

# Utilisation des polysaccharides des algues marines comme biostimulants en horticulture

A. MZIBRA\*<sup>1</sup>, A. AASFAR<sup>2</sup>, A. DOUIRA<sup>3</sup>, I. MEFTAH KADMIRI<sup>2</sup>, A. BAMOUH<sup>1</sup>

(Reçu le 11/03/2022; Accepté le 26/04/2022)

## Résumé

Afin de satisfaire les besoins des populations en nourriture, il est devenu indispensable d'améliorer le rendement des cultures de manière écologique et durable tout en diminuant l'utilisation des intrants chimiques qui ont des impacts négatifs sur l'environnement et les êtres vivants. Une technologie innovante pour relever ces défis importants implique le développement de nouveaux biostimulants des plantes (PB) et de méthodes efficaces pour leurs applications. Au fil du temps, les macroalgues (algues) et leurs extraits sont utilisés comme engrais, étant rentables et respectueux de l'environnement et ont montré une augmentation significative du rendement des cultures à l'échelle mondiale. Des études récentes suggèrent que les biostimulants à base de polysaccharides extraits d'algues pourraient être une solution à ce problème. Il a été démontré que l'application de ces extraits améliorent l'absorption des nutriments et améliorent les performances de croissance des cultures dans des conditions de stress et normales. Dans cet article, nous passons en revue le rôle de ces extraits en tant que biostimulants végétaux et les études actuelles de leurs utilisations sur la stimulation de la germination des graines et la croissance et l'élicitation des systèmes de défense naturelle des plantes. Cet article de synthèse met donc l'accent sur l'exploitation des extraits d'algues dans les activités agricoles dans le cadre d'une technologie verte éco-durable.

**Mots clés:** Biostimulants des plantes, polysaccharides algaux, croissance des plantes, défense naturelle des plantes

## The use of seaweed polysaccharides as biostimulants in horticulture

### Abstract

In order to meet the food needs of populations, it has become essential to improve crop yields in an ecological and sustainable way while reducing the use of chemical inputs which have negative impacts on the environment and living beings. Innovative technology to address these important challenges involves the development of novel plant biostimulants (PBs) and effective methods for their applications. Over time, macroalgae (seaweed) and its extracts are used as fertilizers, being cost effective and environmentally friendly and have shown a significant increase in crop yield globally. Recent studies suggest that biostimulants based on polysaccharides extracted from seaweed could be a solution to this problem. Application of these extracts has been shown to improve nutrient uptake and improve crop growth performance under stress and normal conditions. In this article, we review the role of these extracts as plant biostimulants and current studies of their uses in stimulating seed germination and the growth and elicitation of natural plant defense systems. This review article therefore focuses on the exploitation of seaweed extracts in agricultural activities as part of an eco-sustainable green technology.

**Keywords:** Plant biostimulants, algal polysaccharides, plant growth, natural plant defense

## INTRODUCTION

En raison de la croissance démographique, d'ici 2050, le monde aura besoin de 60% de nourriture en plus de ce qui est disponible aujourd'hui, et dont environ 80% de cette augmentation devra provenir de terres déjà cultivées (FAO). Cet objectif, combiné aux changements climatiques et à la diminution de la disponibilité des ressources naturelles, pose un sérieux défi à l'agriculture. Pour répondre à la demande alimentaire actuelle, les producteurs utilisent des doses excessives d'intrants chimiques, ce qui peut avoir des effets néfastes sur l'écologie des systèmes agricoles conduisant à une contamination chimique des sols en raison de leur longue persistance, de l'approvisionnement en eau et des résidus sur les produits récoltés (Giri *et al.*, 2019). Également, l'amélioration de la qualité des récoltes et des rendements, sans affecter négativement l'environnement, reste un défi de taille.

Dans ce contexte, l'application de biostimulants pourrait être une alternative souhaitable car ils rendent l'agriculture plus durable et respectueuse de l'environnement. Les biostimulants sont des produits dérivés de matières organiques contenant des substances bioactives et / ou des micro-organismes capables d'améliorer les performances des cultures. Ces produits, appliqués directement sur les plantes ou sur le

sol, stimulent plusieurs processus physiologiques et moléculaires qui conduisent à une augmentation / amélioration de l'absorption et de l'efficacité d'utilisation des nutriments, une tolérance accrue aux stress abiotiques et stimulent le rendement et la qualité de différentes cultures. En général, les biostimulants sont classés comme des substances humiques, des hydrolysats de protéines, des extraits d'algues, des microorganismes dont les champignons et les bactéries bénéfiques et des composés inorganiques (Calvo *et al.*, 2014; Du Jardin, 2015; Torre *et al.*, 2016; Yakhin *et al.*, 2017).

