiótico activando los

mecanismos de defensa en las etapas más tempranas de crecimiento e incrementando las posibilidades de supervivencia de las plantas (Jisha et al., 2013).

En un estudio de Masondo et al., 2018 se demostró que la utilización de un extracto de algas comercial (Kelpak®) en el proceso de “seed priming” de semillas de *Ceratotheca triloba* B., mejoró notablemente el porcentaje de germinación en condiciones de estrés por salinidad, sequía y bajas temperaturas en comparación con el grupo control (Masondo et al., 2018). Por otro lado, la aplicación de extractos de *Codium taylorii* P. y *Pterocladia capillacea* G. en semillas de rábano (*Raphanus sativus* L.), mitigó con éxito el estrés por salinidad. Esto fue debido a la síntesis de proteínas de respuesta al estrés salino y a la reducción en la concentración de varios compuestos como la glicina betaína, implicada en aliviar el estrés osmótico. La mitigación del estrés oxidativo en las semillas tratadas con los extractos de algas fue notablemente superior a las del grupo control y por lo tanto la síntesis de glicina betaína fue menor (Kasim et al., 2016).

9. EFECTOS DE LOS EXTRACTOS DE ALGAS EN LA MICROBIOTA DEL SUELO

La composición de los suelos es variable y depende de diversos factores como el clima, la microbiota y los organismos vegetales y animales presentes en el mismo. La disponibilidad de ciertos nutrientes como el P es frecuentemente escasa debido a fenómenos como la lixiviación y en este sentido existen enzimas como las fosfatasas que solubilizan el P pudiendo ser absorbido posteriormente por las plantas (Margalef et al., 2017). Otras enzimas involucradas en la disponibilidad de nutrientes en el suelo son las ureasas y las invertasas. Las primeras están relacionadas con la mineralización del N ya que hidrolizan la urea transformándola en NH_4^+ . Por otra parte, las invertasas participan en el ciclo del C, rompiendo polímeros de carbohidratos y transformándolos en azúcares simples (Bai et al., 2018). Cabe destacar también el papel de las proteasas en el ciclo del N ya que son capaces de catalizar la hidrólisis de aminoácidos terminales o uniones peptídicas internas de largas cadenas polipeptídicas (Vranova et al., 2013). La producción de estas enzimas en los suelos proviene de diferentes fuentes como residuos vegetales y animales, descomposición orgánica y especialmente de microorganismos (Vranova et al., 2013). La microbiota del suelo tiene una gran relevancia en el desarrollo de las plantas, interactuando con las secreciones de las raíces y micorrizas y aumentando la disponibilidad de nutrientes que pueden ser absorbidos por estas (Margalef et al., 2017).

La aplicación de extractos de *Ascophyllum nodosum* L. no solo mejora el crecimiento de las raíces, tallos y frutos, sino que también modifica la microbiota del suelo. Según un estudio realizado en cultivos de fresas (*Fragaria ananassa* 'Albion' 'Camarosa', 'Chandler' y 'Festival'), la aplicación de dichos extractos tiene una influencia positiva en las comunidades microbianas asociadas a las raíces. Especialmente potencia la proliferación de bacterias de los géneros *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Streptomyces*. (Alam et al., 2013). En otro estudio en el que se evaluó la aplicación de un extracto de *Ascophyllum nodosum* L. sobre cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y pimiento (*Capsicum annuum* L.), se demostró que la biodiversidad de microorganismos asociados a las raíces de las plantas aumenta significativamente tras el tratamiento con dicho extracto. Cabe destacar que se identificaron hongos de la familia Microascaceae y del género *Mortierella*, ambos asociados a aumentar la productividad de dichas plantas. Además, se observó una gran diversidad de bacterias de los géneros *Rhizobium*, *Sphingomonas*, *Sphingobium* y *Bradyrhizobium* que afectan positivamente a la productividad de los cultivos (Renaut et al., 2019).

Por otro lado, se ha demostrado que un extracto de *Lessonia nigrescens* B. y *Lessonia flavicans* B. es capaz de modificar la actividad enzimática de los suelos (**Figura 5**), incrementando la mineralización y disponibilidad de nutrientes para las plantas. Además, aumenta la diversidad fúngica debido a la alteración de diversas propiedades del suelo como la aireación, retención de la humedad o el pH (Wang et al., 2016) (**Figura 5**).

