

Artículo original

Floraciones de cianobacterias en Colombia: estado del conocimiento y necesidades de investigación ante el cambio global

Cyanobacterial blooms in Colombia: State of knowledge and research needs in the context of climate global change

Samia Salomón, Carlos A. Rivera-Rondón*, Ángela María Zapata

Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., Colombia

Resumen

Las floraciones de cianobacterias pueden causar problemas en la calidad del agua por su rápido crecimiento y abundancia. Además de generar biomasa en exceso, causan cambios físicos, químicos y biológicos en el ecosistema. Asimismo, las cianobacterias producen neurotoxinas, hepatotoxinas y dermatotoxinas, entre otras. Los problemas asociados con las floraciones de cianobacterias han aumentado en las últimas décadas y, en consonancia, se ha incrementado a nivel global el número de investigaciones sobre las floraciones tóxicas y su efecto en los ecosistemas y la salud humana; hoy muchos países cuentan con protocolos para su manejo. Los principales factores del cambio climático global asociados con una mayor presencia y duración de las floraciones de cianobacterias son el incremento de temperatura, la eutrofización, las alteraciones hidrológicas, el aumento en la estabilidad física de la columna de agua y los cambios en las redes tróficas. En Colombia la eutrofización y el aumento en la temperatura del agua son problemas crecientes y, a pesar de ello, no existe un registro al respecto ni normas estatales que permitan reportar los casos, hacer seguimiento e implementar medidas de control y manejo. En esta revisión se presenta el estado actual del conocimiento sobre dichas floraciones en el país y las expectativas ante el cambio climático global.

Palabras clave: Eutrofización; Cianotoxinas; Calidad del agua; Algas; Ecosistemas tropicales.

Abstract

Cyanobacteria can cause problems in water quality due to rapid increases in their abundance known as cyanobacterial bloom. Besides the increase in biomass, it causes physical, chemical, and biologic changes in ecosystems. Cyanobacteria also produce neurotoxins, hepatotoxins, and dermatotoxins. The problems associated with cyanobacterial blooms have increased progressively in the last decades. Globally, more studies on harmful cyanobacterial blooms and their effects on ecosystems and human health are being conducted and many countries have developed protocols for their management. The main factors of climate global change associated with increasing cyanobacterial blooms are the rise in temperature, eutrophication, hydrological alterations, the increase in the physical stability of water columns, and changes in trophic networks. Eutrophication and the increase in water temperature are the main issues in Colombia, but, nevertheless, there is no record of cyanobacterial blooms nor state regulations on case reporting, monitoring or control and management measures. This review presents the current state of knowledge on cyanobacterial blooms in the country and expectations vis a vis the global climate change scenario.

Keywords: Eutrophication; Cyanotoxin; Water quality; Algae; Tropical ecosystem; Cyanobacterial Harmful Algal Blooms.

Citación: Salomón S, Rivera-Rondón CA, Zapata AM. Floraciones de cianobacterias en Colombia: estado del conocimiento y necesidades de investigación ante el cambio global. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(171):376-391, abril-junio de 2020. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1050>

Editor: Luis Fernando Echeverry

***Correspondencia:**

Carlos A. Rivera-Rondón;
rivera@javeriana.edu.co

Recibido: 26 de octubre de 2019

Aceptado: 6 de abril de 2020

Publicado: 30 de junio de 2020



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

Las cianobacterias, también conocidas como “algas verde-azules” son microorganismos procariotas Gram negativos cuyas numerosas adaptaciones morfológicas y fisiológicas les han permitido colonizar tanto ecosistemas terrestres como acuáticos y ambientes extremos (Svrcek & Smith, 2004; Paerl & Huisman, 2009; Scholz, *et al.*, 2017). Tales adaptaciones comprenden la habilidad de regular su flotabilidad a través de vesículas gaseosas denominadas aerótopos (Kaplan-Levy, *et al.*, 2010), lo que les permite migrar hacia zonas con mayor incidencia de luz o nutrientes o menor penetración de rayos ultravioleta. Además, las masas de cianobacterias flotantes pueden interferir con la radiación del medio acuático y la disponibilidad de CO₂, compitiendo con otras algas (Carey, *et al.*, 2012; Huisman, *et al.*, 2018). Debido a su capacidad de fijar nitrógeno a través de células especializadas, denominadas heterocistos, pueden prosperar en ambientes con pocos nutrientes. Algunos géneros unicelulares o filamentosos carentes de heterocisto pueden fijar el nitrógeno en ausencia de oxígeno, lo que les permite obtener el nitrógeno para sus procesos metabólicos en ambientes muy extremos (Litchman, *et al.*, 2010; Srivastava, *et al.*, 2013). Tienen la capacidad de almacenar fósforo intracelularmente y de producir fosfatasa para asimilarlo a partir de compuestos orgánicos (Carey, *et al.*, 2012; Huisman, *et al.*, 2018). Algunas cianobacterias pueden producir células de resistencia (acinetos) que les permiten sobrevivir bajo condiciones desfavorables (Kaplan-Levy, *et al.*, 2010).

Ciertos grupos de cianobacterias pueden producir metabolitos secundarios nocivos o tóxicos llamados cianotoxinas (Svrcek & Smith, 2004; UNESCO, 2009). Algunos de estos compuestos también actúan como sustancias alelopáticas que afectan el desarrollo del fitoplancton y de las plantas acuáticas (Evangelista, *et al.*, 2008).

La biomasa de las cianobacterias puede aumentar significativamente con respecto a la densidad inicial hasta hacerse predominantes en el ecosistema acuático y formar lo que se conoce como una floración algal. El crecimiento rápido de las cianobacterias puede aumentar las concentraciones de metabolitos indeseados y causar cambios en las características físicas y químicas del agua: disminución de la transparencia, disolución de CO₂, aumento del pH, y cambios en el color, olor y sabor del agua (Sukénik, *et al.*, 2015; Carmichael & Boyer, 2016; Petcheneshky, *et al.*, 2017; Huisman, *et al.*, 2018). La floración de especies productoras de toxinas puede ocasionar daños importantes, e incluso la muerte, a una gran diversidad de organismos en el ecosistema, incluido el ser humano (Rastogi, *et al.*, 2015; Huisman, *et al.*, 2018), pues las cianotoxinas pueden acumularse en los vertebrados e invertebrados acuáticos que las han ingerido (Buratti, *et al.*, 2017). La exposición puede darse por el consumo de agua o comida contaminada, la inhalación, el contacto con la piel y la ingestión como parte de la dieta (Svrcek & Smith, 2004; Rastogi, *et al.*, 2015).

Las floraciones de cianobacterias, especialmente las floraciones nocivas, constituyen un problema importante por sus implicaciones para los ecosistemas y la salud. El primer registro mundial de sus efectos tóxicos ocurrió en 1878 en Australia, a raíz de la mortandad de animales que habían tomado agua del lago Alexandria, donde había una floración de *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet & Flahault (McGregor, *et al.*, 2012). También se han reportado casos de muerte de personas por ingestión directa de aguas con toxinas (Azevedo, *et al.*, 2003).

En algunos estudios se ha evidenciado el aumento progresivo de los problemas asociados con las floraciones de cianobacterias durante los últimos años (Ndlela, 2016), con el consecuente incremento en el número de investigaciones relacionadas con la identificación de toxinas y el efecto sobre los ecosistemas y la salud humana (Carmichael & Boyer, 2016). Los países de la Unión Europea, Estados Unidos, Australia y Argentina cuentan con protocolos para su manejo (Huisman, *et al.*, 2018; Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay Neuquén y Negro, 2014). En Colombia, a pesar de la gran diversidad de ecosistemas acuáticos, no existe un registro sistemático de las floraciones de este tipo de algas, como tampoco normas estatales que permitan reportar los casos e

implementar y hacer seguimiento de medidas de control y manejo. En este sentido, el objetivo de esta revisión fue analizar el estado actual del conocimiento sobre las floraciones tóxicas de cianobacterias en el país y las expectativas ante el cambio climático global.