Les polysaccharides extraits d'algues marines ont suscité beaucoup d'attention en raison de leurs applications biotechnologiques, notamment en thérapeutique, en cosmétique et principalement en agriculture et en horticulture en tant que biostimulants, biofertilisants et stimulateurs de la défense naturelle des plantes (Aitouguinane *et al.*, 2020). Au cours des 20 dernières années, plusieurs articles ont décrit l'activité biostimulante de la germination, la croissance et la défense naturelles des plantes par l'application de certains polysaccharides et oligosaccharides purifiés à partir d'algues marines (Gonzalez *et al.*, 2013a,b; Trouvelot *et al.*, 2014; Burketova *et al.*, 2015; Abouraicha *et al.*, 2017; Mzibra *et al.*, 2018; Ben Salah *et al.*, 2018; Mzibra *et al.*, 2020; Mzibra *et al.*, 2021; Pacheco *et al.*, 2021).

<sup>1</sup> Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Département de Production, Protection et Biotechnologie Végétales, Rabat, Maroc

<sup>2</sup> Moroccan Foundation for Advanced Science, Innovation and Research (MASCIIR), Laboratory of Green Biotechnology, Rabat Design Center, Rabat, Morocco

<sup>3</sup> Faculty of Sciences, Laboratory of Plant, Animal and Agro-Industry Productions, Faculty of Sciences, Ibn Tofail University, Kenitra, Morocco

L'objectif principal de cette revue est de mettre en évidence l'implication des polysaccharides extraits à partir des algues marines en tant que biostimulant, ainsi que leur rôle clé dans la demande croissante en cultures biologiques. Cet article de synthèse met l'accent sur l'exploitation des polysaccharides algaux comme biostimulant dans la production agricole.

### Les biostimulants des plantes

Pour la première fois, les activateurs d'origine biologique ont été définis sous le nom général de «biostimulants» en 1997 par Zhang et Schmidt, qui ont limité ce groupe aux «matériaux qui, en quantités infimes, favorisent la croissance des plantes» (Zhang et Schmidt, 1997). La définition a permis de distinguer les biostimulants des nutriments et des amendements du sol. Ensuite, les biostimulants de croissance des plantes (PGB) ont été considérés comme des substances et des matériaux, à l'exclusion des nutriments, des engrais et des pesticides, dont l'application affecte les processus physiologiques des plantes, responsables non seulement de la croissance mais aussi du développement et/ou de la réponse au stress. Les biostimulants peuvent être appliqués sur les plantes, les graines ou les substrats de culture, mais toujours à faible concentration, ce qui est apporté par des formulations spécifiques (Kauffmann *et al.*, 2007; Du Jardin, 2012). L'European Biostimulant Industry Council (EBIC) a élargi la définition du PGB en impliquant l'activité de micro-organismes vivants et de préparations destinées à être appliquées à la rhizosphère.

Le mot biostimulant des plantes a été de plus en plus utilisé par la littérature scientifique au cours des années suivantes, élargissant la gamme des substances et des modes d'action. Les biostimulants des plantes sont des produits dérivés de matières organiques contenant des substances bioactives et/ou des micro-organismes capables d'améliorer les performances des cultures. Ces produits, appliqués directement sur les plantes ou sur le sol (rhizosphère), stimulent plusieurs processus physiologiques et moléculaires qui conduisent à une augmentation/amélioration de l'absorption et de l'efficacité d'utilisation des nutriments, une tolérance accrue aux stress abiotiques et biotiques et produisent un rendement et une qualité meilleurs (Du Jardin, 2015; Yakhin *et al.*, 2017; Rouphael et Colla, 2018).

Les biostimulants des plantes ne peuvent pas être définis comme des engrais car ils ne fournissent pas de nutriments directement aux plantes, ils peuvent donc être traités comme des additifs aux engrais. En petites concentrations, ces substances sont efficaces, favorisant l'absorption des nutriments en soutenant les processus métaboliques dans le sol et les plantes, stimulant la croissance des plantes et augmentant la tolérance au stress hydrique et abiotique (Tavarini *et al.*, 2018; de Vasconcelos *et al.*, 2019).