Una de las posibles aplicaciones de estos extractos es el mejoramiento de suelos degradados y erosionados. Se ha demostrado que la aplicación de un extracto de *Macrocystis pyrifera* L. aumenta significativamente la actividad deshidrogenasa del suelo, indicador de la eficacia metabólica de este y por tanto de la biomasa microbiana, siendo una herramienta útil para el desarrollo sostenible de la agricultura en zonas con escasa actividad biológica (Onet et al., 2019).

10. ¿MEJORAN ESTOS PRODUCTOS LA ADQUISICIÓN DE NUTRIENTES EN LAS PLANTAS?

La agricultura intensiva requiere frecuentemente de la adición de fertilizantes sintéticos que puedan mantener una gran producción de alimentos. La aplicación excesiva de nitrógeno y fósforo tiene impactos negativos en los ecosistemas acuáticos y terrestres e

incluso conlleva cambios en la composición atmosférica (Tilman et al., 2002). Por tanto, el uso de bioestimulantes podría ser crucial para mejorar la efectividad de los fertilizantes minerales convencionales reduciendo las cantidades aplicadas en la agricultura (Mugnai et al., 2008).

La adquisición de nutrientes en las plantas se lleva a cabo a través de un gradiente electroquímico generado principalmente por H^+ -ATPasas. Según un estudio, la entrada de NH_4^+ y K^+ en raíces de vid ocurre en una región denominada “zona de transición” o TZ situada en el ápice de la raíz y que presenta una alta actividad metabólica. Como las H^+ -ATPasas de la TZ están reguladas por AIA y polisacáridos, la aplicación de extractos de algas que contengan laminarinas y auxinas afecta positivamente al funcionamiento de estas, incrementando la absorción de nutrientes como el amonio o el potasio (Mugnai et al., 2008).

También existen evidencias de que la aplicación de extractos de *Ascophyllum nodosum* L. mejora la expresión de genes relacionados con el metabolismo del N y el S, codificando proteínas específicas que participan en la adquisición y asimilación de nutrientes. Por otro lado, este extracto también mejora la fijación de carbono ya que influye en la regulación de genes relacionados con la enzima RuBisCO y la anhidrasa carbónica. Además, se ha demostrado que aumenta el número de cloroplastos por célula y también la producción de almidón (Jannin et al., 2013).

Otros estudios ponen en evidencia cómo la aplicación de extractos procedentes de *Kappaphycus alvarezii* D. y *Gracilaria edulis* G. a un 15% aumentan la concentración de N, P y K en granos de arroz en comparación al grupo control. Además, otras características como el contenido proteico o la concentración de micronutrientes (Zn, Fe y Mn) aumentan tras su aplicación. Además, cabe destacar que los extractos de algas contienen compuestos quelantes como el manitol capaces de incrementar la disponibilidad de ciertos micronutrientes para las plantas (Layek et al., 2018) (**Figura 5**).

11. POSIBLES MECANISMOS DE ACCIÓN A NIVEL CELULAR

Las sustancias bioestimulantes que componen los extractos de algas tienen una influencia positiva en el metabolismo celular, beneficiando en consecuencia el desarrollo de las plantas. Algunos polisacáridos como los fucoidanos participan en mecanismos de defensa frente a microorganismos ya que estimulan genes defensivos que codifican proteínas en

respuesta a patógenos. Otros polisacáridos como galactanos o carragenanos pueden actuar como quelantes y mejorar la elongación de la raíz. Además de polisacáridos, otros compuestos presentes en los extractos de algas son los polifenoles, que junto con los sesquiterpenos poseen propiedades antibacterianas y antifúngicas. Cabe destacar también la presencia de carotenoides que pueden proteger a las plantas frente a la degradación de la clorofila (Chojnacka et al., 2012).

Muchos de los mecanismos a nivel celular sobre los que influyen estos extractos de algas están relacionados con la transcripción y expresión de ciertos genes o su represión. Se ha demostrado que la aplicación de un extracto procedente de *Ascophyllum nodosum* L. confiere mayor tolerancia frente a la sequía en *Arabidopsis thaliana* L. Esto es debido a la disminución de inhibidores de crecimiento en condiciones de estrés como (RD 26) (**Figura 5**) y a una mayor activación de genes relacionados con el crecimiento y división celular en los meristemos apicales de las plantas tratadas con el extracto de algas (Baltazar et al., 2021). Además, según otro estudio de Zhang et al., 2003 la combinación de extractos de *Ascophyllum nodosum* L. y ácidos húmicos promueve la síntesis de SOD y actividad fotoquímica. Esto se asocia a ciertos compuestos como citoquininas, auxinas, poliaminas y betaínas que han sido relacionados con una estabilización de la membrana plasmática protegiendo al PSII durante estrés osmótico y térmico (Zhang et al., 2003) (**Figura 5**).

