

Consideraciones generales de Cyanobacteria: aspectos ecológicos y taxonómicos

Anabella Aguilera y Ricardo Omar Echenique

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Resumen

Las Cyanobacteria, Cyanophyta, Cyanoprokaryota o algas verde-azules, constituyen un grupo de organismos que poseen características propias de bacterias así como de las algas y plantas eucariotas. Algunas especies son consideradas beneficiosas para el hombre por sus diversas aplicaciones biotecnológicas, mientras que otras son conocidas por sus aspectos perjudiciales dada su capacidad para sintetizar y liberar cianotoxinas, o por alterar las características organolépticas del agua. En ciertas ocasiones, las poblaciones de cianobacterias crecen masivamente. Cuando este tipo de fenómenos son protagonizados por una o pocas especies, el suceso recibe el nombre de “floración algal” o “bloom”, el cual trae aparejado una serie de impactos ambientales y constituyen, además, un alto riesgo para el hombre. En este capítulo se describen los aspectos morfológicos, fisiológicos y ecológicos de los representantes de este grupo, se consideran los aspectos taxonómicos, y se caracterizan los géneros potencialmente tóxicos presentes en Argentina.

Palabras clave: Cyanobacteria, floración algal, eutrofización, taxonomía, cianotoxinas.

1. Introducción

El presente capítulo se divide en dos partes. La primera presenta una breve caracterización de las cianobacterias, se presenta una introducción a la problemática de las floraciones nocivas en ambientes acuáticos continentales y se describen brevemente los impactos que éstas tienen sobre el humano y la biota asociada a los cuerpos de agua afectados. La segunda parte enfoca los aspectos taxonómicos de este grupo, con énfasis en los caracteres diagnósticos utilizados en la identificación de cianobacterias presentes en muestras de agua. Se enlistan y describen los principales géneros toxígenos registrados en la República Argentina, destacando sus principales características y aspectos toxicológicos.

2. Caracterización general de las cianobacterias

Las Cyanobacteria, Cyanophyta, Cyanoprokaryota o comúnmente algas verde-azules, constituyen uno de los grupos más fascinantes y exitosos que habitan el planeta tierra.

Su origen se remonta al Precámbrico temprano, hace alrededor de 3000 a 3500 millones de años, y dada su actividad fotosintética con liberación de oxígeno, se las considera responsables de haber dado origen a la atmósfera oxidante que hoy conocemos (1, 2).

Las cianobacterias son bacterias procariotas que presentan el mismo aparato fotosintético de las algas eucariotas y de las plantas superiores, incluyendo los dos fotosistemas y la presencia de clorofila-a. Se asume que los cloroplastos de los grupos eucariotas derivan de las cianobacterias, como resultado del establecimiento de relaciones simbióticas en el pasado (3).

La mayoría de los representantes del grupo son de vida libre, encontrándose principalmente en ambientes acuáticos continentales y marinos; aunque también habitan los terrestres. El grupo se reconoce por su habilidad para establecerse en ambientes extremos, habitando sistemas hipersalinos, aguas termales (hasta 80°C) e incluso regiones polares, a varios grados bajo cero. Tienen la habilidad de sobrevivir a largos períodos de desecación y algunas especies producen una vaina pigmentaria externa que les permite sobrevivir en ambientes de alta radiación UV (2, 4, 5). Las cianobacterias participan en la formación de estromatolitos (fósiles y actuales) y son los únicos organismos fotoautotróficos que presentan mecanismos y adaptaciones para la fijación de nitrógeno atmosférico (6).

Bajo determinadas condiciones ambientales, algunas cianobacterias tienen la capacidad de originar “floraciones algales”, proliferaciones masivas protagonizadas por una o pocas especies que dominan el fitoplancton (7). En algunos casos las floraciones son acompañadas por la síntesis y liberación de compuestos tóxicos que reciben el nombre general de *cianotoxinas* (8), así como de compuestos volátiles (geosmina, β metilisborneol, etc.) que alteran las características organolépticas del agua (9). Todos estos metabolitos secundarios representan un serio riesgo para el hombre y para la biota asociada a los cuerpos de agua afectados (10).

Por último, este grupo de microalgas recibe una significativa atención dado que sus representantes producen una importante cantidad de compuestos que presentan un gran potencial para aplicaciones biotecnológicas (11).

2.1. Usos y aplicaciones biotecnológicas de las cianobacterias

Existe un interés creciente por el desarrollo de técnicas eficientes en el cultivo de microalgas y cianobacterias, debido a que son una fuente de sustancias de uso industrial y farmacológico de gran valor económico; tales como clorofila, carotenoides, ficobiliproteínas, proteínas, exopolisacáridos y otros metabolitos biológicamente activos (11).

Muchos de los compuestos obtenidos a partir de las cianobacterias tienen propiedades antibióticas y actividad antimicrobiana. Algunas especies contienen proteínas como la cyanovirina-N. Este compuesto se encuentra bajo investigación dada su potencial aplicación como agente antiviral ya que muestra actividad contra el HIV (12).

Las cianobacterias constituyen una fuente excelente de aminoácidos, vitaminas, enzimas y ácidos grasos poliinsaturados, por lo que son utilizadas como suplemento dietario. *Arthrospira* (Spirulina) es colectada y consumida por poblaciones en la vecindad del lago Chad (África), así como por antiguos pobladores del valle de México cercanos al lago Texcoco. Los análisis bioquímicos de *Spirulina* revelan que más del 50% del peso está constituido por proteínas que contienen altos niveles de la mayoría de los aminoácidos esenciales (4, 13, 14, 15). *Nostoc* es utilizado como suplemento dietario común en comunidades nativas de Tailandia, Perú, Bolivia, China, Ecuador, Fiji, Java, Japón, Mongolia y Siberia, donde se aprecian sus grandes propiedades nutricionales y su alto contenido proteico. Asimismo, la biomasa cianobacteriana se emplea para la alimentación de peces, crustáceos, aves de corral y ganado (11, 16, 15).

Cepas de especies pertenecientes al género *Aphanizomenon*, utilizadas como alimento y suplemento dietario, generan un importante riesgo ya que podría contener alguna cepa toxigénica, tal como ya fue registrado en el lago Klamath, Canadá (17, 18, 19).