Au fil des années, différents auteurs ont proposé plusieurs catégorisations de produits biostimulants en fonction de leur principal composant et du mode d'action des composés (Yakhin *et al.*, 2017). En général, les biostimulants sont classés comme substances humiques, hydrolysats de protéines et autres composés contenant de l'azote, extraits d'algues, les microorganismes (champignons et bactéries bénéfiques) et les composés inorganiques (Calvo *et al.*, 2014; Du Jardin, 2015; Yakhin *et al.*, 2017).

### Les biostimulants à base des polysaccharides algaux

Les algues marines contiennent de grandes quantités de polysaccharides, notamment la structure de la paroi cellulaire, des mucopolysaccharides et des polysaccharides de stockage. Les concentrations totales de polysaccharides dans les espèces d'algues d'intérêt varient de 4 à 76% du poids sec (Kraan *et al.*, 2012; Usman *et al.*, 2017). Les teneurs les plus élevées se trouvent dans des espèces comme *Ascophyllum*, *Porphyra* et *Palmaria*. Les espèces d'algues vertes comme *Ulva* ont également une teneur élevée en polysaccharides, jusqu'à 65% de leur poids sec (Kraan *et al.*, 2012; Usman *et al.*, 2017). Les polysaccharides des macroalgues peuvent être séparés en deux grandes catégories: les polysaccharides de réserve et les polysaccharides pariétaux, eux-mêmes subdivisés en polysaccharides de la phase matricielle et de la phase fibrillaire.

Les polysaccharides de réserve résultent directement de la photosynthèse et sont stockés notamment dans les vacuoles des cellules. Il existe différents polysaccharides de réserves selon l'espèce de macroalgues mais on retrouve en grande majorité la laminarine qui est un polymère de 1,3- $\beta$  - glucopyranose chez les algues brunes, de l'amidon floridien (c'est-à-dire un amidon qui ne contient pas d'amylose) qui est un polymère de 1,4- $\alpha$ -glucose chez les algues rouges et l'amidon et le glucane qui est un polymère de 1,4- $\beta$ -glucose chez les algues vertes (Kraan, 2012; Mišurcová *et al.*, 2014). Les algues brunes possèdent également des polysaccharides de stockage de type mannitol, particulièrement chez les espèces de genres *Laminaria* et *Saccharina*.

Les polysaccharides pariétaux de la phase fibrillaire sont des polysaccharides insolubles enrobés d'une matrice amorphe mucilagineuse. Les trois grands polymères participant à la structuration sont notamment les xylanes, les mannanes et la cellulose, que l'on retrouve sous forme de microfibrilles. Quant à la phase matricielle des macroalgues, elle est très complexe et contient des polysaccharides de structure plus hydrosolubles. La nature des polysaccharides matriciels est spécifique à chaque type d'algue. Les algues brunes contiennent de la laminarine (b-1,3 glucane), de l'acide alginique et de la fucodine (fucose sulfaté). Les algues rouges contiennent des carraghénanes, des agars, des xylanes, du galactane sulfaté soluble dans l'eau, de l'amidon de Floride et la porphyrine en tant que mucopolysaccharide situé dans les espaces intercellulaires. Les algues vertes contiennent des galactanes sulfatés, des xylanes et des polysaccharides d'acide sulfurique (Usman *et al.*, 2017; Shukla *et al.*, 2019; Zafar *et al.*, 2022).

Les polysaccharides sont considérés comme des acteurs essentiels pour la coordination du métabolisme des plantes à travers la germination des graines, la croissance et le développement des plantes ainsi que les réponses aux stress. Au cours des 20 dernières années, plusieurs articles ont décrit l'activité biostimulante de certains polysaccharides et oligosaccharides purifiés à partir d'algues comme les alginates, la carraghénane ou les laminarines (Vera *et al.*, 2011; Gonzalez *et al.*, 2013; Trouvelot *et al.*, 2014; Burkertova *et al.*, 2015; Mzibra *et al.*, 2021; Pacheco *et al.*, 2021).