Otro estudio que empleó extractos de *Ascophyllum nodosum* L. y *Durvillaea potatorum* L. demostró cómo la activación de genes en respuesta al patógeno *Phytophthora cinnamomi* Rands. en *Arabidopsis thaliana* L. incrementó tras la aplicación de dichos extractos. Por un lado, ciertos genes como MYB46 asociados a la formación de la pared celular secundaria mediante la biosíntesis de lignina y celulosa (**Figura 5**), incrementaron su expresión durante el ataque de *Phytophthora cinnamomi* Rands. Otros genes relacionados con la producción de ácido abscísico y ácido jasmónico como PDF1.2 y de respuesta inmune como WRKY30 y CYP71A12 también fueron inducidos por la aplicación de dichos extractos (Islam et al., 2020).

Por otra parte, extractos precedentes de *Kappaphycus alvarezii* D. han mostrado efectos positivos en la mitigación del estrés salino y sequía en *Triticum durum* Desf. Algunos de los beneficios incluyen mejoras en el crecimiento, en el contenido relativo de agua y la acumulación de osmoprotectores como la prolina. La aplicación del extracto aumenta la

regulación de genes relacionados con la respuesta al estrés como WCK-1, TaWRKY10, TdCAT y TdSOD que confieren propiedades de resistencia al estrés por sequía y salinidad (Baltazar et al., 2021) (**Figura 5**).

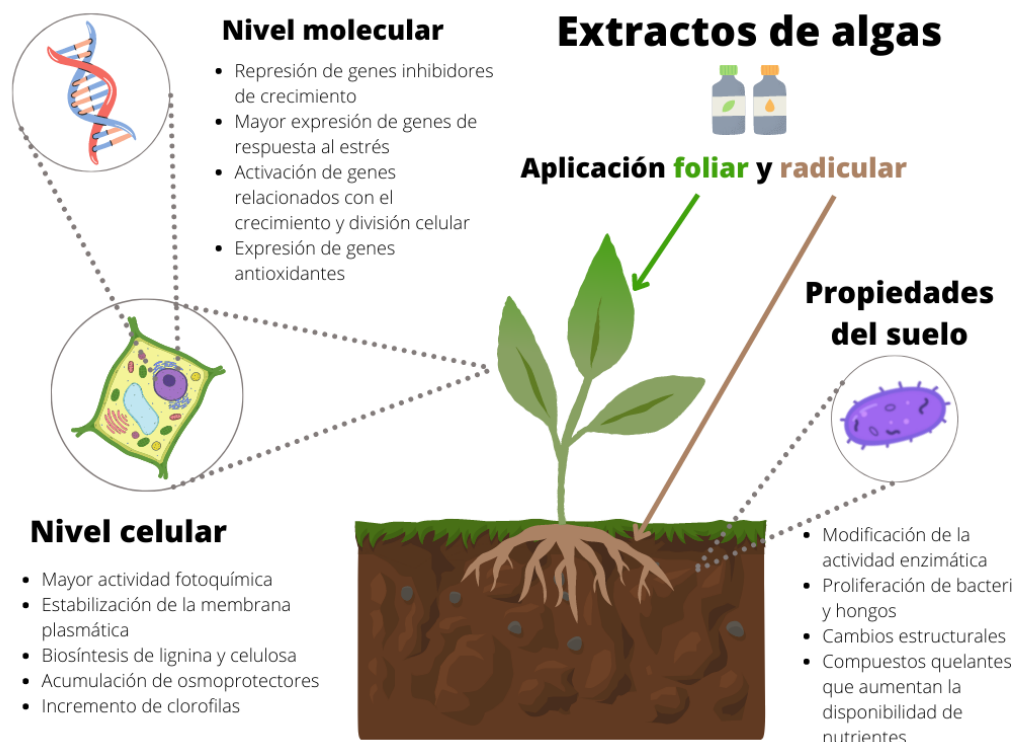


Figura 5: Mecanismos de acción de los extractos de algas a nivel celular, molecular y en las propiedades del suelo (Alam et al., 2013; Baltazar et al., 2021; Chojnacka et al., 2012; Layek et al., 2018; Islam et al., 2020; Renaut et al., 2019; Wang et al., 2016; Zhang et al., 2003).