Las cianobacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico tienen especial importancia por su empleo como biofertilizantes. Los arrozales asiáticos mantienen su productividad sin el uso de fertilizantes desde hace siglos dada la presencia de cianobacterias con heterocistos (15).

La crisis energética-ambiental actual demanda la búsqueda y desarrollo de fuentes de energía alternativas al uso de combustibles fósiles. Una de las alternativas es la obtención de biodiesel; combustible producido a

partir de aceites provenientes de plantas oleaginosas. En contraste con el petrodiesel, el biodiesel es una fuente de energía renovable y biodegradable que además produce menos emisiones indeseables durante su combustión. El cultivo de cianobacterias para la producción de este combustible es una alternativa ventajosa ya que poseen un elevado contenido de lípidos, presentan una alta tasa de crecimiento y prosperan en aguas marinas, dulces, salobres y residuales. La utilización de microalgas en lugar de oleaginosas reduce significativamente el uso de enormes extensiones de terreno fértil y es posible, además, obtener subproductos (proteína, carbohidratos, biopolímeros, pigmentos, biogás, etc.) a partir de la biomasa microalgal residual (20). Por otro lado, se ha logrado fotoproducir combustibles como el hidrógeno (H_2) y compuestos químicos reducidos, como el $NADPH_2$, a partir de cianobacterias heterocisténeas, como *Anabaena azollae*. La fotoproducción de H_2 es posible ya que la enzima nitrogenasa presente en los heterocistos tiene actividad hidrogenasa, además de reducir el nitrógeno atmosférico (N_2) a amonio (NH_4^+) (15).

Sin embargo, algunas cianobacterias son conocidas por sus aspectos perjudiciales, destacándose su potencial capacidad de generar cianotoxinas y de ocasionar alteraciones de las características organolépticas del agua por liberación de metabolitos volátiles.

2.2. Floraciones de Cyanobacteria

Bajo ciertas circunstancias, las cianobacterias crecen en forma exponencial aumentando su biomasa en valores significativos con respecto a la concentración original. Cuando este tipo de proliferaciones son protagonizadas por una o pocas especies, el fenómeno recibe el nombre de “floración algal” (en inglés: *algal bloom*) (21).

El fenómeno puede desencadenarse en pocas horas o varios días y puede desaparecer rápidamente o permanecer por períodos prolongados. En muchos casos, las floraciones se reconocen a simple vista porque el agua se colorea. Las acumulaciones superficiales suelen lucir como una capa de pintura de color azul-verdoso, rojizo y hasta negruzco. Sin embargo, no siempre las floraciones son visibles, ya que algunas poblaciones pueden presentarse dispersas en toda la masa de agua o concentrarse a cierta profundidad, por lo que no resultan evidentes (22).

Se han realizado investigaciones tanto a campo como en laboratorio a fin de determinar la dinámica de las floraciones, así como de los factores que desencadenan su inicio y la producción de toxinas (23, 24, 25, 26). Dado que una floración algal es un fenómeno complejo, los mecanismos que influyen en su iniciación y desarrollo son diversos e implican la interacción de factores biológicos, físicos y químicos.

Ciertas condiciones fisicoquímicas favorecen el establecimiento y la proliferación de las cianobacterias. Generalmente, altas concentraciones de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo), temperaturas elevadas, buena disponibilidad lumínica, baja turbulencia, ausencia de vientos y la estratificación del cuerpo de agua, se relacionan con el desarrollo de las floraciones (21). El capítulo 5 ofrece una revisión de los factores ambientales y antropogénicos que influyen en el desarrollo de floraciones.

En cuanto a los factores biológicos, la proliferación desmedida de las especies fitoplanctónicas depende de su capacidad para utilizar los recursos disponibles y minimizar las pérdidas de biomasa (27). En el caso particular de las cianobacterias, la flexibilidad morfológica y fisiológica de algunos de los representantes de este grupo las hace competitivamente más exitosas frente a otros grupos de microalgas (28).

La creciente eutrofización “cultural” (ver cuadro 1) de los cuerpos de agua producto de las actividades humanas, se considera una de las principales y más importantes causas del incremento de las floraciones algales nocivas a nivel mundial (29). El reconocimiento de los fenómenos de eutrofización como problema asociado a la contaminación se inició aproximadamente en la década de 1950 y tiempo después se encontró una relación entre la eutrofización y la proliferación masiva de Cyanobacteria planctónicas (21).

Las floraciones de cianobacterias se han convertido en un serio problema a nivel mundial cuya remediación no es simple en lo absoluto. Es evidente que es necesaria una disminución en la contaminación de los cuerpos de agua y la restauración de los mismos a fin de evitar o reducir los fenómenos de eutrofización. Es de suma importancia, asimismo, el desarrollo de métodos para combatir el crecimiento de las cianobacterias en los cuerpos de agua afectados. Una revisión actualizada de los métodos de control de floraciones de cianobacterias en lagos y embalses se presenta en el capítulo 8.

2.3. Eutrofización natural y artificial: efectos sobre los ecosistemas acuáticos continentales

En ecología se utiliza el término “eutrófico” para describir sistemas biológicos en los cuales existe un alto ingreso de nutrientes limitantes, lo que desencadena un alto nivel de producción primaria. El término “oligotrófico” describe justamente lo contrario, una condición de baja concentración de nutrientes. Los mismos conceptos se aplican para los sistemas de agua dulce, donde los cuerpos que reciben una carga de nutrientes relativamente alta se denominan eutróficos (30).

Muchas son las variables que actúan de manera combinada desencadenando e incidiendo en los procesos de eutrofización. Se destacan el clima, las características geológicas e hidrológicas del sistema, la morfometría del limnotopo, la transparencia del agua debida a material inorgánico en suspensión, el tiempo de residencia del agua y la dinámica interna de nutrientes. Sin embargo, la causa primaria que desencadena el pasaje de un estado oligotrófico a uno eutrófico es el aporte de nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno en una tasa mayor a la que el sistema acuático puede procesar (31).

El término “eutrofización artificial” o “cultural”, hace referencia a los procesos de eutrofización acelerados o iniciados por el impacto antrópico. Poblaciones humanas en grandes asentamientos generan descargas puntuales de desechos orgánicos domésticos y urbanos. Muchos procesos industriales generan residuos que incrementan la carga de nutrientes así como las actividades agrícola-ganaderas generan aportes difusos por escorrentía o por aerolitos, aportados por acción del viento (30, 31).