## Les polysaccharides algaux comme biostimulants de la croissance des plantes

L'amélioration de la germination des graines et par conséquent la croissance et la productivité des plantes pour la sécurité alimentaire reste une tâche difficile (Anand *et al.*, 2018). Les graines et les plantes peuvent être fortement influencées par les stress abiotiques et biotiques, ce qui limite leur efficacité de germination, de croissance et de productivité. Cependant, l'application des biostimulants à base de polysaccharides algaux peut induire une accélération de la germination des graines et une stimulation de la croissance des plantes.

Les alginates dérivés d'algues et leurs oligo-dérivés agissent dans la stimulation de la croissance des plantes (Shukla *et al.*, 2019; Mukherjee et Patel, 2020). Par exemple, l'application par trempage d'un oligosaccharide d'alginate à 0,75 mg/mL a induit une stimulation de la germination et de la croissance racinaire des graines de maïs (Hu *et al.*, 2004). L'application foliaire d'une solution d'oligosaccharide d'alginate (AOS) dans une expérience hydroponique à court terme a réduit le stress causé par la sécheresse induite par le polyéthylène glycol chez le blé (Liu *et al.*, 2013). De plus, cette étude a rapporté que lors de l'application d'AOS, une régulation positive des gènes sensibles à l'acide abscissique (ABA), lié à la résistance à la sécheresse, a été observée (Liu *et al.*, 2013). Par conséquent, ces résultats suggèrent que l'AOS stimule la résilience à la sécheresse via la voie de signalisation ABA (Liu *et al.*, 2013). De même, une étude a montré que l'application de 100 µg ml<sup>-1</sup> d'alginate de calcium a favorisé significativement la germination des graines et la croissance des semis de blé en influençant la synthèse et le métabolisme de l'AAI (He *et al.*, 2018).

Les carraghénanes et les oligo-carraghénanes (polysaccharides abondants dans les algues rouges) améliorent également la croissance de diverses plantes en modifiant des processus physiologiques et/ou biochimiques clés. Ces processus comprennent la photosynthèse, la division cellulaire et l'assimilation de l'azote, du carbone et du soufre (Castro *et al.*, 2012; Gonzalez *et al.*, 2013; Ahmadi *et al.*, 2015; Shukla *et al.*, 2016). Saucedo *et al.* (2015) ont constaté que l'application de OCs améliore la croissance de *Pinus radiata* en induisant l'accumulation de plantes traitées par C, N et S. L'OCs présentait une activité accrue de plusieurs enzymes de synthèse de NAD (P) H impliquées dans le métabolisme basal, de même Bi *et al.* (2011) a constaté que le k-carraghénane induit une floraison précoce et améliore la croissance du pois chiche et du maïs en augmentant la hauteur des plantes et le nombre de gousses dans le cas du pois chiche. L'application de traitements à base de l'iota-carraghénane (extrait de *Calliblepharis jubata*), le kappa/iota carraghénane (extrait de *Chondracanthus teedei* var. *lusitanicus*) et l'agar (extrait de *Gracilaria gracilis*) ont montré un effet positif sur la germination et la croissance du chou frisé (Pacheco *et al.*, 2021).

Les Ulvanes comme étant des hétéropolysaccharides sulfatés solubles dans l'eau extraits des parois cellulaires de la macroalgue verte *Ulva* spp. et se composent principalement de rhamnose, de xylose, de glucose, d'acide uronique et de sulfate (Paulert *et al.*, 2009; de Freitas *et al.*, 2015). L'utilisation des ulvanes et d'oligosaccharides d'ulvanes,

comme éliciteurs des mécanismes d'absorption d'azote et de synthèse protéique a été proposée (Briand *et al.*, 2011). Des extraits enrichis en polysaccharides obtenus à partir d'*Ulva lactuca* et de *Padina gymnospora* ont favorisé la germination et stimulé la croissance des plants de tomates par rapport aux plants témoins (Hernández-Herrera *et al.*, 2016).

Des études réalisées par Mzibra *et al.* (2018; 2020; 2021) ont montré que l'application des polysaccharides extraits des algues marocaines ont des effets significatifs sur l'accélération de la germination de graines, l'amélioration de la croissance des plantes de tomates ainsi que l'augmentation du rendement et l'amélioration de la qualité nutritionnelle des fruits récoltés.