12. ASPECTOS LEGALES Y DE FUTURO

La nueva normativa europea para la regulación de productos fertilizantes (FPR) (EU) 2019/1009 que incluye a los bioestimulantes de plantas, especifica que es la función de dicho producto y no su contenido lo que define a un bioestimulante. Por tanto, la eficacia de un producto bioestimulante depende de la demostración de sus efectos y no de su contenido. Sin embargo, esto no significa que se garantice un cierto nivel de eficacia ya que muchos factores pueden influenciar el rendimiento del producto. La justificación de la eficacia de los bioestimulantes debe ser apoyada por la definición propuesta por el EBIC, además del uso de literatura científica y datos experimentales. De esta forma, las empresas dedicadas a la fabricación industrial de bioestimulantes podrán afrontar el reto de proporcionar la información necesaria a sus clientes sin que sea una tarea demasiado

costosa, mediante el diseño de proyectos científicos en diferentes condiciones de cultivo que demuestren los efectos de los bioestimulantes (Ricci et al., 2019).

13. CONCLUSIONES

Los extractos de macroalgas marinas presentan un gran potencial para mejorar la agricultura debido a diversos compuestos que contienen como polisacáridos, fitohormonas o micronutrientes. La accesibilidad a una fuente constante de la que obtener dichos extractos de algas es un reto que habrá que evaluar y estudiar en profundidad para poder determinar su viabilidad e impacto medioambiental. Por otra parte, es necesario identificar de manera más específica cuál o cuáles son las sustancias más importantes involucradas en la respuesta en plantas ya sea de crecimiento o de resistencia al estrés abiótico y biótico y mejorar los métodos de extracción de dichos compuestos. Teniendo en cuenta estos factores, la extracción de algas marinas podría ser una fuente renovable que sustituya o reduzca la utilización de fertilizantes y pesticidas químicos en un futuro. Sin embargo, será necesario estudiar los impactos ecológicos que podría tener una explotación a gran escala de algas marinas y desarrollar sistemas artificiales de cultivo que, por ejemplo, puedan aprovechar el CO₂ de una central térmica y suministrarlo al cultivo de algas para conformar una economía circular.

CONCLUSIONS

Marine macroalgae extracts have enormous potential to improve agriculture due to several compounds they contain such as polysaccharides, phytohormones or micronutrients. The accessibility of a consistent source from which to obtain such seaweed extracts is a challenge that needs to be assessed and studied in depth to determine their feasibility and environmental impact. On the other hand, it is necessary to identify more specifically which are the most important substances involved in the response in plants either in growth or resistance to abiotic and biotic stresses and to improve the methods of extraction of these compounds. Taking these factors into account, seaweed extraction could be a renewable source to replace or reduce the use of chemical fertilisers and pesticides in the future. However, it will be necessary to study the ecological impacts of large-scale seaweed exploitation and to develop artificial cultivation systems that, for example, can harness CO₂ from a thermal power plant and supply it to seaweed cultivation to form a circular economy.