La eutrofización conduce gradualmente al incremento de la productividad general del ecosistema acuático. Asimismo, las cadenas tróficas se alteran significativamente, se generan malos olores por falta de oxígeno y mortandad de peces. Esto provoca una alteración y deterioro general de la calidad de agua lo que conlleva a la disminución de la biodiversidad. En este escenario, es frecuente la aparición de floraciones de cianobacterias, en muchos casos constituidas por géneros nocivos, con todos los problemas y riesgos sanitarios que esto trae aparejado (23, 32).

La creciente eutrofización de los cuerpos de agua producto de las actividades humanas, se considera como una de las principales y más importantes causas del incremento de las floraciones algales nocivas a nivel mundial (29).

2.4. Impactos de las floraciones

Las floraciones algales tienen un amplio rango de impactos sanitarios, económicos y ambientales. En general, resultan de alto riesgo para los seres humanos vía aguas recreacionales o agua de consumo dada la potencial producción y liberación de compuestos tóxicos de diversa naturaleza química que reciben el nombre general de cianotoxinas. Las mismas se clasifican por su efecto sobre la biota en hepatototoxinas, como las *microcystinas*, *nodularina* y *cylindrospermopsina*, neurotoxinas, como *saxitoxinas* y *anatoxinas*, y dermatotoxinas como *lipopolisacáridos* (10, 21). En capítulo 2 y 3, se presenta una revisión de las cianotoxinas y su efecto sobre la salud humana.

Algunas especies liberan compuestos volátiles (geosmina, β metilisoborneol, etc.) que alteran significativamente las características organolépticas del agua al generar olores y sabores desagradables (9). En

ocasiones son causantes de trastornos respiratorios y digestivos en personas sensibles (33). Los problemas sanitarios generados por la presencia de toxinas y compuestos volátiles se informan a nivel mundial y el gran número de casos indica que las floraciones algales nocivas son fenómenos muy frecuentes (34).

Otros impactos incluyen la pérdida de los espacios de recreación, de recursos pesqueros y significativos incrementos en los costos de tratamiento del agua destinada al consumo humano. Por otro lado, se altera el equilibrio acuático, lo que muchas veces desencadena cambios importantes en las cadenas tróficas y una disminución de la biodiversidad (22, 35). Una revisión del efecto de las floraciones sobre los ecosistemas acuáticos se desarrolla en el capítulo 6.

2.5. Características morfo-fisiológicas de las cianobacterias que contribuyen al desarrollo de floraciones

Entre las principales características que promueven el predominio de este grupo se destaca la presencia de pigmentos accesorios, ficobilinas y carotenoides, los cuales permiten a las cianobacterias extender el rango de absorción lumínica que pueden utilizar para los procesos fotosintéticos. De esta manera, logran crecer en condiciones de luz que no son óptimas para el resto de los componentes del fitoplancton. Por otro lado, tienen la capacidad de modificar la proporción de estos pigmentos ante cambios en la calidad lumínica (27). Este ajuste fenotípico, denominado fotoaclimatación, no sólo maximiza la tasa fotosintética sino que también protege a las células contra el daño producido por un exceso de energía. Se previene, de esta manera, la formación de radicales libres de oxígeno, que podrían ocasionar daños irreparables en lípidos, proteínas y otras moléculas (2).

Una gran cantidad de cianobacterias planctónicas presentan vesículas de gas o aerotopos que les permiten regular su posición en la columna de agua, prolongando así su permanencia en la zona eufótica donde se dan las condiciones óptimas de irradiancia. El factor que regula este mecanismo de flotabilidad es la luz. Condiciones de baja irradiancia promueven la formación de las vesículas, lo que provoca que el citoplasma se torne menos denso que el medio y que el organismo tienda a flotar. Tras el aumento de las tasas fotosintéticas por la exposición a la luz, la cantidad de metabolitos fotosintéticos en el citoplasma aumenta también. Ante esto, asciende la presión intracelular provocando el colapso de algunas vesículas y el consiguiente hundimiento de los individuos. En zonas de intensidad lumínica intermedia, se logra la flotación neutra por medio de acumulación de polímeros de alto peso molecular. Finalmente, la disminución de la irradiancia promueve la formación de nuevas vesículas de gas con las cuales los organismos alcanzan nuevamente la superficie (2; 27). Algunos autores han sugerido que con este tipo de regulación se evita también la exposición prolongada a altas radiaciones potencialmente dañinas, y también se favorecería el acceso a zonas ricas en nutrientes durante la noche (36).

2.6. Floraciones en Argentina: antecedentes

La primera referencia mundial relacionada con los aspectos nocivos de cianobacterias en ambientes acuáticos continentales data del año 1878 en lago Alexandrina (Australia). En esa oportunidad, se registró una importante mortandad de animales (vacas, caballos, ovejas, cerdos, entre otros) tras la ingesta de agua del lago, donde se desarrollaba una floración de *Nodularia spumigena* (24).

Las intoxicaciones de poblaciones humanas ocasionadas por ingesta de agua con cianotoxinas han sido descritas en países como Australia, Inglaterra, China y Sudáfrica (17). El primer registro de muertes de personas ocurrió en 1996, en una clínica de la ciudad de Caruaru (Brasil). En esa ocasión, 130 pacientes renales crónicos presentaron un cuadro clínico compatible con una grave hepatotoxicosis luego de ser sometidos a sesiones de hemodiálisis. Del total, aproximadamente 60 pacientes fallecieron antes de los 10 meses posteriores al inicio de los síntomas. Los análisis confirmaron la presencia de microcystinas en muestras de sangre e hígado de los pacientes intoxicados y el contenido de microcystinas y cylindrospermopsinas en

el carbón activado utilizado en el sistema de purificación del agua de la clínica. Los análisis del fitoplancton del embalse que proveía de agua a la clínica indicaron un significativo predominio de especies de cianobacterias toxígenas (39, 40, 41, 42). En el capítulo 3 se describen una serie de casos de intoxicación humana por exposición a cianotoxinas, registrados en diferentes partes del mundo.