## Les polysaccharides algaux comme biostimulants de la défense naturelle des plantes

Le système de défense des plantes est fondamental pour résister aux agents pathogènes et constitue donc un objet de recherche pour la gestion des maladies. Les plantes reconnaissent les agents pathogènes en utilisant des PAMPs (Pathogen-Associated Molecular Patterns) avec des structures ou des modèles chimiques similaires à leurs agents pathogènes. Les polysaccharides partagent des structures similaires aux composants des parois cellulaires des agents pathogènes ou d'autres structures qui peuvent également servir de PAMP pour activer le système immunitaire de la plante. Au cours des dernières décennies, de nombreux rapports ont été publiés concernant l'induction d'une résistance de défense par l'application d'extraits de plantes et d'huiles essentielles, d'extraits microbiens (bactéries, champignons et microalgues), d'extraits d'algues et de polysaccharides. Les polysaccharides à complexité structurelle et activité biologique élevées sont devenus des ressources biologiques idéales et respectueuses de l'environnement pour induire une résistance contre les agents pathogènes des plantes (Saber Riseh *et al.*, 2022).

L'ulvane est connu pour présenter un large éventail d'activités biologiques, y compris la stimulation de la croissance des plantes et des réponses de défense (Stadnik et de Freitas, 2014). Un éliciteur de l'algue verte *Ulva* spp. a induit la protection de *Medicago truncatula* contre l'infection par *Colletotrichum trifolii* (Cluzet *et al.*, 2004). Un large éventail de transcrits liés à la défense ont régulé à la hausse des gènes notables impliqués dans la biosynthèse des phytoalexines, des protéines PR (Pathogenesis-related protein) et des protéines de la paroi cellulaire (Cluzet *et al.*, 2004). D'autres études ont montré que lorsqu'il est appliqué sur les feuilles du haricot, l'ulvane est capable de réduire la gravité de l'antracnose (Paulert *et al.*, 2009; de Freitas et Stadnik, 2012), de la rouille (Delgado *et al.*, 2013) et de l'oïdium (Jaulneau *et al.*, 2011). De plus, il a montré des résultats prometteurs dans la résistance du blé et de l'orge contre l'oïdium causé par *Blumeria graminis* (Paulert *et al.*, 2010).

Les algi-oligosaccharides pourraient induire les activités enzymatiques de la phénylalanine ammoniac lyase, de la peroxydase et de la catalase dans les cellules de la plante de riz pour la protection de la plante contre l'agent pathogène envahissant *Magnaporthe grisea*. Avec l'utilisation d'algino-oligosaccharides, l'indice de maladie causé par

*Magnaporthe grisea* a pu être réduit de 17,7 % à 10,8 % et l'efficacité de la protection était de 39,1 % (Zhang et al., 2015). Une autre étude récente a évalué l'effet de l'alginate et l'oligosaccharide d'alginate isolés de l'algue brune *Bifurcaria bifurcata* pour leur capacité à stimuler la défense naturelle des plantules de tomate (Aitouguinane et al., 2020). L'étude a montré que l'activité PAL (phénylalanine ammonia-lyase), une enzyme de la plante stimulée par la blessure, les attaques fongiques ou l'élicitation des plantes, a augmenté 12 h après le traitement en plus d'une induction significative du métabolisme des phénylpropanoïdes dans les plantules de tomate.

Il existe également de nombreux rapports sur le rôle du carraghénane contre les agents pathogènes des plantes, y compris les viroïdes, les virus, les bactéries et les champignons. En général, il a été démontré que ces polysaccharides sulfatés induisent une accumulation de métabolites secondaires associés à une résistance aux maladies des plantes comme les phytoalexines (Aarstad et al., 2011). Le  $\lambda$ -carraghénane a provoqué une résistance contre le viroïde TCDVd, qui peut provoquer plus de 25 maladies chez les plantes. Lorsque des plants de tomates âgés de trois semaines ont été traités par pulvérisation avec différents carraghénanes à 1 g/L et inoculés avec TCDVd après 48 heures, seul le  $\lambda$ -carraghénane a entraîné une suppression significative des symptômes de la maladie, y compris les concentrations viroïdes dans les pousses infectées (Sangha et al., 2015).