Principales tipos de toxinas

Las cianotoxinas se clasifican químicamente en péptidos cíclicos, alcaloides y lipopolisacáridos (Kaebnick & Neilan, 2001), pero se conocen y clasifican principalmente por su efecto toxicológico (Tabla 1) en: 1) hepatotoxinas, que atacan el sistema hepático y pueden ocasionar la muerte en horas o días; 2) neurotoxinas, que afectan la transmisión neuromuscular y pueden provocar la muerte por parálisis muscular y falla respiratoria,

Tabla 1. Resumen de los principales tipos de toxinas presentes en los géneros de cianobacterias

Tipo de toxina	Géneros reportados	Método de detección	Efectos tóxicos
Hepatotoxinas			
Microcistina	<i>Microcystis</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Anabaenopsis</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Aphanocapsa</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Gloeotrichia</i> , <i>Hapalosiphon</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Leptolyngbya</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Pseudanabaena</i> , <i>Synechococcus</i> , <i>Woronichinia</i>	HPLC, ELISA, MS, PPIA	Parálisis, daño hepático y renal, gastroenteritis, reducción en la reparación de ADN
Nodularina	<i>Nodularia</i>	ELISA, HPLC, MS, PPIA	Los mismos efectos de la microcistina
Citotoxinas			
Cilindrospermopsina	<i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Chrysochloris</i> , <i>Raphidiopsis</i> , <i>Lyngbya</i>	ELISA, HPLC, MS	Vómitos, diarrea hemorrágica, hepatomegalia, daño renal, gastroenteritis
Neurotoxinas			
Anatoxina-a	<i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Cuspidothrix</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Raphidiopsis</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Woronichinia</i>	ELISA, HPLC, MS	Pérdida de coordinación, temblores musculares, falla respiratoria
Homoanatoxina-a			
Anatoxina-a(s)	<i>Dolichospermum</i>	AEIA, MS	Incontinencia, temblores musculares y falla respiratoria
Saxitoxinas	<i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Cuspidothrix</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Planktothrix</i>	ELISA, HPLC, MS	Parestesias por ingestión, quemaduras en labios, lengua, garganta, vómito, diarrea, pérdida de la coordinación, parálisis y falla respiratoria
BMAA	<i>Microcystis</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Nodularia</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Scytonema</i> , <i>Synechococcus</i> , <i>Trichodesmium</i>	ELISA, HPLC, MS	Afecta el tejido cerebral, atrofia muscular
Lipopolysacáridos (LPS)	Todas		Irritante, fiebre, enfermedad gastrointestinal
Dermatotoxinas			
Aplasiatoxina	<i>Lyngbya</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Schizothrix</i>	MS	Irritación y dermatitis grave
Lyngbyatoxina	<i>Lyngbya</i>	HPLC, MS	
Aeruginosina	<i>Microcystis</i> , <i>Planktothrix</i>	HPLC, MS	

HPLC: high performance liquid chromatography; PPIA: Protein Phosphatase inhibition assay; MS: Mass Spectrometer

y 3) dermatotoxinas, que causan irritación en la piel (Elliott, 2012; Merel, *et al.*, 2013; Carmichael & Boyer, 2016; Cantoral-Uriza, *et al.*, 2017). A continuación, se describen algunas de las toxinas que potencialmente están presentes en Colombia.

Microcistinas

Las microcistinas son heptapéptidos cíclicos, hidrosolubles, y hepatotóxicos de gran diversidad química, por lo que no se sabe con precisión la cantidad de variedades existentes; las registradas actualmente son 279 (Bouaicha, *et al.*, 2019). Una cepa de una especie de cianobacteria puede producir más de una variante a la vez, la más común y letal es la microcistina-LR (Vela, *et al.*, 2007; Zaccaroni & Scaravelli, 2008; Buratti, *et al.*, 2017; Funari, *et al.*, 2017; Silva, *et al.*, 2018). La microcistina-LR es producida principalmente por *Microcystis*, una cianobacteria de amplia distribución causante de la mayoría de las floraciones tóxicas alrededor del mundo. Sin embargo, otros géneros de algas planctónicas y bentónicas pueden producir esta toxina, aunque en niveles más bajos (Almanza, *et al.*, 2016; Mendoza, 2016). *Microcystis* forma densas masas macroscópicas en la superficie del agua gracias a sus aerótopos (Vela, *et al.*, 2007; Almanza, *et al.*, 2016). En los seres humanos esta toxina puede causar síntomas como vómito, diarrea, debilidad, dificultad para respirar y temblores musculares (Svrcek & Smith, 2004; Roegner, *et al.*, 2014).

Anatoxinas-A

Es un alcaloide bicíclico neurotóxico que imita la acción de la acetilcolina. Es producida comúnmente por *Anabaena*, *Dolichospermum*, *Cuspidothrix*, *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Tychonema* y *Cylindrospermum* (Ballot, *et al.*, 2018). La exposición a la anatoxina-a produce pérdida de coordinación, salivación profusa, temblores y convulsiones y puede ocasionar la muerte por parálisis muscular y falla respiratoria (Svrcek & Smith, 2004; Testai, *et al.*, 2016; Petcheneshsky, *et al.*, 2017).

Cilindrospermopsina

Es un alcaloide tricíclico soluble en agua y citotóxico que bloquea la síntesis de proteínas. Es producido principalmente por *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Anagnostidis & Komárek, una cianobacteria tropical ampliamente distribuida (Zaccaroni & Scaravelli, 2008). Podría tener actividad mutágena y carcinógena y tiene efectos tóxicos en una gran variedad de organismos, incluidos protozoos, plantas, invertebrados y vertebrados. Sus principales síntomas son vómito, diarrea hemorrágica, dolor abdominal, y daño hepático y renal, y actúa sobre los tejidos del sistema vascular, los músculos y el tracto intestinal (de la Cruz, *et al.*, 2013; Petcheneshsky, *et al.*, 2017; Huisman, *et al.*, 2018).

Factores que promueven el desarrollo de floraciones de cianobacterias

Aunque los eventos de floración de cianobacterias se reportan desde hace más de 130 años, han aumentado en las últimas décadas (O'Neil, *et al.*, 2012). Inicialmente se consideró que se debían principalmente a la eutrofización, sin embargo, en la última década se ha documentado que las floraciones son controladas por múltiples factores: incremento en la temperatura del agua, cambios en la estructura de la cadena trófica, aumento del CO₂ y modificaciones en la dinámica hidráulica de los ecosistemas. Todos estos factores son potenciados por los efectos del cambio climático global que influyen directamente en la frecuencia, intensidad y duración de las floraciones (Paerl & Huisman, 2009; Paerl & Paul, 2012; Chapra, *et al.*, 2017). La mayor parte de los estudios se centra en las cianobacterias planctónicas, no obstante, las cianobacterias bénticas pueden desarrollar extensas floraciones con potencial tóxico y los factores que las modulan están relacionados principalmente con los nutrientes y la temperatura (Catherine, *et al.*, 2013).

Incremento de la temperatura del agua

Hay evidencias de que el calentamiento se relaciona con el aumento de casos de floraciones de cianobacterias (Paerl & Huisman, 2009; Sukenik, *et al.*, 2012; Paerl, 2014; Hamilton, *et al.*, 2016; Chapra, *et al.*, 2017). Varias especies logran su máxima tasa de crecimiento a temperaturas superiores a los 25 °C (Paerl, 2014; Huisman, *et al.*, 2018), por lo que pueden proliferar durante olas de calor (Jöhnk, *et al.*, 2008). Más allá de la relación entre la temperatura y la tasa metabólica de las cianobacterias, el aumento de la temperatura promueve una estratificación más marcada y prolongada, así como una mayor estabilidad en la columna de agua, facilitando el desarrollo de las cianobacterias. Incluso en lagos polimícticos, la poca velocidad del viento en algunos momentos del año puede tener un papel más decisivo que la temperatura al favorecer largos periodos de estabilidad térmica (Huber, *et al.*, 2012). Por otro lado, las temperaturas más altas disminuyen la viscosidad del agua, lo que a su vez aumenta la difusión de nutrientes hacia la superficie de la célula, favoreciendo el desarrollo algal (Peperzak, 2003).

Varios taxones de cianobacterias potencialmente tóxicas han expandido sus rangos geográficos debido al aumento de la temperatura (Sukenik, *et al.*, 2015). Las cianobacterias pueden colonizar nuevos ambientes y expandirse fácilmente debido a varios de sus rasgos funcionales. Uno de los ejemplos mejor registrados es el de *Cylindrospermopsis raciborski*, una especie de regiones tropicales que ha colonizado zonas templadas (Paerl & Huisman, 2009). Las especies de Nostocales formadoras de floraciones también tienen una capacidad invasiva muy alta por su habilidad de fijación de nitrógeno (Sukenik, *et al.*, 2012).