14. BIBLIOGRAFÍA

- Abdel Latef, A. A. H., Srivastava, A. K., Saber, H., Alwaleed, E. A., & Tran, L.-S. P. (2017). Sargassum muticum and Jania rubens regulate amino acid metabolism to improve growth and alleviate salinity in chickpea. *Scientific Reports*, 7(1), 10537. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07692-w>
- Ajanth Praveen, M., Karthika Parvathy, K. R., Jayabalan, R., & Balasubramanian, P. (2019). Dietary fiber from Indian edible seaweeds and its in-vitro prebiotic effect on the gut microbiota. *Food Hydrocolloids*, 96, 343-353. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2019.05.031>
- Alam, M. Z., Braun, G., Norrie, J., & Hodges, D. M. (2013). Effect of Ascophyllum extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 93(1), 23-36. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-260>
- Alboofetileh, M., Rezaei, M., & Tabarsa, M. (2019). Enzyme-assisted extraction of Nizamuddinina zanardinii for the recovery of sulfated polysaccharides with anticancer and immune-enhancing activities. *Journal of Applied Phycology*, 31(2), 1391-1402. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1651-7>
- Al-Ghamdi, A. A., & Elansary, H. O. (2018). Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and Ascophyllum nodosum seaweed extracts on Asparagus phenolics and stress related genes under saline irrigation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 129, 273-284. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.06.008>
- Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863. (s. f.). Recuperado 1 de julio de 2022, de <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&tid=145541&pic=3591>
- Augusto, A., Simões, T., Pedrosa, R., & Silva, S. F. J. (2016). Evaluation of seaweed extracts functionality as post-harvest treatment for minimally processed Fuji apples. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, 33, 589-595. <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2015.10.004>
- Bai, Y., Li, F., Yang, G., Shi, S., Dong, F., Liu, M., Nie, X., & Hai, J. (2018). Meta-analysis of experimental warming on soil invertase and urease activities. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 68(2), 104-109. <https://doi.org/10.1080/09064710.2017.1375140>
- Baltazar, M., Correia, S., Guinan, K. J., Sujeeth, N., Bragança, R., & Gonçalves, B. (2021). Recent Advances in the Molecular Effects of Biostimulants in Plants: An Overview. *Biomolecules*, 11(8), 1096. <https://doi.org/10.3390/biom11081096>
- Battacharyya, D., Babgohari, M. Z., Rathor, P., & Prithviraj, B. (2015). Seaweed extracts as biostimulants in horticulture. *Scientia Horticulturae*, 196, 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.012>
- Biostimulant Coalition*, 2013. *What are biostimulants?* <http://www.biostimulantcoalition.org/about/>
- Bradáčová, K., Weber, N. F., Morad-Talab, N., Asim, M., Imran, M., Weinmann, M., & Neumann, G. (2016). Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 3(1), 19. <https://doi.org/10.1186/s40538-016-0069-1>
- Carrasco-Gil, S., Hernandez-Apaolaza, L., & Lucena, J. J. (2018). Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Growth Regulation*, 86(3), 401-411. <https://doi.org/10.1007/s10725-018-0438-9>
- Chojnacka, K., Saeid, A., Witkowska, Z., & Tuhy, L. (2012). Biologically Active Compounds in Seaweed Extracts -the Prospects for the Application. *The Open Conference Proceedings Journal*, 3, 22. <https://doi.org/10.2174/1876326X01203020020>
- Chrysargyris, A., Xylia, P., Anastasiou, M., Pantelides, I., & Tzortzakis, N. (2018). Effects of Ascophyllum nodosum seaweed extracts on lettuce growth, physiology and fresh-cut salad storage under potassium deficiency. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 98(15), 5861-5872. <https://doi.org/10.1002/jsfa.9139>
- Craigie, J. S. (2011). Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. *Journal of Applied Phycology*, 23(3), 371-393. <https://doi.org/10.1007/s10811-010-9560-4>

- Das, K., & Roychoudhury, A. (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Digruber, T., Sass, L., Cseri, A., Paul, K., Nagy, A. V., Remenyik, J., Molnár, I., Vass, I., Toldi, O., Gyuricza, C., & Dudits, D. (2018). Stimulation of energy willow biomass with triacontanol and seaweed extract. *Industrial Crops and Products*, 120, 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.04.047>
- Dillehay, T. D., Ramírez, C., Pino, M., Collins, M. B., Rossen, J., & Pino-Navarro, J. D. (2008). Monte Verde: Seaweed, Food, Medicine, and the Peopling of South America. *Science*, 320(5877), 784-786. <https://doi.org/10.1126/science.1156533>
- du Jardin, P. (2015). Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Scientia Horticulturae*, 196, 3-14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>
- Elansary, H. O., Yessoufou, K., Abdel-Hamid, A. M. E., El-Esawi, M. A., Ali, H. M., & Elshikh, M. S. (2017). Seaweed Extracts Enhance Salam Turfgrass Performance during Prolonged Irrigation Intervals and Saline Shock. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.00830>
- FAO Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service [FAO FIES] & Fishery and Aquaculture Economics and Policy Division. (2009). *FAO yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics. 2007*. FAO. <https://www.fao.org/documents/card/es/c/974997d3-409e-556b-808d-9f0c9f1d3022/>
- Frioni, T., Sabbatini, P., Tombesi, S., Norrie, J., Poni, S., Gatti, M., & Palliotti, A. (2018). Effects of a biostimulant derived from the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* on ripening dynamics and fruit quality of grapevines. *Scientia Horticulturae*, 232, 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.054>
- Gruszka, D., Janeczko, A., Dziurka, M., Pocięcha, E., & Fodor, J. (2018). Non-enzymatic antioxidant accumulations in BR-deficient and BR-insensitive barley mutants under control and drought conditions. *Physiologia Plantarum*, 163(2), 155-169. <https://doi.org/10.1111/ppl.12674>
- Islam, M. T., Gan, H. M., Ziemann, M., Hussain, H. I., Arioli, T., & Cahill, D. (2020). Phaeophyceae (Brown Algal) Extracts Activate Plant Defense Systems in *Arabidopsis thaliana* Challenged With *Phytophthora cinnamomi*. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2020.00852>
- Jannin, L., Arkoun, M., Etienne, P., Laîné, P., Goux, D., Garnica, M., Fuentes, M., Francisco, S. S., Baigorri, R., Cruz, F., Houdusse, F., Garcia-Mina, J.-M., Yvin, J.-C., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9273-9>
- Jisha, K. C., Vijayakumari, K., & Puthur, J. T. (2013). Seed priming for abiotic stress tolerance: An overview. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(5), 1381-1396. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1186-5>
- Kapur, B., Sarıdaş, M. A., Çeliktöpez, E., Kafkas, E., & Paydaş Kargı, S. (2018). Health and taste related compounds in strawberries under various irrigation regimes and bio-stimulant application. *Food Chemistry*, 263, 67-73. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.04.108>
- Kasim, W., Saad-Allah, K., & 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, 653-660. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0152>
- Kauffman, G. L., Kneivel, D. P., & Watschke, T. L. (2007). Effects of a Biostimulant on the Heat Tolerance Associated with Photosynthetic Capacity, Membrane Thermostability, and Polyphenol Production of Perennial Ryegrass. *Crop Science*, 47(1), 261-267. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.03.0171>
- Khan, W., Menon, U., Subramanian, S., Jithesh, M., Rayorath, P., Hodges, D., Critchley, A., Craigie, J., Norrie, J., & Prithiviraj, B. (2009). Seaweed Extracts as Biostimulants of Plant Growth and Development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 28, 386-399. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9103-x>
- Kulkarni, M. G., Rengasamy, K. R. R., Pendota, S. C., Gruz, J., Plačková, L., Novák, O., Doležal, K., & Van Staden, J. (2019). Bioactive molecules derived from smoke and seaweed *Ecklonia maxima* showing phytohormone-like activity in *Spinacia oleracea* L. *New Biotechnology*, 48, 83-89. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2018.08.004>