Un autre polysaccharide, la laminarine, a été bien décrit comme un bio-éliciteur dans les réponses de défense des plantes contre divers agents pathogènes (Romanazzi et al., 2016 ; Garde-Cerdan et al., 2017; Pugliese et al., 2018). De plus, les oligosaccharides de laminarine ont augmenté l'influx transitoire de  $\text{Ca}^{2+}$  dans le cytosol des cellules de tabac (*Nicotiana plumbaginifolia*). Le  $\text{Ca}^{2+}$  cytosolique libre est connu comme médiateur d'un certain nombre de processus cellulaires impliqués dans la croissance, le développement et la résistance des plantes (Lecourieux et al., 2002). Pettongkhao et al. (2019) ont rapporté que le polysaccharide sulfaté d'*Acanthophora spicifera*, une algue rouge, induisait des réponses de défense contre *Phytophthora palmivora* chez un hévéa (*Hevea brasiliensis*). Leurs résultats ont montré que le polysaccharide brut extrait induisait l'accumulation de l'acide salicylique (SA) et de scopolétine et l'expression du gène sensible au SA, mais supprimait l'expression du gène sensible à l'acide jasmonique (JA).

## CONCLUSION

Sur la base des études récentes rapportées dans cet article, les polysaccharides algaux et leurs dérivés oligosaccharidiques doivent donc être considérés comme des bio-sources potentielles pour la stimulation de la germination, la croissance et la protection des plantes contre les phytopathogènes afin de contribuer à assurer la durabilité de l'agriculture.

## RÉFÉRENCES

Aarstad, O. A., Tøndervik, A., Sletta, H., & Skjåk-Bræk, G. (2012). Alginate sequencing: an analysis of block distribution in alginates using specific alginate degrading enzymes. *Biomacromolecules*, 13: 106-116.

Abouraicha E, El Alaoui-Talibi Z, Tadlaoui-Ouaf A, El Boutachfait R, Petit E, Douira A, Courtois B, Courtois J, El Modafar C (2017). Glucuronan and oligoglucuronans isolated from green algae activate natural defense responses in apple fruit and reduce postharvest blue and gray mold decay. *J. Appl. Phycol.*, 29: 471-480.

Ahmadi A., Zorofchian Moghadamtousi S., Abubakar, S., Zandi K. (2015). Antiviral potential of algae polysaccharids isolated from marine sources: A review. *BioMed Research International*, Hindawi Publishing Corporation, 825203.

Aitouguinane M., Bouissil S., Mouhoub A., Rchid H., Fendri I., Abdelkafi S., El-Hadj M.D.O, Boual Z., Dubessay P., Gardarin C., Delattre C. (2020). Induction of natural defenses in tomato seedlings by using alginate and oligoalginates derivatives extracted from Moroccan brown algae. *Marine drugs*, 18: 521.

Anand K. V., Eswaran K., Ghosh A. (2018). Life cycle impact assessment of a seaweed product obtained from *Gracilaria edulis* – A potent plant biostimulant. *Journal of Cleaner Production*, 170: 1621-1627.

Ben Salah I., Aghrouss S., Douira A., Aissam S., El Alaoui-Talibi Z., Filali-Maltouf A., El Modafar C. (2018). Seaweed polysaccharides as bio-elicitors of natural defenses in olive trees against verticillium wilt of olive. *J. Plant Interact.*, 13: 248-255.

Burketova L., Trda L., Ott P. G., Valentova O. (2015). Bio-based resistance inducers for sustainable plant protection against pathogens. *Biotechnology advances*, 33: 994-1004.

Calvo P., Nelson L., Kloepper J. W. (2014). Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant Soil*, 383: 3-41.

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). *J. Plant Growth Regul.*, 31:173-185.

Cluzet S., Torregrosa C., Jacquet C., Lafitte C., Fournier J., Mercier L., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.T., Dumas B. (2004). Gene expression profiling and protection of *Medicago truncatula* against a fungal infection in response to an elicitor from green algae *Ulva* spp. *Plant Cell Environ.*, 27: 917-928.

De Freitas M.B., Stadnik M.J. (2012). Race-Specific and Ulvan-Induced Defense Responses in Bean (*Phaseolus vulgaris*) against *Colletotrichum lindemuthianum*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 78: 8-13.

De Vasconcelos A.C.F., Chaves L.H.G. (2019). Biostimulants and their role in improving plant growth under abiotic stresses. *Bio-stimulants in plant science*.

Delgado D. Z., de Freitas M. B., Stadnik M. J. (2013). Effectiveness of saccharin and ulvan as resistance inducers against rust and angular leaf spot in bean plants (*Phaseolus vulgaris*). *Crop Prot.*, 47: 67-73.

Du Jardin P. (2012). The Science of Plant Biostimulants—A bibliographic analysis. Ad hoc study report. European Commission.