En la Argentina, el primer evento documentado hace referencia a la muerte de animales en la laguna Bedetti (Santo Tomé, Santa Fe) en el año 1944. Tras la ingesta de agua en la que se estaba desarrollando una floración de una especie indeterminada del género *Anabaena* (probablemente *Sphaerospermopsis (Anabaena) torques-reginae*), murieron aproximadamente 1000 patos de granja y una serie de animales silvestres. Ensayos toxicológicos realizados con agua de la laguna a patos sobrevivientes provenientes del mismo criadero confirmaron la presencia de sustancias nocivas en el medio. Se efectuaron ensayos agudos complementarios en palmípedos, cobayos, gallináceos, batracios e incluso en peces, en los que se verificó la muerte de los animales testeados. No fueron aisladas ni analizadas las toxinas presentes en la laguna. No obstante, en virtud del comportamiento de los animales ensayados se consideró altamente probable que las muertes hubiesen sido consecuencia de neurotoxinas generadas por *Sphaerospermopsis* (43).

Posteriormente, se informó una importante mortandad de peces asociada a una floración en la laguna del Monte (Buenos Aires) en el año 1954. En esta ocasión, los análisis fitoplanctónicos confirmaron que el fenómeno había sido producido por las especies *Microcystis (Polycystis) flos-aquae*, *Dolichospermum (Anabaena) circinalis* y *D. inaequalis*, todas ellas cianobacterias tóxicas (44).

Desde entonces, y principalmente en las últimas décadas, se han registrado sucesos similares en ríos, lagos, lagunas costeras y estuarios de todo el país, evidenciándose la extensión geográfica de esta problemática. Se ha detectado un incremento tanto en el número de especies responsables como en la frecuencia e intensidad de los eventos nocivos.

En nuestro país, los géneros más comúnmente asociados con el desarrollo de floraciones tóxicas son *Microcystis* y *Dolichospermum (ex Anabaena)*, mientras que las cianotoxinas mayormente citadas son las microcystinas (32, 45). Recientemente se detectó la presencia de neurotoxinas (saxitoxinas: decarbamil saxitoxinas, neosaxitoxinas y 1 y 5 gonyautoxinas), en muestras colectadas en el Río Salado (Provincia del Chaco), donde los géneros predominantes fueron *Raphidiopsis*, *Planktothrix* y *Cylindrospermopsis* (46).

3. Aspectos taxonómicos e identificación de cianobacterias

3.1. Clasificación de las cianobacterias

La clasificación biológica incluye una serie de niveles o rangos subordinados, denominados categorías taxonómicas, en los cuales se ubican los grupos de organismos considerados como unidad, los taxones (*ver cuadro*). La identificación de un organismo consiste en asignarlo al grupo o taxón al que pertenece de acuerdo a un sistema clasificatorio previamente establecido, de modo que se pueda llegar a conocer el nombre científico del ejemplar en estudio (47). El sistema clasificatorio es dinámico y se modifica continuamente ya que las conclusiones taxonómicas nunca son rígidas sino que se modifican con el aporte de nuevos datos provenientes de diversas fuentes, moleculares, etológicas, fisiológicas, bioquímicas, etc. (48).

Categorías taxonómicas del sistema clasificatorio

Clase	ej: Cyanobacteria
Orden	ej: Chroococcales
Familia	ej: Microcystaceae
Género	ej: Microcystis
Especie	ej: Microcystis aeruginosa

Es ampliamente aceptado que las especies conforman una de las unidades fundamentales de la Biología. Son utilizadas como unidad de comparación en casi todos los campos de esta ciencia, desde

la anatomía y la fisiología, a la etología, la ecología, la evolución, la genética, la paleontología y, obviamente, en la sistemática.

Las especies se consideran tan importantes que los biólogos han desarrollado sistemas formales de reglas para nominarlas de manera que cada especie tenga su propio y único nombre. Se reconocen así los Códigos Internacionales de Nomenclatura.

El concepto de especie presenta diversas acepciones. Hasta el momento no ha sido posible alcanzar un acuerdo general sobre su naturaleza y, por lo tanto, tampoco sobre la definición de especie como categoría taxonómica. Sin embargo, los distintos conceptos desarrollados comparten la idea fundamental que las especies son segmentos de linajes a un nivel poblacional de la organización biológica (49).

Una de las mayores controversias sobre las cianobacterias se refiere a su tratamiento taxonómico. Algunos autores consideran que estas deberían considerarse bacterias (50) por lo que aplican el Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias para su identificación y posterior clasificación. Otros, en cambio, emplean las pautas del Código Internacional de Nomenclatura Botánico (51) por incluir al grupo dentro de las algas eucariotas. Este agrupamiento responde, en gran medida, a su posición funcional en la naturaleza, ya que las cianobacteria son importantes productores primarios en casi todos los ambientes de la biosfera. Los biólogos moleculares tienden a seguir la primera opción, mientras que los botánicos y ecólogos suelen clasificar a las cianobacterias en base a sus atributos morfológicos, metodología utilizada comúnmente para la clasificación del resto de las algas (2).

El sistema clasificatorio tradicional de las cianobacterias fue elaborado en base a caracteres morfológicos distintivos. Sin embargo, la introducción de métodos modernos en las últimas décadas del siglo XX cambió sustancialmente la manera de ver a este grupo. El microscopio electrónico, las investigaciones ecológicas modernas, el desarrollo de cultivos, los estudios toxicológicos y particularmente los métodos moleculares han estimulado el desarrollo de la investigación sobre las cianobacterias y han influenciado su taxonomía. Es por eso que muchos de los criterios utilizados para su clasificación deben ser reevaluados.

Los datos moleculares, aunque muy importantes, por sí solos no son suficientes para reconocer la importancia ecológica de los diferentes genotipos, ni la variabilidad morfológica, los procesos de adaptación, ni el continuo origen de nuevos morfotipos o ecotipos. Según Komárek (6), es necesaria la combinación cuidadosa de la información genética con la diversidad y variación morfológica, incorporando, además, los caracteres fisiológicos y ecológicos. Todas estas fuentes de información en conjunto permitirán el mejor entendimiento de las cianobacterias y el desarrollo de un sistema clasificatorio correcto.