Eutrofización

El aporte de nutrientes a los ecosistemas acuáticos es, tal vez, el principal factor asociado con la incidencia de floraciones por cianobacterias (O'Neil, *et al.*, 2012). En un gran número de estudios se ha demostrado la relación entre los procesos de eutrofización y la frecuencia y magnitud de los eventos de floración (Jöhnk, *et al.*, 2008; Paerl & Huisman, 2008; Rigosi, *et al.*, 2014; Paterson, *et al.*, 2017). Aunque el fósforo se considera el principal nutriente limitante de la productividad primaria, tanto este como el nitrógeno pueden inducir florecimientos algales. Las concentraciones elevadas de fósforo favorecen floraciones de géneros fijadores de nitrógeno, en tanto que los medios ricos en nitrógeno y fósforo favorecen a los géneros sin heterocistos, por ejemplo *Microcystis* y *Planktothrix* (Paerl & Otten, 2013).

El principal causante de eutrofización es el vertimiento directo de aguas enriquecidas provenientes de zonas urbanas o de actividades industriales y agropecuarias. El exceso de nutrientes en la cuenca y el clima pueden interactuar para potenciar las floraciones. Así, los eventos climáticos con precipitaciones intensas movilizan nutrientes desde la cuenca, los cuales enriquecen los cuerpos de agua y favorecen el desarrollo de floraciones (Huisman, *et al.*, 2018). Las sequías prolongadas disminuyen la carga de nutrientes por arrastre desde la cuenca, pero pueden promover condiciones para que estos sean reciclados desde el fondo del ecosistema. Los periodos prolongados con hipoxia en las capas de agua profundas favorecen la liberación de fósforo desde el sedimento, razón por la que en lagos con historias de eutrofización, la reserva de nutrientes en los sedimentos puede mantener las floraciones algales, aunque los vertimientos estén controlados (Zapata, *et al.*, 2009). En lagos profundos, el crecimiento de las cianobacterias generalmente lleva a un agotamiento de las formas solubles de los nutrientes, por lo que estas acumulan en su biomasa los nutrientes y reducen la posibilidad de ser desplazadas por otros grupos de algas.

Estabilidad física de la columna

Las variaciones hidráulicas y el tiempo de residencia del agua pueden controlar de forma importante la dominancia de cianobacterias en los sistemas lénticos (Paerl & Huisman, 2008; Wagner & Adrian, 2009; Mihaljević & Stević, 2011). Los cambios en la tasa de renovación hídrica podrían mitigar las floraciones (Bakker & Hilt, 2016).

Las cianobacterias que usualmente desarrollan floraciones tienen estrategias muy definidas para ser exitosas en ambientes físicamente estables. Por esta razón, los cambios repentinos en la tasa de retención hídrica pueden controlar el desarrollo de las floraciones.

Una de las consecuencias del cambio climático es el cambio en la estacionalidad de lluvias en el Neotrópico (Marengo, *et al.*, 2010). Las sequías prolongadas ocasionan el aumento en el tiempo de residencia del agua, promoviendo el desarrollo de floraciones (Romo, *et al.*, 2012; Jeppesen, *et al.*, 2015; Brasil, *et al.*, 2016). El desarrollo de las floraciones no necesariamente requiere una elevada estabilidad física. Algunas especies de cianobacterias pueden desarrollar florecimientos incluso en ambientes sometidos a fuertes vientos y con baja profundidad (Zapata, *et al.*, 2009). En otros casos, en ambientes moderadamente inestables y turbios también puede haber florecimientos debido a los rasgos biológicos de las especies. Así, por ejemplo, *Cylindrospermopsis* y *Planktolyngbya* pueden adaptarse a ambientes muy turbios (Soares, *et al.*, 2013), en tanto que *Microcystis* prefiere aguas bien estratificadas y con gran disponibilidad de luz (Jöhnk, *et al.*, 2008).

Aumento de CO₂

Las cianobacterias poseen varios mecanismos para asimilar el bicarbonato y el dióxido de carbono. El incremento del CO₂ atmosférico puede promover la proliferación de cianobacterias en la superficie de un cuerpo de agua, pues lo pueden tomar directamente de la atmósfera aunque se reduzca la concentración en el agua, desplazando por competencia a otras especies (McGregor, *et al.*, 2012). La gran demanda de CO₂ también puede causar que el pH supere las 10 unidades, condición a la que algunas especies de cianobacterias también pueden adaptarse gracias a que utilizan el bicarbonato como fuente de carbono (Paerl & Paul, 2012; Visser, *et al.*, 2016; Huisman, *et al.*, 2018).

Cambios en la red trófica

Los cambios en el control de arriba hacia abajo (*top-down*) de las algas por el zooplancton pueden ocasionar un aumento de la biomasa de las cianobacterias (Pick, 2016). Las cianobacterias son seleccionadas negativamente por los filtradores, posiblemente por su baja calidad nutricional (Pick, 2016), y por la producción de toxinas (Paerl & Paul, 2012), favoreciendo el desarrollo de las floraciones (Newell, 2004; Paerl & Otten, 2013). Por otro lado, los organismos zooplancívoros pueden disminuir la población de herbívoros y aumentar, por lo tanto, las densidades de algas (Paerl & Paul, 2012). El aumento en la temperatura del agua también puede promover cambios en la interacción trófica y facilitar el crecimiento de las cianobacterias. Así, el aumento de la temperatura permite que los rotíferos sean más vulnerables a las anatoxinas (Gilbert, 1996).

Floraciones de cianobacterias en ecosistemas intertropicales

Aunque cada vez hay más información que permite entender las floraciones de cianobacterias, la información sobre los ecosistemas de la zona intertropical es escasa en comparación con la de las zonas templadas (Mowe, *et al.*, 2015; Cantoral-Uriza, *et al.*, 2017). En América del Sur las floraciones se han subestimado debido a la falta de registros y del monitoreo deficiente, aunque la mayoría de fuentes de agua potable proviene de aguas superficiales sometidas a presiones de eutrofización (Dörr, *et al.*, 2010).

Uno de los casos más relevantes de intoxicación por floraciones de cianobacterias ocurrió en Caruaru (Brasil) en 1996, cuando 52 pacientes de diálisis murieron debido a que el agua usada en el procedimiento se encontraba contaminada con microcistinas (Azevedo, *et al.*, 2003). Otro caso importante ocurrió en Palm Island (Australia) en 1979, donde 148 personas sufrieron hepatoenteritis porque el agua contenía grandes cantidades de *C. raciborskii* (Hawkins, *et al.*, 1985). Estos casos obligaron a Brasil y Australia a desarrollar estudios sobre los florecimientos tóxicos (Mowe, *et al.*, 2015) y a formular protocolos para su seguimiento y manejo. En la zona intertropical, las floraciones más frecuentes son de *Microcystis* y *Cylindrospermopsis*. En África y Asia *Microcystis* es más frecuente, en tanto que en Australia *Cylindrospermopsis* es más frecuente y en América ambos géneros presentan frecuencias semejantes (Mowe, *et al.*, 2015).

La formación y mantenimiento de floraciones de cianobacterias en la zona intertropical podría seguir patrones distintos a los de zonas templadas debido a las características térmicas y lumínicas (Chorus & Bartram, 1999). En la zona ecuatorial las cianobacterias tienden a ser abundantes y dominan en aguas con altas temperaturas (Duong, *et al.*, 2013; Dalu & Wasserman, 2018) y permanecen durante todo el año (Petcheneshsky, *et al.*, 2017). La causalidad entre el enriquecimiento por nitrógeno y fósforo y la relación estequiométrica entre estos dos nutrientes es un tema que aún no se ha dilucidado en zonas tropicales. La mayor temperatura y el alto déficit de oxígeno en los ecosistemas tropicales resultan en que el nitrógeno sea el nutriente limitante (Lewis Jr., 2000; Moss, *et al.*, 2013), por lo que los medios ricos en fósforo contribuyen a que aumenten las densidades de cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Moss, *et al.*, 2013; Brasil, *et al.*, 2016). No obstante, en los lagos tropicales la eutrofización suele estar más influenciada por la fertilización en las cuencas y tanto el nitrógeno como el fósforo ingresan en exceso al ecosistema, por lo que las especies dominantes en las floraciones responden principalmente a la turbulencia y la disponibilidad de luz (Reynolds, *et al.*, 2002). La forma en que las cianobacterias responden a estos condicionantes físicos y químicos en lagos tropicales es un tema que debe resolverse pronto, especialmente teniendo en cuenta que en el futuro estos ecosistemas estarán más expuestos a una marcada estacionalidad de las lluvias (Marengo, *et al.*, 2010; Sarmiento, *et al.*, 2013).