Du Jardin P. (2015). Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation. *Scientia Horticulturae*, 196: 3-14.

Garde-Cerdán T., Mancini V., Carrasco-Quiroz M., Servili A., Gutiérrez-Gamboa G., Foglia R., Romanazzi, G. (2017). Chitosan and Laminarin as alternatives to copper for *Plasmopara viticola* control: effect on grape amino acid. *Journal of agricultural and food chemistry*, 65: 7379-7386.

Giri B., Prasad R., Wu Q. S., Varma A. (Eds.) (2019). Biofertilizers for sustainable agriculture and environment. Cham: Springer International Publishing.

González A., Castro J., Vera J., Moenne A. (2013a). Seaweed oligosaccharides stimulate plant growth by enhancing carbon and nitrogen assimilation, basal metabolism, and cell division. *J. Plant Growth Regul.*, 32: 443-448.

González A., Contreras R.A., Moenne A. (2013b). Oligo-carrageenans enhance growth and contents of cellulose, essential oils and polyphenolic compounds in *Eucalyptus globulus* trees. *Molecules*, 18: 8740-8751.

He J., Li R., Sun X., Wang W., Hu J., Xie H., Yin H. (2018). Effects of calcium alginate submicroparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Polymers*, 10: 1154.

- Hernández-Herrera R.M., Santacruz-Ruvalcaba F., Zañudo-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.
- 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.
- Jaulneau V., Lafitte C., Corio-Costet M.-F., Stadnik M.J., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.-T., Dumas B. (2011). An *Ulva armoricana* Extract Protects Plants against Three Powdery Mildew Pathogens. *Eur. J. Plant Pathol.*, 131: 393.
- Kraan S. (2012). Algal polysaccharides, novel applications and outlook. In *Carbohydrates-comprehensive studies on glycobiology and glycotechnology*. IntechOpen.
- Lecourieux D., Mazars C., Pauly N., Ranjeva R., Pugin A. (2002). Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana plumbaginifolia* cells. *The Plant Cell*, 14: 2627-2641.
- Liu H., Zhang Y.H., Yin H., Wang W.X., Zhao X.M., Du Y.G. (2013). Alginate oligosaccharides enhanced *Triticum aestivum* L. tolerance to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 62: 33-40.
- Mišurcová L., Orsavová J., Ambrožová J.V. (2014). Algal polysaccharides and health. In *Polysaccharides: Bioactivity and biotechnology*. Springer International Publishing Switzerland.
- Mukherjee A., Patel J.S. (2020). Seaweed extract: biostimulator of plant defense and plant productivity. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 17: 553-558.
- Mzibra A., Aasfar A., Benhima R., Khoulood M., Boulif R., Douira A., Bamouh A., Meftah Kadmiri I. (2020). Biostimulants Derived from Moroccan Seaweeds: Seed Germination Metabolomics and Growth Promotion of Tomato Plant. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40: 353-370.
- Mzibra A., Aasfar A., El Arroussi H., Khoulood M., Dhiba D., Kadmiri I. M., Bamouh A. (2018). Polysaccharides extracted from Moroccan seaweed: A promising source of tomato plant growth promoters. *Journal of Applied Phycology*, 30: 2953-2962.
- Mzibra A., Aasfar A., Khoulood M., Farrie Y., Boulif R., Kadmiri I. M., Bamouh A., Douira A. (2021). Improving Growth, Yield, and Quality of Tomato Plants (*Solanum lycopersicum* L.) by the Application of Moroccan Seaweed-Based Biostimulants under Greenhouse Conditions. *Agronomy*, 11: 1373.
- Pacheco D., Cotas J., Rocha C. P., Araújo G. S., Figueirinha A., Gonçalves A.M., Pereira L. (2021). Seaweeds' carbohydrate polymers as plant growth promoters. *Carbohydrate Polymer Technologies and Applications*, 2: 100097.
- Paulert R., Talamini V., Cassolato J.E.F., Duarte M.E.R., Nosedá M.D., Smânia Jr A., Stadnik M.J. (2009). Effects of sulfated polysaccharide and alcoholic extracts from green seaweed *Ulva fasciata* on anthracnose severity and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Plant Dis. Prot.*, 116: 263-270.