3.2. Principales aspectos morfofuncionales y caracteres diagnósticos

Como ya se mencionó anteriormente, las cianobacterias son organismos fotoautotróficos, por lo que la fotosíntesis es el principal modo de obtención de energía. En este grupo, a diferencia de cualquier otro organismo fotosintético, los pigmentos no se sitúan en cloroplastos, sino en estructuras membranosas no delimitadas por membranas, los tilacoides, los cuales yacen libres en el citoplasma. En los tilacoides se sitúan los pigmentos clorofila-*a* y clorofila-*b*. Se encuentran también una variedad de xantofilas y carotenos. Las ficobilinas, pigmentos accesorios de color azul (*c*-ficocianina) y rojo (*c*-ficoeritrina) se disponen en la superficie de los tilacoides en forma de pequeños corpúsculos, los ficobilisomas. Estos, al enmascarar el color verde de la clorofila, son los responsables del color verde-azulado característico del grupo.

El citoplasma contiene productos de reserva tales como gránulos de poliglucano, polímeros de glucosa similares al glicógeno y gránulos de cianoficina, polímeros de ácido aspártico y arginina que aparentemente funcionan como reserva de nitrógeno (2, 52).

Las Cyanobacteria, en su conjunto, presentan una gran heterogeneidad morfológica. Se distinguen formas unicelulares, coloniales y filamentosas, con o sin ramificaciones. En función de la presencia de células diferenciadas se distinguen filamentos homocistíneos (sin células diferenciadas) y heterocistíneos (con células diferenciadas). No se observan formas móviles dado que carecen de cilios o flagelos. Las células vegetativas modificadas son los *acinetos* y los *heterocistos*.

Los *acinetos* (a) son células con contenido granular, de forma y tamaño variado (Figuras 1a y 1b). Su función principal es la de almacenar sustancias de reserva (gránulos de cianoficina, principalmente) y actúa como estructura de resistencia ante situaciones de estrés. Ante el reestablecimiento de las condiciones ambientales favorables, germinan dando origen a un nuevo organismo (52). Esta célula resulta un carácter fundamental para la identificación de las especies. Se toma en cuenta su morfología, su posición dentro del tricoma, y su relación con respecto a los heterocistos.

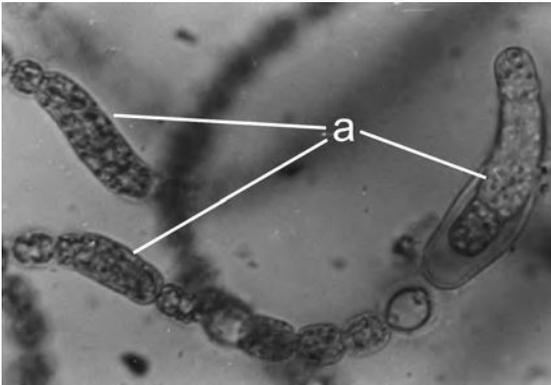


Fig. 1a: *Acinetos*

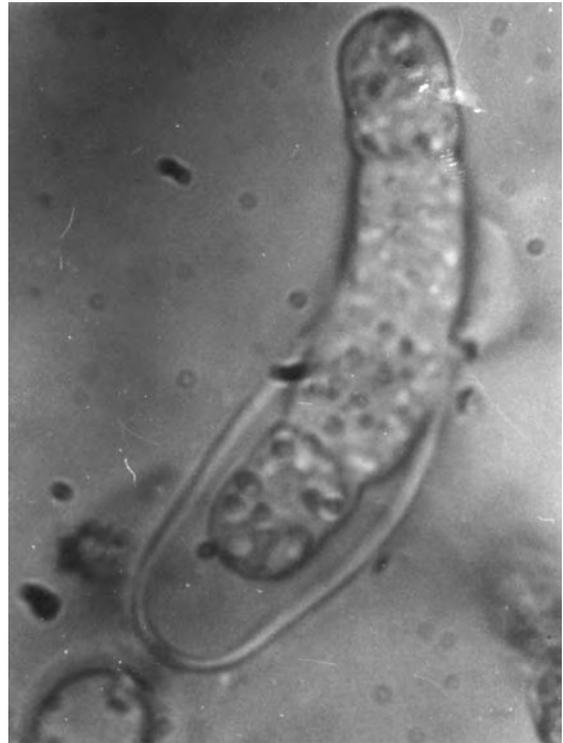


Fig. 1b. *Acinetos en germinación*

Los *heterocistos* (h) son células refringentes, de morfología variada y contenido homogéneo (Figura 2). Poseen un engrosamiento o nódulo polar en el extremo celular que se encuentra en contacto con la célula vegetativa contigua (cv). Pueden estar rodeados por una vaina evidente o no.

Su función está relacionada con la fijación de nitrógeno atmosférico bajo condiciones de déficit de nitrógeno combinado (37). Si bien no constituyen un carácter diagnóstico en sí mismos, su posición dentro del tricoma y su ubicación con respecto del acinetos son utilizadas a la hora de identificar a las especies.

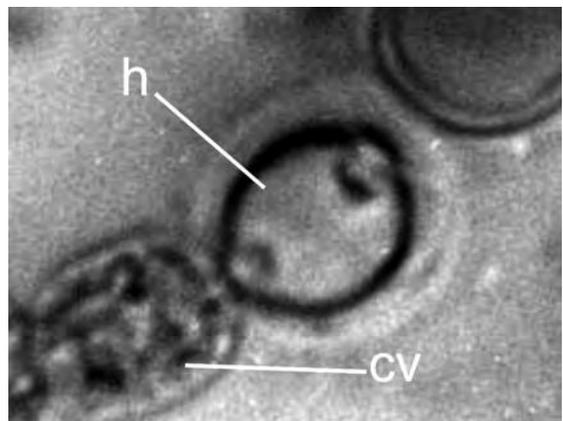


Fig. 2: *Heterocistos*

En algunas especies, las células vegetativas, e incluso los acinetos, contienen vesículas gaseosas cilíndricas, solitarias o agrupadas conformando aerotopos (Figura 3). El número de vesículas gaseosas varía en número, lo que hace variar el tamaño del aerotopo. Estas estructuras están relacionadas con la regulación de la posición de los organismos en la columna de agua y su producción está directamente relacionada con las condiciones lumínicas (2, 27). Su presencia, abundancia y ubicación dentro de la célula son utilizadas como carácter para la identificación y clasificación taxonómica.