- Layek, J., Das, A., Idapuganti, R. G., Sarkar, D., Ghosh, A., Zodape, S. T., Lal, R., Yadav, G. S., Panwar, A. S., Ngachan, S., & Meena, R. S. (2018). Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas. *Journal of Applied Phycology*, *30*(1), 547-558. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1225-0>
- Liu, H., Chen, X., Song, L., Li, K., Zhang, X., Liu, S., Qin, Y., & Li, P. (2019). Polysaccharides from *Grateloupia filicina* enhance tolerance of rice seeds (*Oryza sativa* L.) under salt stress. *International Journal of Biological Macromolecules*, *124*, 1197-1204. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.11.270>
- Manandhar, B., Paudel, P., Seong, S. H., Jung, H. A., & Choi, J. S. (2019). Characterizing Eckol as a Therapeutic Aid: A Systematic Review. *Marine Drugs*, *17*(6), 361. <https://doi.org/10.3390/md17060361>
- Margalef, O., Sardans, J., Fernández-Martínez, M., Molowny-Horas, R., Janssens, I. A., Ciais, P., Goll, D., Richter, A., Obersteiner, M., Asensio, D., & Peñuelas, J. (2017). Global patterns of phosphatase activity in natural soils. *Scientific Reports*, *7*(1), 1337. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01418-8>
- Masondo, N. A., Kulkarni, M. G., Finnie, J. F., & Van Staden, J. (2018). Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratotheca triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *147*, 43-48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.08.017>
- Mattner, S. W., Milinkovic, M., & Arioli, T. (2018). Increased growth response of strawberry roots to a commercial extract from *Durvillaea potatorum* and *Ascophyllum nodosum*. *Journal of Applied Phycology*, *30*(5), 2943-2951. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1387-9>
- Michalak, I., & Chojnacka, K. (2014). Algal extracts: Technology and advances. *Engineering in Life Sciences*, *14*(6), 581-591. <https://doi.org/10.1002/elsc.201400139>
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, *7*(9), 405-410. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
- Morphy, H. (2015). Indigenous Australia: Enduring Civilisation—A Personal Reflection. *Museum Worlds*, *3*. <https://doi.org/10.3167/armw.2015.030102>
- Mouritsen, O. G., Rhatigan, P., Cornish, M. L., Critchley, A. T., & Pérez-Lloréns, J. L. (2021). Saved by seaweeds: Phyconomic contributions in times of crises. *Journal of Applied Phycology*, *33*(1), 443-458. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02256-4>
- Mugnai, S., Azzarello, E., Pandolfi, C., Salamagne, S., Briand, X., & Mancuso, S. (2008). Enhancement of ammonium and potassium root influxes by the application of marine bioactive substances positively affects *Vitis vinifera* plant growth. *Journal of Applied Phycology*, *20*(2), 177-182. <https://doi.org/10.1007/s10811-007-9203-6>
- Nanda, S., Kumar, G., & Hussain, S. (2021). Utilization of seaweed-based biostimulants in improving plant and soil health: Current updates and future prospective. *International Journal of Environmental Science and Technology*. <https://doi.org/10.1007/s13762-021-03568-9>
- Onet, A., Dincă, L. C., Grenni, P., Laslo, V., Teusdea, A. C., Vasile, D. L., Enescu, R. E., & Crisan, V. E. (2019). Biological indicators for evaluating soil quality improvement in a soil degraded by erosion processes. *Journal of Soils and Sediments*, *19*(5), 2393-2404. <https://doi.org/10.1007/s11368-018-02236-9>
- Patel, K., Agarwal, P., & Agarwal, P. K. (2018). *Kappaphycus alvarezii* sap mitigates abiotic-induced stress in *Triticum durum* by modulating metabolic coordination and improves growth and yield. *Journal of Applied Phycology*, *30*(4), 2659-2673. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1423-4>
- Pereira, L., Bahcevandziev, K., & Joshi, N. (2019). *Seaweeds as Plant Fertilizer, Agricultural Biostimulants and Animal Fodder*. <https://doi.org/10.1201/9780429487156-1>
- Pereira, L., Morrison, L., Shukla, P. S., & Critchley, A. T. (2020). A concise review of the brown macroalga *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. *Journal of Applied Phycology*, *32*(6), 3561-3584. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02246-6>
- Pichyangkura, R., & Chadchawan, S. (2015). Biostimulant activity of chitosan in horticulture. *Scientia Horticulturae*, *196*, 49-65. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.031>