Estado del conocimiento en Colombia

Algunas revisiones sobre las floraciones en Sudamérica y el trópico revelan que la información disponible para los países de Latinoamérica y Colombia específicamente, es escasa (Dörr, *et al.*, 2010). Aunque en el país hay registros de varios géneros potencialmente tóxicos en el *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) y en el Sistema de Información de Biodiversidad (SIB), hay pocos registros oficiales, publicaciones científicas y estudios relacionados con su toxicidad (Mancera & Vida, 1994; Zapata, *et al.*, 2009; Puyana, *et al.*, 2015). Si bien existen más reportes en trabajos de pregrado y posgrado no publicados (Tabla 1S, <https://www.raccefn.co/index.php/raccefn/article/view/1050/2740>), en general son muy pocas las investigaciones adelantadas en Colombia, seguramente debido a las dificultades taxonómicas, la falta de recursos y de grupos de investigación dedicados a estudiar su ecología y los riesgos potenciales para la salud humana y del ecosistema. Uno de los primeros casos bien documentados en Colombia fue el de la mortandad de peces en la Ciénaga Grande de Santa Marta en 1994 (Mancera & Vidal, 1994). En ese año se presentaron tres eventos de mortandad entre julio y agosto, los cuales se correlacionaron con una floración de cf. *Anabaenopsis* sp. Los autores también citan los estudios de Mercado (1971) y Bula (1985) en los que se reportan eventos similares en la Ciénaga Grande asociados con la gran abundancia de *Anabaena circinalis* Rabenhorst ex Bornet & Flahault y *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet & Flahault. Más recientemente, en el 2014 y el 2015, ha habido registros de floraciones de cianobacterias y mortandad de peces en la Ciénaga Grande (Ibarra, *et al.*, 2014; INVEMAR, 2015a, 2015b).

La mayor parte de los avances e investigaciones sobre floraciones de cianobacterias en Colombia se han realizado en el departamento de Antioquia, en los embalses de Río grande II, Abreo-Malpasso, El Peñol-Guatapé y Playas. El embalse Río grande II provee de agua al 40 % de la población de Medellín (Palacio, *et al.*, 2015a; Palacio, *et al.*, 2015b). En este embalse se registró por primera vez en zona tropical la cianobacteria potencialmente tóxica *Dolichospermum lemmermannii* (Richter) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek, asociada con *D. lemmermannii*. También se registran otras especies potencialmente tóxicas de los géneros *Aphanocapsa*, *Woronichinia* y *Microcystis*. A partir de los estudios en este embalse se han implementado técnicas moleculares para la detección de cianobacterias (Hurtado-Alarcón & Polanía-Vorenberg, 2014) y se ha evaluado la reducción de la microcistina-LR a través de sistemas sedimentarios (Herrera, *et al.*, 2015). Recientemente se hizo un estudio en los embalses Abreo-Malpasso, El Peñol-Guatapé y Playas en el que se registraron los géneros potencialmente tóxicos *Woronichinia*,

Aphanocapsa y *Oscillatoria*, además del complejo *Microcystis* y la especie *Radiocystis fernandoi*. En el estudio se categorizan los embalses según los niveles de riesgo por la proliferación de cianobacterias y se sugiere el establecimiento de medidas de control y prevención de floraciones (Palacio, *et al.*, 2019).

En ecosistemas acuáticos de montaña el seguimiento más completo se hizo a una floración prolongada de *Woronichinia fusca* (Skuja) Komárek & Hindák en el humedal Juan Amarillo (Bogotá), entre el 2004 y el 2007 (Zapata, *et al.*, 2009). Pese a la poca profundidad y la alta exposición al viento, en este humedal se presentan valores muy altos de fósforo que promueven el dominio de las cianobacterias. En el embalse La Regadera (Bogotá) se registró el predominio de *Dolichospermum solitarium* (Klebahn) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek durante el periodo de máxima estabilidad térmica en el 2004 (León, *et al.*, 2012).

En cuanto a los ecosistemas marinos, se han reportado floraciones de cianobacterias bénticas y planctónicas en los sistemas de arrecifes de la isla Providencia (Puyana, *et al.*, 2015). En muestreos realizados en el 2009, el 2010 y el 2012, se reportó que las cianobacterias cubrían hasta 4,2 Km² de los complejos de arrecifes, con un cubrimiento entre un 18 y 72 % de los sustratos.

Los otros estudios desarrollados en Colombia corresponden a investigaciones de la dinámica del fitoplancton con predominio del grupo de las cianobacterias en los que se registró algún tipo de floración y se dio cuenta de su rol importante dentro del ecosistema, como es el caso de la Ciénaga Grande de Santa Marta y los humedales de la depresión momposina (De la Hoz, 2004; Plata-Díaz & Pimienta-Rueda, 2011). En el caso de la depresión momposina (departamento de Bolívar) se reportaron algunos humedales con gran abundancia de *C. raciboskii* (Plata-Díaz & Pimienta-Rueda, 2011). Asimismo, en la ciénaga de Ayapel (departamento de Córdoba), en épocas de aguas bajas, las cianobacterias aumentan sus densidades y llegan a formar floraciones, especialmente de *C. raciboskii* y *Planktolyngbya limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg (Jaramillo-Londoño & Aguirre-Ramírez, 2012; Montoya-Moreno & Aguirre, 2013). Otros trabajos se han centrado en identificar las cianobacterias potencialmente tóxicas en los humedales del antiguo delta del río Sinú (Mogollón, *et al.*, 2014), o en sistemas de tratamiento de aguas residuales (Rivera González & Gómez Gómez, 2010).

Discusión y conclusiones

Las floraciones de cianobacterias son un problema que afecta a ecosistemas acuáticos en todo el mundo debido a su estrecha relación con los factores asociados al cambio climático global. Entre estos factores, la eutrofización y el aumento de la temperatura del agua son problemas crecientes en Colombia. Al revisar la distribución espacial de los escasos reportes de la presencia de algas potencialmente formadoras de floraciones tóxicas en el país, estos coinciden con las zonas del país con un mayor índice de presión de fósforo (IDEAM, 2015) en las aguas superficiales (Figura 1). Según el mapa de presión de fósforo, existen muchas áreas con un alto potencial de desarrollo de floraciones algales en las cuencas de los ríos que transcurren a través de áreas urbanas, pero también en áreas de desarrollo agrícola y ganadero.

La temperatura media ambiental en la mayor parte de Colombia es alta, condición que favorece el desarrollo de floraciones en casi todas las tierras bajas del país. No obstante, las zonas de montaña también están expuestas a un gran riesgo debido al aumento proyectado en la temperatura. En la zona andina colombiana, en la franja altitudinal entre los 2.500 y los 3.500 m s.n.m., se espera que en el año 2100 la temperatura aumente entre 3,5 y 4 °C (Bradley, *et al.*, 2006). Cuando se analizan los actuales valores de temperatura del agua superficial de ecosistemas acuáticos de montaña durante el periodo de mayor radiación (Tabla 2), se observa que un incremento de 4 °C podría llevar a que en muchos de ellos se superen los 20 °C. A partir de este valor, muchas de las especies potencialmente generadoras de floraciones tóxicas presentan tasas de crecimiento elevadas y una gran capacidad competitiva.