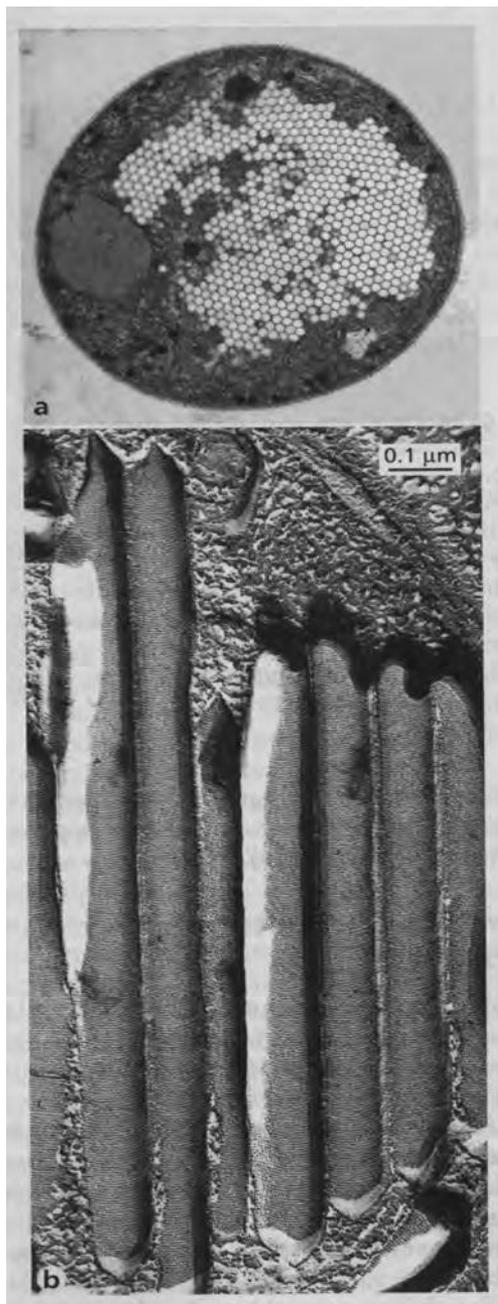


Fig. 3: *Aerotopos* (según 2)

La reproducción en este grupo es sólo vegetativa. La membrana plasmática se repliega centripetamente y la célula se divide en dos partes (división binaria) (Figura 4). La división puede ser simétrica o asimétrica y hasta irregular.



Fig. 4: *División celular en Cyanobacteria* (según 48)

En otros casos, la célula sufre múltiple, rápida y sucesiva división, produciendo baecitos (nanosporas endógenas) que se liberan por ruptura de la pared materna (Figura 5).



Fig. 5: *Baecitos*

En algunas formas sésiles, la multiplicación es por formación de *exocitos* (exosporas). En este caso, una célula sésil sufre una división binaria asimétrica, simple o múltiple quedando alineadas o formando “clusters” y las esporas se liberan repetidamente por separación desde el extremo libre (*Chamaesiphon*).

Los organismos homocistineos crecen por división celular centrípeta y se reproducen mediante fragmentación. El resultado de esta fragmentación resulta en dos diferentes estructuras reproductivas: *hormocistos*, con vaina u *hormogonios*, sin vaina (Figura 6).

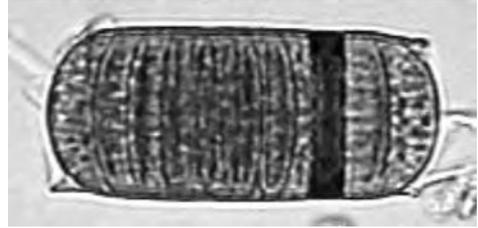


Fig. 6: *Hormogonio*

3.3. Metodología para el estudio de las cianobacterias toxígenas

La metodología de evaluación de poblaciones de Cyanobacteria, así como los materiales a utilizar, dependen de los objetivos del trabajo. En la evaluación de presencia, densidad celular y el potencial riesgo toxicológico de proliferaciones masivas de cianobacterias es imprescindible el diseño e implementación de un plan de monitoreo. El mismo implica la toma de muestras para análisis cualitativos y cuantitativos del fitoplancton, y para la evaluación de toxicidad. Asimismo, es necesaria la determinación de parámetros complementarios tales como la concentración de pigmentos fotosintéticos y parámetros físicos y químicos (nutrientes esenciales, oxígeno disuelto, pH, temperatura, etc.).

La observación de muestras al microscopio es de vital importancia para el reconocimiento e identificación de las cianobacterias presentes en cada cuerpo de agua. Esta metodología se caracteriza por su bajo costo y por ser relativamente fácil de aplicar. No obstante, implica un importante entrenamiento en la identificación y disponer de bibliografía amplia y actualizada. Cabe destacar que, si bien el análisis de las características morfológicas permite la identificación de géneros y especies, este por sí solo no es suficiente para discriminar entre cepas toxígenas y no toxígenas. Para el diagnóstico de poblaciones productoras de toxinas se han desarrollado herramientas basadas en el conocimiento de la biología molecular, las cuales complementan a las técnicas microscópicas. Las principales metodologías moleculares para la identificación de cepas toxígenas se desarrollan en el capítulo 9.

La presencia de floraciones de cianobacterias tóxicas requiere la evaluación del riesgo así como la diagramación y aplicación de un plan de gestión que involucre medidas de mitigación, monitoreos regulares, planes de acción y de contingencia (53).

Algunos de los materiales y métodos que pueden aplicarse para el estudio de las floraciones de cianobacterias toxígenas, se desarrollan detalladamente en Andrinolo et al. (54). Para mayor información sobre la evaluación y gestión de riesgos relacionados con la presencia de cianobacterias tóxicas en cuerpos de agua continentales puede consultarse el capítulo 7.

3.4. Taxonomía

• Ordenes de las Cyanobacteria

Tradicionalmente las Cyanobacteria presentan 4 Ordenes: Chlorococcales, Oscillatoriales, Nostocales y Stigonematales (según 5, 48, 55, 56, 57).

Chroococcales: talo unicelular o colonial

Oscillatoriales: talo filamentoso homocistineo

Nostocales: talo filamentoso heterocistineo, no ramificado o con falsas ramificaciones

Stigonematales: talo filamentoso heterocistineo, con ramificaciones verdaderas

En los órdenes Chlorococcales, Oscillatoriales y Nostocales se encuentran especies mencionadas como tóxicas.