- Pramanick, B., Brahmachari, K., Mahapatra, B. S., 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 alga *Kappaphycus alvarezii*. *Journal of Applied Phycology*, 29(6), 3253-3260. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1189-0>
- Radley-Gardner, O., Beale, H., & Zimmermann, R. (Eds.). (2016). *Fundamental Texts On European Private Law*. Hart Publishing. <https://doi.org/10.5040/9781782258674>
- Renaut, S., Masse, J., Norrie, J. P., 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. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13473>
- Ricci, M., Tilbury, L., Daridon, B., & Sukalac, K. (2019). General Principles to Justify Plant Biostimulant Claims. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.00494>
- Rodrigues, D., Costa-Pinto, A. R., Sousa, S., Vasconcelos, M. W., Pintado, M. M., Pereira, L., Rocha-Santos, T. A. P., da Costa, J. P., Silva, A. M. S., Duarte, A. C., Gomes, A. M. P., & Freitas, A. C. (2019). *Sargassum muticum* and *Osmundea pinnatifida* Enzymatic Extracts: Chemical, Structural, and Cytotoxic Characterization. *Marine Drugs*, 17(4), 209. <https://doi.org/10.3390/md17040209>
- Saa, S., Olivos-Del Rio, A., Castro, S., & Brown, P. H. (2015). Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00087>
- Shafiq, S., Aisha, N., Ashraf, M., García-Caparrós, P., Ali, O., & Abdel Latef, A. (2021). Influence of Glycine Betaine (Natural and Synthetic) on Growth, Metabolism and Yield Production of Drought-Stressed Maize (*Zea mays* L.) Plants. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10. <https://doi.org/10.3390/plants10112540>
- Shukla, P. S., Mantin, E. G., Adil, M., Bajpai, S., Critchley, A. T., & Prithviraj, 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. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.00655>
- Sible, C. N., Seebauer, J. R., & Below, F. E. (2021). Plant Biostimulants: A Categorical Review, Their Implications for Row Crop Production, and Relation to Soil Health Indicators. *Agronomy*, 11(7), 1297. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071297>
- Singh, S., Singh, M. K., Pal, S. K., Trivedi, K., Yesuraj, D., Singh, C. S., Anand, K. G. V., Chandramohan, M., Patidar, R., Kubavat, D., Zodape, S. T., & Ghosh, A. (2016). Erratum to: Sustainable enhancement in yield and quality of rain-fed maize through *Gracilaria edulis* and *Kappaphycus alvarezii* seaweed sap. *Journal of Applied Phycology*, 28(3), 2113-2113. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0780-5>
- Spann, T. M., & Little, H. A. (2011). Applications of a Commercial Extract of the Brown Seaweed *Ascophyllum nodosum* Increases Drought Tolerance in Container-grown 'Hamlin' Sweet Orange Nursery Trees. *HortScience*, 46(4), 577-582. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.4.577>
- Sreeharsha, R. V., Mudalkar, S., Sengupta, D., Unnikrishnan, D. K., & Reddy, A. R. (2019). Mitigation of drought-induced oxidative damage by enhanced carbon assimilation and an efficient antioxidative metabolism under high CO₂ environment in pigeonpea (*Cajanus cajan* L.). *Photosynthesis Research*, 139(1), 425-439. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0586-9>
- Stasio, E. di, Roupahel, Y., Colla, G., Raimondi, G., Giordano, M., Pannico, A., El-Nakhel, C., & Pascale, S. de. (2017). The influence of *Ecklonia maxima* seaweed extract on growth, photosynthetic activity and mineral composition of *Brassica rapa* L. subsp. *Sylvestris* under nutrient stress conditions. *European Journal of Horticultural Science*, 82(6), 286-293.
- Thurstan, R. H., Brittain, Z., Jones, D. S., Cameron, E., Dearnaley, J., & Bellgrove, A. (2018). Aboriginal uses of seaweeds in temperate Australia: An archival assessment. *Journal of Applied Phycology*, 30(3), 1821-1832. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1384-z>
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671-677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Trejo Valencia, R., Sánchez Acosta, L., Fortis Hernández, M., Preciado Rangel, P., Gallegos Robles, M. Á., Antonio Cruz, R. del C., & Vázquez Vázquez, C. (2018). Effect of Seaweed Aqueous Extracts and