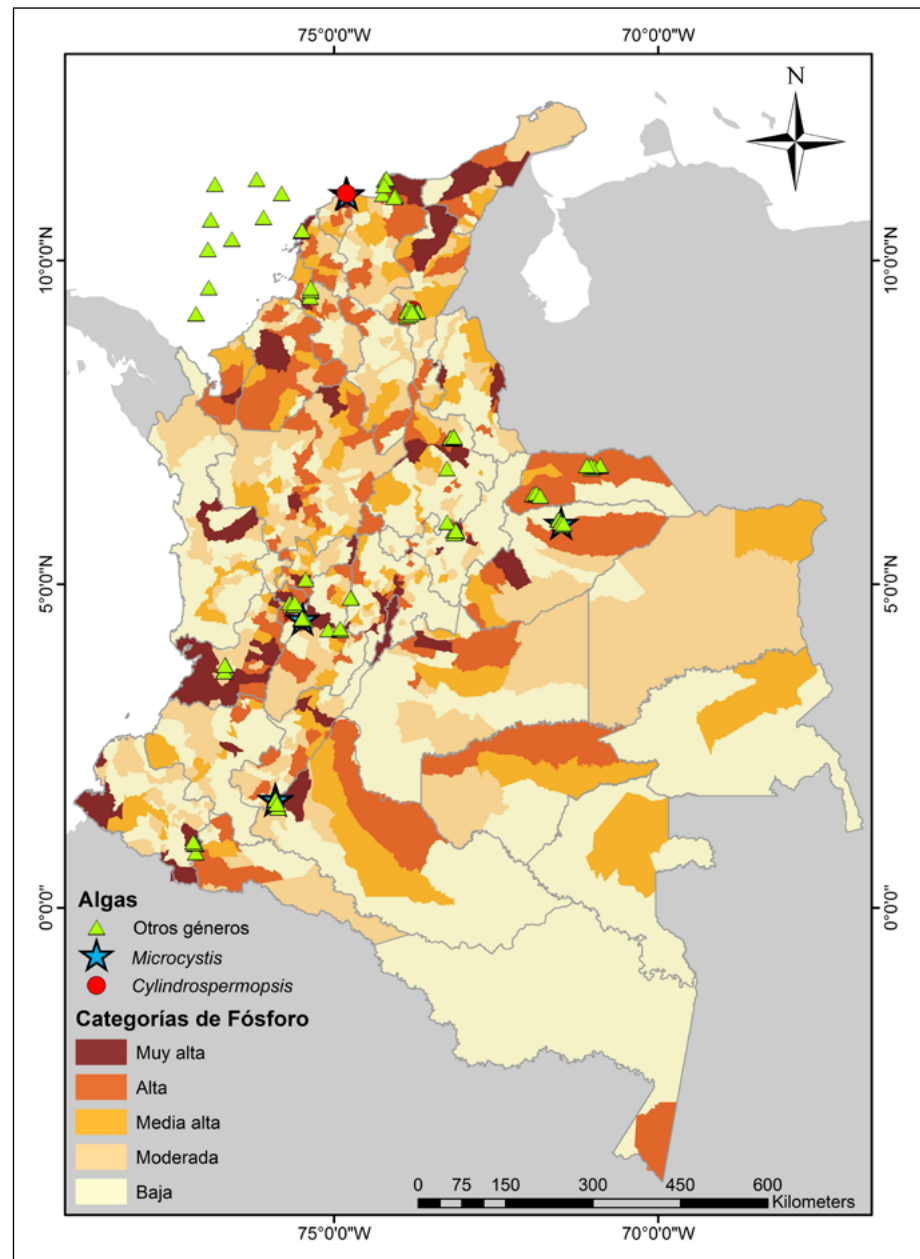


Figura 1. Mapa de presión estimada de fósforo total (adaptado de IDEAM, 2015) con el registro de géneros potencialmente tóxicos presentes en Colombia (*Microcystis*, *Cylindrospermopsis*, *Anabaena*, *Aphanocapsa*, *Leptolyngbya*, *Lyngbya*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Planktothrix*, *Pseudanabaena*, *Raphidiopsis*, *Scytonema*, *Synechococcus*)

Otro aspecto a tener en cuenta es la respuesta de las cianobacterias a la radiación UV. En varios estudios se documenta que la exposición a la radiación UV tiene implicaciones sobre los organismos fotosintéticos, y las cianobacterias han desarrollado diversos mecanismos que les permiten tolerar y sobrevivir a este tipo de estrés, lo que las hace más competitivas en ambientes con alta radiación. Algunas de las estrategias que exhiben incluyen la motilidad, la formación de densas masas, los cambios en su morfología, la síntesis de polisacáridos extracelulares, así como los cambios en su metabolismo para producir moléculas antioxidantes, la síntesis de sustancias de protección como las

micosporinas, scitoneminas, los mecanismos de activación de la reparación del ADN y la síntesis de proteínas, entre otros (Srivastava, *et al.*, 2013; Rastogi, *et al.*, 2014; Rastogi & Madamwar, 2015; Pattanaik, *et al.*, 2007). En el caso de Colombia se debe tener en cuenta que por su ubicación en la zona tropical la incidencia de rayos UV es más alta, especialmente en las zonas de alta montaña (IDEAM, 2017). Estas condiciones podrían favorecer a las cianobacterias con respecto a otros grupos de algas.

El énfasis en el estudio de este tipo de factores contribuirá de manera significativa a entender mejor el comportamiento de las floraciones algales y a crear mejores estrategias de gestión de los ecosistemas afectados. El monitoreo frecuente, o por lo menos un estudio espacialmente amplio sobre la relación entre la calidad del agua y la presencia de cianobacterias en el territorio colombiano, es una prioridad. Las repercusiones de este tipo de floraciones van más allá de la afectación directa del agua destinada al consumo. Las floraciones tóxicas de cianobacterias pueden afectar comunidades de peces y otros organismos y, por ende, la productividad pesquera modificando la estructura trófica de los ecosistemas acuáticos.

Tabla 2. Valores de temperatura máxima superficial del agua registrada en lagos de montaña de la Cordillera Oriental. Valores tomados de varias fuentes: López, *et al.*, 2012; Rivera-Rondón, *et al.*, 2008; Zapata, *et al.*, 2006; Zapata, *et al.*, 2009) y de datos inéditos de los autores

Altitud (m. s.n.m.)	Temperatura máxima (°C)	Sistema	Ubicación	Latitud	Longitud	Año de medición	Mes
2.600	19,0	Humedal Juan Amarillo	Bogotá, D.C	4,8333300	-74,16666	2007	Enero
2.650	20,2	Fúquene	Fúquene, Cundinamarca	5,4652778	-75,77194	2006	Jul-Sept
2.777	18,7	Embalse San Rafael	Cundinamarca	4,7028333	-73,98738	2009	Ene-Mar
2.802	14,4	Laguna La Bolsa	Junín, Cundinamarca	4,7422380	-73,69419	2017	Marzo
2.975	17,8	Embalse Chuza	Bogotá, D.C	4,5729722	-73,70466	2009	Ene-Dic
2.990	17,0	Guatavita	Sesquilé, Cundinamarca	4,9770040	-73,77462	2000	Enero
2.997	18,3	Embalse La Regadera	Bogotá, D.C	4,3846944	-74,16997	2009	Ene-Mar
3.014	14,0	Laguna Tembladares	Junín, Cundinamarca	4,7323740	-73,67012	2017	Marzo
3.015	16,5	Lago de Tota	Aquitania, Boyacá	5,5110300	-72,96628	2017	Abril
3.134	14,5	Laguna Calderona	Ciénega, Boyacá	5,3906630	-73,24370	2017	Marzo
3.146	18,7	Embalse Chisacá	Bogotá, D.C	4,3965833	-74,14233	2009	Ene-Mar
3.212	18,8	Laguna El Mapa	Villapinzón, Cundinamarca	5,2207750	-73,53407	2017	Marzo
3.259	16,2	Laguna Guacheneque	Villapinzón, Cundinamarca	5,2344260	-73,52816	2017	Marzo
3.517	14,1	Laguna del Medio	PNN Chingaza, Cundinamarca	4,5066780	-73,73851	2017	Febrero
3.646	14,7	Laguna Casablanca	PNN Chingaza, Cundinamarca	4,2616900	-74,19596	2017	Febrero
3.715	15,1	Laguna Larga	PNN Sumapaz, Cundinamarca	4,2830300	-74,20039	2017	Febrero
3.745	14,1	Laguna Negra	PNN Sumapaz, Cundinamarca	4,2735500	-74,19914	2017	Febrero
3.799	14,7	Laguna La Colorada	Sogamoso, Boyacá	5,6492810	-7,24E+08	2017	Abril
3.830	16,3	Laguna La Vieja	PNN Sumapaz, Cundinamarca	4,1488300	-74,24635	2017	Febrero

Otro de los problemas que requiere una solución prioritaria es la falta de un sistema de registro de los casos de floraciones. Si bien cada día existe una mayor conciencia sobre los problemas de la calidad del agua en el país, el reconocimiento en los medios de comunicación de los casos de floraciones y la identificación de estas aún es incipiente (**Tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1050/2741>). Debido a las implicaciones en la salud humana en el corto y largo plazo (acumulación de toxinas), la opinión pública debería estar informada; en este sentido, los pequeños acueductos son los más vulnerables por la desinformación. La educación ambiental tiene un papel muy importante frente al cambio climático global. El desarrollo de un protocolo estatal que oriente sobre la identificación de las especies y la evaluación del riesgo de toxicidad podría garantizar un rápido avance en la investigación y el desarrollo de medidas que permitan reducir el impacto de las floraciones, pero, sobre todo, apoyaría la formulación de una política integral del recurso hídrico en Colombia que permita un adecuado manejo de este problema.

Información Suplementaria

Tabla 1S. Información sobre florecimientos de cianobacterias no publicada y reportada en trabajos de pregrado, maestría y doctorado. Ver tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1050/2740>

Tabla 2S. Registro en medios de comunicación escritos de problemas asociados con floraciones algales. Ver tabla 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1050/2741>

Agradecimientos

Al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación of Colombia (Colciencias 50000-050-2016) y la Pontificia Universidad Javeriana (IDPPTA 6789) por la financiación. A Alexander Urbano-Bonilla por el apoyo en la elaboración del mapa.