Esta clasificación ha sido modificada en los últimos años, principalmente por resultados de estudios moleculares que indican que la presencia o ausencia de ramificaciones verdaderas no es un carácter relevante para separar órdenes. De esta manera, Hoffmann et al (58) proponen el agrupamiento de todos los talos filamentosos heterocistíneos dentro del Orden Nostocales, eliminando al Orden Stigonematales.

• Géneros tóxicos registrados en cuerpos de agua de la Argentina

Se describen sucintamente los principales géneros tóxicos presentes en cuerpos de agua continentales de la República Argentina, destacando sus caracteres diagnósticos y toxicológicos. En cada caso se presenta la distribución geográfica de los mismos, basada en los sitios donde fueron citados. Dentro de cada género se enumeran las principales especies potencialmente productoras de cianotoxinas.

Orden CHROOCOCALES

Género *Microcystis* Kützing ex Lemmermann 1907



Fig. 7a: *M. aeruginosa*

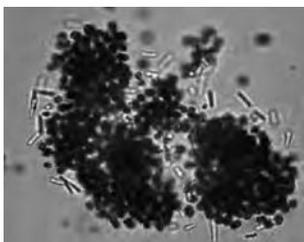


Fig. 7b: *M. viridis*



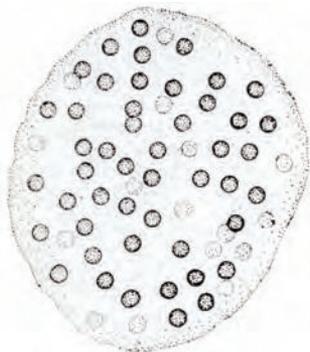
Fig. 7c: *M. wesenbergii*

Colonias micro a macroscópicas, esféricas, ovales a irregulares; algunas especies clatradas. Vaina general mucilagínosa, incolora, desde lisa homogénea a lamelada, indistinguible a evidente por refracción. Sin vaina celular. Células esféricas a hemiesféricas luego de la división celular, con a sin aerotopos. División celular por fisión binaria en tres planos perpendiculares. Reproducción por desintegración de las colonias. Planctónicas; forman floraciones acumulativas y evidentes como mancha de pintura y espumas (5).

Las especies tóxicas de este género son las más ampliamente conocidas y distribuidas a nivel mundial, siendo *M. aeruginosa* la más difundida. En Argentina fueron citadas en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, La Pampa, Mendoza, Misiones y Santa Fé (32, 59, 60). Las toxinas producidas por los miembros de este género son microcistinas (hepatotoxinas) y lipopolisacáridos (dermatotoxinas) y las especies mencionadas como tóxicas son: *M. aeruginosa*; *M. botrys*; *M. farlowiana*; *M. lamelliformis*; *M. novacekii*, *M. viridis*; *M. wessenbergii* (5,8, 32, 42).

Género *Coelosphaerium* Nägeli, 1849

Colonias microscópicas, globosas (Fig. 8 en pág. siguiente), en ocasiones compuestas por subcolonias; cubiertas por una vaina mucilagínosa fina e incolora. Células esféricas o hemiesféricas, ubicadas en una única capa, en la periferia de la colonia. Con o sin vesículas gaseosas.



Mucílago no estructurado en el centro de la colonia, formando pequeños pedúnculos hacia el margen. División celular por fisión binaria en dos planos perpendiculares. Reproducción de la colonia por desintegración. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *C. kuetzingianum* Nägeli (41). Las toxinas son desconocidas (61).

Fig. 8: *Coelosphaerium Kuetzingianum*

Género *Gomphosphaeria* Kützing, 1836

Colonias esféricas o irregulares (Fig. 9), comúnmente compuestas por subcolonias. Vaina general fina y difluente. Células oviformes, cuneiformes o cordiformes, reunidas entre sí por tractos mucilaginosos y distribuidas radialmente hacia la periferia de la colonia, formando varios niveles a medida que crece la misma. Tractos difluentes hacia el centro de la colonia. Sin vesículas gaseosas. División celular en dos planos perpendiculares y reproducción de la colonia por desintegración. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *G. aponina* Kützing (41). Las toxinas son desconocidas (61).

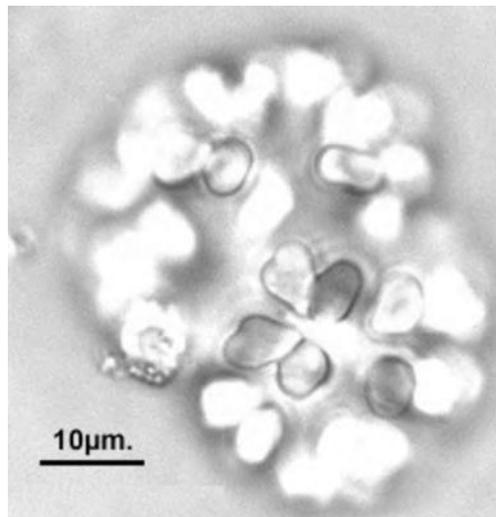


Fig. 9: *Gomphosphaeria aponina*

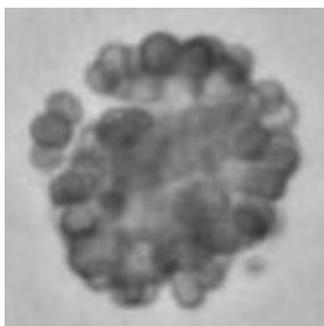


Fig. 10: *D. circinalis*

Género *Snowella* (*Gomphosphaeria*) Elenkin, 1938

Colonias más o menos esféricas o irregularmente ovales (Fig. 10), ocasionalmente compuestas, con vaina homogénea, incolora, distinguible o no. Células esféricas a ligeramente alargadas, reunidas entre sí por tractos mucilaginosos y distribuidas radialmente hacia la periferia de la colonia; con o sin vesículas gaseosas. División celular por fisión binaria en dos planos perpendiculares. Reproducción de la colonia por desintegración. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *S. lacustris* (Chod.) Komárek & Hindák. Las toxinas son desconocidas (61).

Género *Woronichinia* Elenkin, 1933

Colonias globosas, comúnmente compuestas por subcolonias, rodeadas por una delgada e incolora vaina mucilaginoso general. Células ligeramente alargadas, ovales a ovoides, raramente esféricas, dispuestas en

el extremo de tractos mucilaginosos que parten radialmente desde el centro de la colonia. Con o sin vesículas gaseosas. División celular en dos planos perpendiculares, formando diferentes niveles, quedando las células más antiguas en las capas más internas de la colonia. Reproducción por fragmentación de la colonia. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *W. naegeliana* (Unger) Elenkin (27, 61). Las toxinas son desconocidas (61).