- Paulert R., Ebbinghaus D., Urllass C., Moerschbacher B.M. (2010). Priming of the Oxidative Burst in Rice and Wheat Cell Cultures by Ulvan, a Polysaccharide from Green Macroalgae, and Enhanced Resistance against Powdery Mildew in Wheat and Barley Plants. *Plant Pathol.*, 59: 634-642.
- Pettongkhao S., Bilanglod A., Khompatara K., Churngchow N. (2019). Sulphated Polysaccharide from *Acanthophora spicifera* Induced *Hevea brasiliensis* Defense Responses Against *Phytophthora palmivora* Infection. *Plants*, 8: 73.
- Pugliese M., Monchiero M., Gullino M. L., Garibaldi A. (2018). Application of laminarin and calcium oxide for the control of grape powdery mildew on *Vitis vinifera* cv. Moscato. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 125: 477-482.
- Romanazzi G., Mancini V., Feliziani E., Servili A., Endeshaw S., Neri D. (2016). Impact of alternative fungicides on grape downy mildew control and vine growth and development. *Plant disease*, 100: 739-748.
- Rouphael Y., Spíchal L., Panzarová K., Casa R., Colla G. (2018). High throughput plant phenotyping for developing novel biostimulants: from lab to field or from field to lab? *Front. Plant Sci.*, 9:1197.
- Saberi Riseh, R., Mozghan Gholizadeh V., Marzieh Ebrahimi Z., Skorik Y.A. (2022). Alginate-Induced Disease Resistance in Plants. *Polymers*, 14: 661.
- Sangha J.S., Kandasamy S., Khan W., Bahia N.S., Singh R.P., Critchley A.T., Prithiviraj B. (2015).  $\lambda$ -carrageenan suppresses tomato chlorotic dwarf viroid (TCDVd) replication and symptom expression in tomatoes. *Marine drugs*, 13: 2875-2889.
- Saucedo S., Contreras R.A., Moenne A. (2015). Oligo-carrageenan kappa increases C, N and S assimilation, auxin and gibberellin contents, and growth in *Pinus radiata* trees. *J. For. Res.*, 26: 635-640.
- Shukla P. S., Borza T., Critchley A.T., Prithiviraj B. (2016). Carrageenans from red seaweeds as promoters of growth and elicitors of defense response in plants. *Frontiers in Marine Science*, 3: 81.
- Shukla P.S., Martin E.G., Adil M., Bajpai S., Critchley A.T., 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.
- Stadnik M.J., M.B. de Freitas (2014). Algal polysaccharides as source of plant resistance inducers. *Tropical Plant Pathology*, 39:111-118.
- Tavarini S., Passera B., Martini A., Avio L., Sbrana C., Giovannetti M., Angelini L.G. (2018). Plant growth, steviol glycosides and nutrient uptake as affected by arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorous fertilization in *Stevia rebaudiana* Bert. *Industrial Crops and Products*, 111: 899-907.
- Trouvelot S., Heloir M.-C., Poinssot B. et al. (2014). Carbohydrates in plant immunity and plant protection: roles and potential application as foliar sprays. *Front. Plant Sci.*, 5: 592.
- Usman A., Khalid S., Usman A., Hussain Z., Wang Y. (2017). Algal polysaccharides, novel application, and outlook. In *Algae based polymers, blends, and composites* (pp. 115-153). Elsevier.
- Vera J., Castro J., Gonzalez A., Moenne A. (2011). Seaweed polysaccharides and derived oligosaccharides stimulate defense responses and protection against pathogens in plants. *Mar. Drugs*, 9: 2514-2525.
- Yakhin O.I., Lubyantsev A.A., Yakhin I.A., Brown P.H., (2017). Biostimulants in plant science: a global perspective. *Frontiers in Plant Science*, 7: 2049.
- Zafar A., Ali I., Rahayu F. (2022). Marine seaweeds (biofertilizer) significance in sustainable agricultural activities: A review. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 974: 012080.
- Zhang S., Tang W., Jiang L., Hou Y., Yang F., Chen W., Li X. (2015). Elicitor activity of alginate-oligosaccharide and its potential application in protection of rice plant (*Oryza sativa* L.) against *Magnaporthe oryzae*. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 29: 646-652.
- Zhang X., R.E. Schmidt (1997). The impact of growth regulators on the  $\alpha$ -tocopherol status in water-stressed *Poa pratensis*. *International Turfgrass Society Research Journal*, 8:1364-1371.