Contribución de los autores

Los tres autores participaron en el proceso de conceptualización de la revisión, el tratamiento de la información y la escritura del manuscrito.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Almanza, V., Parra, O., De M. Bicudo, C. E., Baeza, C., Beltran, J., Figueroa, R., Urrutia, R.** (2016). Occurrence of toxic blooms of *Microcystis aeruginosa* in a central Chilean (36° Lat. S) urban lake. *Revista Chilena de Historia Natural*. **89** (1): 8. Doi: 10.1186/s40693-016-0057-7
- Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay Neuquén y Negro.** (2014). Protocolo de muestreo para seguimiento y control de floraciones algales aplicable a monitoreos en ambientes lóticos y lénticos de la cuenca. Secretaría de Gestión Ambiental.
- Azevedo, S., Carmichael, W., M Jochimsen, E., L Rinehart, K., Lau, S., Shaw, G., Eaglesham, G.** (2003). Human Intoxication by Microcystins during Renal Dialysis Treatment in Caruaru-Brazil. *Toxicology*. 181-182: 441-446. Doi:10.1016/S0300-483X(02)00491-2
- Bakker, E. S., & Hilt, S.** (2016). Impact of water-level fluctuations on cyanobacterial blooms: Options for management. *Aquatic Ecology*. **50** (3): 485-498. Doi: 10.1007/s10452-015-9556-x
- Ballot, A., Scherer, P. I., Wood, S. A.** (2018). Variability in the anatoxin gene clusters of *Cuspidothrix issatschenkoi* from Germany, New Zealand, China and Japan. *PloS one*. **13** (7): e0200774. Doi: 10.1371/journal.pone.0200774
- Bouaicha, N., Miles, C.O., Beach, D.G., Labidi, Z., Djabri, A., Benayache, N.Y. Nguyen-Qang, T.** (2019). Structural Diversity, Characterization and Toxicology of Microcystins. *Toxins*. **11** (12): 714. Doi:10.3390/toxins11120714

- Bradley, R. S., Vuille, M., Diaz, H. F., Vergara, W.** (2006). Threats to water supplies in the tropical andes. *Science*. **312** (5781): 1755-1756.
- Brasil, J., Attayde, J. L., Vasconcelos, F. R., Dantas, D. D. F., Huszar, V. L. M.** (2016). Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia*. **770** (1): 145-164. Doi:10.1007/s10750-015-2578-5
- Bula, G.** (1985). Florecimientos nocivos de algas verde-azules en dos lagunas del departamento del Magdalena. *Ingen. Pesq.* **5**: 89-99.
- Buratti, F. M., Manganelli, M., Vichi, S., Stefanelli, M., Scardala, S., Testai, E., Funari, E.** (2017). Cyanotoxins: Producing organisms, occurrence, toxicity, mechanism of action and human health toxicological risk evaluation. *Archives of Toxicology*. **91** (3): 1049-1130. Doi:10.1007/s00204-016-1913-6
- Cantoral-Uriza, A., Asencio, A., Aboal, M.** (2017). Cianotoxinas: efectos ambientales y sanitarios. *Medidas de Prevención. Hidrobiológica: [revista del Departamento de Hidrobiología]*. **27**: 241-251.
- Carey, C. C., Ibelings, B. W., Hoffmann, E. P., Hamilton, D. P., Brookes, J. D.** (2012). Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water research*. **46** (5): 1394-1407. Doi: 10.1016/j.watres.2011.12.016
- Carmichael, W. W. & Boyer, G. L.** (2016). Health impacts from cyanobacteria harmful algae blooms: Implications for the North American Great Lakes. *Harmful Algae*. **54**: 194-212. Doi: 10.1016/j.hal.2016.02.002
- Catherine, Q., Susanna, W., Isidora, E.-S., Mark, H., Aurélie, V., Jean-François, H.** (2013). A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria – Ecology, toxin production and risk management. *Water Research*. **47** (15): 5464-5479. Doi: 10.1016/j.watres.2013.06.042
- Chapra, S. C., Boehlert, B., Fant, C., Bierman, V. J., Henderson, J., Mills, D., . . . Paerl, H. W.** (2017). Climate Change Impacts on Harmful Algal Blooms in U.S. Freshwaters: A Screening-Level Assessment. *Environmental Science & Technology*. **51** (16): 8933-8943. Doi: 10.1021/acs.est.7b01498
- Chorus, I. & Bartram, J.** (1999). Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management. World Health Organization.
- Dalu, T. & Wasserman, R. J.** (2018). Cyanobacteria dynamics in a small tropical reservoir: Understanding spatio-temporal variability and influence of environmental variables. *Science of The Total Environment*. **643**: 835-841. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.06.256
- de la Cruz, A. A., Hiskia, A., Kaloudis, T., Chernoff, N., Hill, D., Antoniou, M. G., . . . Dionysiou, D. D.** (2013). A review on cylindrospermopsin: The global occurrence, detection, toxicity and degradation of a potent cyanotoxin. *Environmental Science: Processes & Impacts*. **15** (11): 1979-2003. Doi: 10.1039/C3EM00353A
- De la Hoz, M.** (2004). Dinámica del fitoplancton de la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Bulletin of Marine and Coastal Research*. **33**: 159-179.
- Dörr, F. A., Pinto, E., Soares, R. M., de Oliveira e Azevedo, S. M., F.** (2010). Microcystins in South American aquatic ecosystems: Occurrence, toxicity and toxicological assays. *Toxicon*. **56** (7): 1247-1256. Doi: 10.1016/j.toxicon.2010.03.018
- Duong, T. T., Le, T. P. Q., Pflugmacher, S., Rochelle-Newall, E., Trung Kien, H., Vu, T., . . . Dang, D.** (2013). Seasonal variation of cyanobacteria and microcystins in the Nui Coc Reservoir, Northern Vietnam. *Journal of Applied Phycology*. **25** (4): 1065-1075. Doi: 10.1007/s10811-012-9919-9
- Elliott, J. A.** (2012). Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria. *Water research*. **46** (5): 1364-1371. Doi: 10.1016/j.watres.2011.12.018
- Evangelista, V., Barsanti, L., Frassanito, A. M., Passarelli, V., Gualtieri, P.** (2008). *Algal Toxins: Nature, Occurrence, Effect and Detection*: Springer. p. 398.
- Funari, E., Manganelli, M., Buratti, F. M., Testai, E.** (2017). Cyanobacteria blooms in water: Italian guidelines to assess and manage the risk associated to bathing and recreational activities. *Science of The Total Environment*. **598**: 867-880. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.03.232
- Gilbert, J. J.** (1996). Effect of Temperature on the Response of Planktonic Rotifers to a Toxic Cyanobacterium. *Ecology*. **77** (4): 1174-1180. Doi: 10.2307/2265586
- Hamilton, D. P., Salmaso, N., Paerl, H. W.** (2016). Mitigating harmful cyanobacterial blooms: strategies for control of nitrogen and phosphorus loads. *Aquatic Ecology*. **50** (3): 351-366. Doi:10.1007/s10452-016-9594-z