Compost on Vegetative Growth, Yield, and Nutraceutical Quality of Cucumber (*Cucumis sativus* L.) Fruit. *Agronomy*, 8(11), 264. <https://doi.org/10.3390/agronomy8110264>

- Trivedi, K., Vijay Anand, K. G., Vaghela, P., & Ghosh, A. (2018). Differential growth, yield and biochemical responses of maize to the exogenous application of *Kappaphycus alvarezii* seaweed extract, at grain-filling stage under normal and drought conditions. *Algal Research*, 35, 236-244. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.08.027>
- Turner, N. (2011). The ethnobotany of edible seaweed (*Porphyra abbottae* and related species; Rhodophyta: Bangiales) and its use by First Nations on the Pacific Coast of Canada. *Canadian Journal of Botany*, 81, 283-293. <https://doi.org/10.1139/b03-029>
- Vranova, V., Rejsek, K., & Formanek, P. (2013). Proteolytic activity in soil: A review. *Applied Soil Ecology*, 70, 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.04.003>
- Wang, Y., Fu, F., Li, J., Wang, G., Wu, M., Zhan, J., Chen, X., & Mao, Z. (2016). Effects of seaweed fertilizer on the growth of *Malus hupehensis* Rehd. Seedlings, soil enzyme activities and fungal communities under replant condition. *European Journal of Soil Biology*, 75, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.04.003>
- Yadav, D. S., Rai, R., Mishra, A. K., Chaudhary, N., Mukherjee, A., Agrawal, S. B., & Agrawal, M. (2019). ROS production and its detoxification in early and late sown cultivars of wheat under future O₃ concentration. *Science of The Total Environment*, 659, 200-210. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.352>
- Youssouf, L., Lallemand, L., Giraud, P., Soulé, F., Bhaw-Luximon, A., Meilhac, O., D'Hellencourt, C. L., Jhurry, D., & Couprie, J. (2017). Ultrasound-assisted extraction and structural characterization by NMR of alginates and carrageenans from seaweeds. *Carbohydrate Polymers*, 166, 55-63. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2017.01.041>
- Zhang, X., Ervin, E., & Schmidt, R. (2003). Physiological Effects of Liquid Applications of a Seaweed Extract and a Humic Acid on Creeping Bentgrass. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128. <https://doi.org/10.21273/JASHS.128.4.0492>
- Zhang, X., & Schmidt, R. E. (2000). Hormone-Containing Products' Impact on Antioxidant Status of Tall Fescue and Creeping Bentgrass Subjected to Drought. *Crop Science*, 40(5), 1344-1349. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4051344x>
- 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. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.00048>