- Hawkins, P., Runnegar, M., Jackson, A. R. B., Falconer, I.** (1985). Severe hepatotoxicity caused by the tropical cyanobacterium blue-green alga *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju isolated from a domestic water supply reservoir. *Applied and Environmental Microbiology*. **50**: 1292-1295.
- Herrera, N. A., Flórez, M. T., Echeverri, L. F.** (2015). Evaluación preliminar de la reducción de microcistina-LR en muestras de florecimiento a través de sistemas sedimentarios. *Revista internacional de contaminación ambiental*. **31**: 405-414.
- Huber, V., Wagner, C., Gerten, D., Adrian, R.** (2012). To bloom or not to bloom: Contrasting responses of cyanobacteria to recent heat waves explained by critical thresholds of abiotic drivers. *Oecologia*. **169** (1): 245-256. Doi:10.1007/s00442-011-2186-7
- Huisman, J., Codd, G. A., Paerl, H. W., Ibelings, B. W., Verspagen, J. M. H., Visser, P. M.** (2018). Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*. **16** (8): 471-483. Doi:10.1038/s41579-018-0040-1
- Hurtado-Alarcón, J. C. & Polanía-Vorenberg, J.** (2014). Técnicas moleculares para la detección de cianobacterias en los embalses Riogrande II y La Fe, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. **62**: 381-398.
- Ibarra, K., Gómez, M. C., Vilorio, E. A., Arteaga, E., Cuadrado, I., Martínez, M. F., . . . Rueda, M.** (2014). Monitoreo de las condiciones ambientales y los cambios estructurales y funcionales de las comunidades vegetales y de los recursos pesqueros durante la rehabilitación de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Fecha de consulta: 6 de octubre de 2019. Disponible en: <https://www.corpamag.gov.co/archivos/Publicaciones/MonitoreoCondicionesAmbientalesCambiosINVEMAR.pdf>
- IDEAM.** (2015). Estudio Nacional del Agua 2014. Bogotá, D. C: Panamericana Formas e Impresos S.A. p. 496.
- IDEAM.** (2017). Atlas de radiación solar, ultravioleta y ozono de Colombia. Bogotá, D.C. Imprenta Nacional de Colombia. 171. pp. ISSN: 978 958 8067 94 0
- INVEMAR.** (2015a). Concepto Técnico sobre la Mortandad de Peces en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Sector Tasajera), Magdalena, Ocurrida en Junio 2015. CPT-CAM-011-15.
- INVEMAR.** (2015b). Concepto Técnico Sobre Mortandad de Peces en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Sector Caño Grande- Pajarales), Ocurrida en Noviembre de 2015.
- Jaramillo-Londoño, J. C. & Aguirre-Ramírez, N. J.** (2012). Cambios espacio-temporales del plancton en la Ciénaga de Ayapel (Córdoba-Colombia), durante la época de menor nivel del agua. *Caldasia*. **34**: 213-226.
- Jeppesen, E., Brucet, S., Naselli-Flores, L., Papastergiadou, E., Stefanidis, K., Nöges, T., Beklioglu, M.** (2015). Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. *Hydrobiologia*. **750** (1): 201-227. Doi:10.1007/s10750-014-2169-x
- Jöhnk, K. D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P. M., Stroom, J. M.** (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*. **14** (3): 495-512. Doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x
- Kaebnick, M. & Neilan, B.** (2001). Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. *FEMS Microbiology Ecology*. **35**: 1-9. Doi:10.1111/j.1574-6941.2001.tb00782.x
- Kaplan-Levy R.N., Hadas O., Summers M.L., Rücker J., Sukenik A.** (2010). Akinetes: Dormant Cells of Cyanobacteria. In: Lubzens E., Cerda J., Clark M. (eds) *Dormancy and Resistance in Harsh Environments*. Topics in Current Genetics, vol 21. Springer, Berlin, Heidelberg.
- León, N., Rivera-Rondón, C. A., Zapata, A., Jiménez, J., Villamil, W., Arenas, G., Sánchez, T.** (2012). Factors controlling phytoplankton in tropical high-mountain drinking-water reservoirs. *Limnetica*. **31** (2): 305-322.
- Lewis Jr, W. M.** (2000). Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use*. **5** (1): 35-48. Doi:10.1046/j.1440-1770.2000.00091.x
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C., Thomas, M., Yoshiyama, K.** (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*. **653**: 15-28. Doi:10.1007/s10750-010-0341-5
- Mancera, J. E. & Vidal, L. A.** (1994). Florecimiento de microalgas relacionado con mortandad masiva de peces en el complejo lagunar Ciénaga Grande De Santa Marta, Caribe Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR*. **23**: 103-117.
- Marengo, J., Ambrizzi, T., Rocha, R. P., Alves, L., Cuadra, S., Ramírez, V., Santos, D.** (2010). Future change of climate in South America in the late XXI century: Intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Clim. Dyn.* **35**: 1073-1097.

- McGregor, G. B., Stewart, I., Sendall, B. C., Sadler, R., Reardon, K., Carter, S., . . . Wickramasinghe, W.** (2012). First report of a toxic *Nodularia spumigena* (Nostocales/Cyanobacteria) bloom in sub-tropical Australia. I. Phycological and public health investigations. *International Journal of Environmental Research And Public Health*. **9** (7): 2396-2411. Doi:10.3390/ijerph9072396
- Mendoza, L.** (2016). El género *Sphaerocavum* y dominancia de *S. brasiliense* y *Microcystis wesenbergii* (Microcystaceae, Cyanophyceae) en la floración algal de la laguna Huacachina, Perú. *Revista Peruana de Biología*. **23**: 53-60. Doi:10.15381/rpb.v23i1.11835
- Mercado, J. E.** (1971). Inventario preliminar de la fauna y flora de la Ciénaga a Grande de Santa Marta. Proyecto para el Desarrollo de la Pesca Marítima en Colombia (INDERENA-PNUD-FAO), CIP. Cartagena. 8 p.
- Merel, S., Walker, D., Chicana, R., Snyder, S., Baurès, E., Thomas, O.** (2013). State of knowledge and concerns on cyanobacterial blooms and cyanotoxins. *Environment International*. **59**: 303-327. Doi: 10.1016/j.envint.2013.06.013
- Mihaljević, M. & Stević, F.** (2011). Cyanobacterial blooms in a temperate river-floodplain ecosystem: the importance of hydrological extremes. *Aquatic Ecology*. **45** (3): 335-349. Doi:10.1007/s10452-011-9357-9
- Mogollón, M., Aycardi, M., Galeano, J., Villalobos, J., Arango, C.** (2014). variación espacio-temporal de las cianoprocariotas del antiguo delta del río Sinú, Córdoba, Colombia. *Revista Intropica*. **9**: 92-101.
- Montoya-Moreno, Y. & Aguirre, N.** (2013). Dinámica del ensamblaje algal epifítico en el sistema de planos inundables de ayapel a través del pulso de inundación. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. **16**: 491-500.
- Moss, B., Erik, b., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Torben, b., Lauridsen, T., Liu, Z.** (2013). Nitrogen, macrophytes, shallow lakes and nutrient limitation: Resolution of a current controversy? *Hydrobiologia*. **710**: 3-21. Doi: 10.1007/s10750-012-1033-0
- Mowe, M., Mitrovic, S., Lim, R., Furey, A., Yeo, D.** (2015). Tropical cyanobacterial blooms: A review of prevalence, problem taxa, toxins and influencing environmental factors. *Journal of Limnology*. **74** (2): 205-224. Doi: 10.4081/jlimnol.2014.1005
- Ndlela, L.** (2016). An overview of cyanobacterial bloom occurrences and research in Africa over the last decade. *Harmful Algae*. **60**: 11-26. Doi: 10.1016/j.hal.2016.10.001
- Newell, R. I. E.** (2004). Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research*. **23**: 51-61.
- O'Neil, J. M., Davis, T. W., Burford, M. A., Gobler, C. J.** (2012). The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*. **14**: 313-334. Doi: 10.1016/j.hal.2011.10.027
- Paerl, H.** (2014). Mitigating Harmful Cyanobacterial Blooms in a Human- and Climatically-Impacted World. *Life* (Basel, Switzerland). **4**: 988-1012. Doi: 10.3390/life4040988
- Paerl, H. & Huisman, J.** (2008). Blooms Like It Hot. *Science* (New York, N.Y.). **320**: 57-58. Doi: 10.1126/science.1155398
- Paerl, H., & Huisman, J.** (2009). Climate Change: A Catalyst for Global Expansion of Harmful Cyanobacterial Blooms. *Environmental Microbiology Reports*. **1**: 27-37. Doi: 10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x
- Paerl, H. & Otten, T.** (2013). Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*. **65**: 995-1010. Doi: 10.1007/s00248-012-0159-y
- Paerl, H. & Paul, V. J.** (2012). Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*. **46** (5): 1349-1363. Doi: 10.1016/j.watres.2011.08.002
- Palacio Gómez, K., Hernández Atilano, E., Peñuela Mesa, G., Aguirre Ramírez, N., Vélez Macías, F.** (2019). Características morfológicas de las cianobacterias y fitoplancton dominante en embalses de Antioquia: un enfoque basado en el biovolumen. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. **22** (2): e1306. Doi: 10.31910/rudca.v22.n2.2019.1306
- Palacio, H. M., Palacio, J. A., Echenique, R. O., Sant'Anna, C. L., Ramírez, J. J.** (2015). *Dolichospermum lemmermannii* (Cyanobacteria): A temperate species in a neotropical, eutrophic reservoir. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. **50** (3): 309-321.
- Palacio, H. M., Ramírez, J. J., Echenique, R. O., Palacio, J. A., Sant'anna, C. L.** (2015). Floristic composition of cyanobacteria in a neotropical, eutrophic reservoir. *Revista Brasileira de Botânica*. **38** (4): 865-876. Doi: 10.1007/s40415-015-0185-3
- Paterson, A. M., Rühland, K. M., Anstey, C. V., Smol, J. P.** (2017). Climate as a driver of increasing algal production in Lake of the Woods, Ontario, Canada. *Lake and Reservoir Management*. **33** (4): 403-414. Doi: 10.1080/10402381.2017.1379574

- Pattanaik B., Schumann R., Karsten U.** (2007). Effects of Ultraviolet Radiation on Cyanobacteria and their Protective Mechanisms. In: Seckbach J. (eds) *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, vol 11. Springer, Dordrecht.
- Peperzak, L.** (2003). Climate change and harmful algal blooms in the North Sea. *Acta Oecologia*. **24**: S139-S144. Doi: 10.1016/S1146-609X(03)00009-2
- Petcheneshsky, T., Aguilera, A., Amé María, V., Andrinolo, D., Bauzá, L., Benítez, R., . . . Wunderlin, D. A.** (2017). Cianobacterias como determinantes ambientales de la salud. In L. Giannuzzi, T. Petcheneshsky, & M. Hansen (Series Eds.). p. 258. Fecha de consulta: 18 de septiembre de 2019. Disponible en: http://www.msal.gov.ar/images/stories/bes/graficos/0000000334cnt-Ciano_2017.pdf
- Pick, F. R.** (2016). Blooming algae: A Canadian perspective on the rise of toxic cyanobacteria. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **73** (7): 1149-1158. Doi: 10.1139/cjfas-2015-0470
- Plata-Díaz, Y. & Pimienta-Rueda, A.-L.** (2011). Factors Determining The Phytoplankton Variability In The Swamps Of The Momposina Depression (Colombia). *CT&F - Ciencia, Tecnología y Futuro*. **4**: 105-122.
- Puyana, M., Acosta, A., Bernal-Sotelo, K., Velásquez-Rodríguez, T., Ramos, F.** (2015). Spatial scale of cyanobacterial blooms in Old Providence Island, Colombian Caribbean. *Universitas Scientiarum*. **20**: 83-105.
- Rastogi, R. P., Madamwar, D., Incharoensakdi, A.** (2015). Bloom Dynamics of Cyanobacteria and Their Toxins: Environmental Health Impacts and Mitigation Strategies. *Frontiers in Microbiology*. **6**: 1254. Doi: 10.3389/fmicb.2015.01254
- Rastogi, P. R. & Madamwar, D.** (2015) UV-Induced Oxidative Stress in Cyanobacteria: How Life is able to Survive? *Biochemistry & Analytical Biochemistry*. **4**: 173. Doi: 10.4172/2161-1009.1000173
- Rastogi, P.R., Sinha, R.P., HyunMoh, S., Lee, T.K., Kottuparambil, S., Kim, Y.J., ... Han, T.** (2014). Ultraviolet radiation and cyanobacteria. *Journal of Photochemistry and Photobiology B Biology*. **141**: 154-169. Doi: 10.1016/j.jphotobiol.2014.09.020
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S.** (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. **24** (5): 417-428.
- Rigosi, A., Carey, C. C., Ibelings, B. W., Brookes, J. D.** (2014). The interaction between climate warming and eutrophication to promote cyanobacteria is dependent on trophic state and varies among taxa. *Limnology and Oceanography*. **59** (1): 99-114. Doi: 10.4319/lo.2014.59.1.0099
- Rivera-Rondón, C. A., Prada-Pedrerros, S., Galindo, D., Maldonado-Ocampo, J. A.** (2008). Effects of aquatic vegetation on the spatial distribution of *Grundulus bogotensis*, Humboldt 1821 (Characiformes: Characidae). *Caldasia*. **30** (1): 135-150.
- Rivera Gonzalez, M. & Gómez Gómez, L.** (2010). Identificación de cianobacterias potencialmente productoras de cianotoxinas en la curva de Salguero del río Cesar. *Luna Azul*. **31**: 17-25.
- Roegner, A. F., Brena, B., González-Sapienza, G., Puschner, B.** (2014). Microcystins in potable surface waters: Toxic effects and removal strategies. *Journal of Applied Toxicology*. **34** (5): 441-457. Doi: 10.1002/jat.2920
- Romo, S., Soria, J., Del Campo, F., Ouahid Benkaddour, Y., Barón-Sola, Á.** (2012). Water residence time and the dynamics of toxic cyanobacteria. *Fresh Water Biology*. **58**: 1420-1429. Doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02734.x
- Sarmento, H., Amado, A., Descy, J.-P.** (2013). Climate change in tropical fresh waters (comment on the paper 'Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time' by de Senerpont Domis, *et al.*). *Freshwater Biology*. **58**: 1-3. Doi:10.1111/fwb.12140
- Scholz, S., Esterhuizen-Londt, M., Pflugmacher, S.** (2017). Rise of toxic cyanobacterial blooms in temperate freshwater lakes: Causes, correlations and possible countermeasures. *Toxicological & Environmental Chemistry*. **99**: 1-58. Doi: 10.1080/02772248.2016.1269332
- Silva, M. O. D., Blom, J. F., Yankova, Y., Villiger, J., Pernthaler, J.** (2018). Priming of microbial microcystin degradation in biomass-fed gravity driven membrane filtration biofilms. *Systematic and Applied Microbiology*. **41** (3): 221-231. Doi: 10.1016/j.syapm.2017.11.009
- Soares, M. C. S., Huszar, V. L. M., Miranda, M. N., Mello, M. M., Roland, F., Lürling, M.** (2013). Cyanobacterial dominance in Brazil: Distribution and environmental preferences. *Hydrobiologia*. **717** (1): 1-12. Doi: 10.1007/s10750-013-1562-1
- Srivastava, A. K., Rai, A. N., Neilan, B. A.** (2013). *Stress Biology of Cyanobacteria: Molecular Mechanisms to Cellular Responses*. CRC Press, Boca Raton, FL. p. 375.

- Sukenik, A., Hadas, O., Kaplan, A., Quesada, A.** (2012). Invasion of Nostocales (cyanobacteria) to Subtropical and Temperate Freshwater Lakes - Physiological, Regional, and Global Driving Forces. *Frontiers in Microbiology*. **3**: 86-86. Doi: 10.3389/fmicb.2012.00086
- Sukenik, A., Quesada, A., Salmaso, N.** (2015). Global expansion of toxic and non-toxic cyanobacteria: Effect on ecosystem functioning. *Biodiversity and Conservation*. **24** (4): 889-908. Doi:10.1007/s10531-015-0905-9
- Svrcek, C. & W Smith, D.** (2004). Cyanobacteria toxins and the current state of knowledge on water treatment options: A review. *Journal of Environmental Engineering and Science*. **3**: 155-185. Doi: 10.1139/s04-010
- Testai, E., Scardala, S., Vichi, S., Buratti, F. M., Funari, E.** (2016). Risk to human health associated with the environmental occurrence of cyanobacterial neurotoxic alkaloids anatoxins and saxitoxins. *Critical Reviews in Toxicology*. **46**(5): 385-419. Doi: 10.3109/10408444.2015.1137865
- UNESCO.** (2009). *Cianobacterias Planctónicas del Uruguay Manual para la identificación y medidas de gestión* (978-92-9089-138-3). Fecha de consulta: 1 de agosto de 2019. Disponible en: <http://limno.fcien.edu.uy/divulgacion/manual.de.cianobacterias.pdf>
- Vela, L., Sevilla, E., Martín, B., Pellicer, S., Bes, M. T., Fillat, M. F., & Peleato, M. L.** (2007). Las microcistinas. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza*. **62**: 135-146.
- Visser, P., Verspagen, J., Sandrini, G., J. Stal, L., Matthijs, H., Davis, T., . . . Huisman, J.** (2016). How rising CO2 and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae*. **54**: 145-159. Doi: 10.1016/j.hal.2015.12.006
- Wagner, C. & Adrian, R.** (2009). Cyanobacteria dominance: Quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography*. **54** (6part2): 2460-2468. Doi: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2460
- Zaccaroni, A. & Scaravelli, D.** (2008). *Toxicity of Fresh Water Algal Toxins to Humans and Animals Algal toxins: Nature, Occurrence, Effect and Detection*. Dordrecht: Springer Netherlands. pp. 45-89.
- Zapata, A., Rivera Rondón, C. A., Donato, J.** (2006). Dynamics of photosynthetic pigments in an Andean lake in Colombia. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*. **11** (1): 29-38. Doi: 10.1111/j.1440-1770.2006.00288.x
- Zapata, A., Rivera Rondón, C. A., Páez, V., Pedraza Garzón, E., García, R.** (2009). Factors controlling continual cyanobacterial bloom in a tropical urban wetland. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. **30**: 813-816. Doi:10.1080/03680770.2009.11902244