Orden OSCILLATORIALES

Género *Phormidium* (*Oscillatoria* pp.) Kütz. Ex Gomont

Tricomas cilíndricos, rectos hasta curvados, constrictos o no a nivel de los tabiques. Vainas firmes no lameladas. Células apicales convexas, cónicas, capitadas o no, con o sin caliptra. Sin aerotopos. Planctónicas, suelen formar floraciones acumulativas.

En Argentina, especies de este género fueron citadas en Antártida y para las Islas Malvinas y en las provincias de Buenos Aires, Chubut, Corrientes, Jujuy, Río Negro, Santa Cruz y Santiago del Estero (32, 59, 60). Las toxinas producidas por los miembros de este género son microcystinas (hepatotoxinas) y saxitoxinas (neurotoxinas) y las especies mencionadas como toxígenas son *P. formosum*, *P. bijugatum*, *P. molle*, *P. papyraceum*, *P. uncinatum*, *P. autumnale* (8, 32, 41, 61).

Género *Planktothrix* (*Oscillatoria* pp.) Anagnostidis & Komárek

Filamentos rectos a ligeramente curvados, solitarios, sin vaina u ocasionalmente una muy fina vaina se observa. Tricomas constituidos, mayormente, por células cilíndrico-discoideas, ligeramente constrictas o no a nivel de los tabiques y que se enangostan hacia el extremo o no. Células terminales con o sin caliptra. Con aerotopos. Planctónicas; forman floraciones acumulativas y evidentes como manchas de pintura, películas flotantes y espumas.

En Argentina, fueron citadas especies de este género en las provincias de Buenos Aires y Neuquén (32, 46, 59, 60). Las toxinas producidas por los miembros de este género son microcystinas (hepatotoxinas) y anatoxinas (neurotoxinas) y las especies mencionadas como toxígenas son: *P. agardhii*; *P. formosa*; *P. mougeotii*; *P. rubescens* (8, 32, 41, 56, 61, 62)

Género *Pseudanabaena* Lauterborn, 1915

Tricoma, uniseriados, flexibles, solitarios. Vaina ausente. Células aproximadamente cilíndricas, rectas, dolioliformes o ligeramente deprimidas en el centro con polos aproximadamente rectos o convexos y unidas entre sí por cordones intercelulares ("puentes hialinos"). La célula apical convexa. Con o sin vesículas gaseosas. División celular transversal al eje longitudinal. Reproducción del tricoma por hormogonios o por disgregación. Planctónicas o epífitas.

Especies mencionadas como toxígenas: *P. catenata* Lauterborn. Las toxinas más conocidas son neurotoxinas (8, 41, 61).

Orden NOSTOCALES

Género *Anabaenopsis* V. Miller 1923

Tricomas solitarios, curvos a espiralados; células esféricas o elípticas, constrictas a nivel de los tabiques, con o sin vesículas gaseosas. Heterocistos esféricos, situados en los extremos de los tricomas y acinetos, únicos o en series, intercalares. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *A. milleri* Woronichin; *A. abijatae* Kebede et Willén; *A. elenkini* Miller.

Las toxinas descritas para los taxa pertenecientes al género son microcystinas (63, 64).

Género *Aphanizomenon* Morren 1838

Tricomas rectos o levemente arqueados, atenuados hacia los extremos, solitarios o reunidos formando masas, sin vaina. Células cilíndricas de extremos redondeados; las de los extremos alargadas y en ocasiones terminadas en forma de pelo. Con vesículas gaseosas. Heterocistos intercalares oblongos o cilíndricos, con o sin vaina prominente.

Acinetos esféricos o cilíndrico-alargados, alejados del heterocisto. División celular transversal al eje longitudinal. Reproducción del tricoma por disgregación. Planctónicas.

Especies mencionadas como toxígenas: *A. aphanizomenoides* Forti (Horecka & Komárek); *A. flos-aquae* (L.) Ralfs; *A. ovalisporum* Forti. Las toxinas descritas para los taxa pertenecientes al género son cylindrospermopsinas, saxitoxinas y anatoxinas (8, 27, 61).

Una particularidad de esta especie es que en algunos países se utilizan cultivos de sepas no tóxicas como suplementos dietarios (17, 18, 19).

Género *Dolichospermum* (ex *Anabaena*) (Ralfs ex Born. et Flah.) Wacklin, Hoffmann & Komárek

Tricomas solitarios o agrupados en clusters e incluso formando matas; más o menos curvados, hasta flexuosos y/o espiralados; isopolares, no atenuados o ligeramente atenuados hacia los extremos; células redondeadas o redondeado-cónicas, con o sin aerotopos. Con estructuras celulares diferenciadas a partir de células vegetativas, heterocistos y acinetos, intercalares. Planctónicas, suelen formar floraciones evidentes como manchas de pintura y como espumas (65).

En Argentina, especies de este género fueron citadas en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Misiones, Neuquén, Río Negro, Salta, San Luis y Santa Cruz (32, 59, 60).

Las toxinas descritas para los taxa pertenecientes al género ***Dolichospermum*** son péptidos (microcystinas) y alcaloides. Entre los alcaloides con propiedades neurotóxicas se encuentran los más potentes, tales como anatoxinas a, anatoxinas a(s) y saxitoxinas. Las especies citadas como toxígenas son: *D. affinis*; *D. circinalis*; *D. flos-aquae*; *D. lemmermannii*; *D. planctonicum*; *D. spiroides*; *D. spiroides* var. *contracta* (8, 41, 32, 61).

Género *Nodularia* Mertens

Filamentos libres, largos, uniseriados. Tricomas constrictos, a nivel de los tabiques. Vaina hialina, tenue e incolora. Células discordes más o menos infladas. Heterocistos intercalares, discoideos, algo más anchos que las células vegetativas. Acinetos globosos, subglobosos o disciformes, intercalares, de mayor tamaño que los heterocistos, comúnmente dispuestos en series, contiguos o no al heterocisto. Planctónicas (66).

En Argentina, especies de este género fueron citadas en las provincias de Buenos Aires, Río Negro y en las Islas Malvinas (32, 59, 60).

Especies mencionadas como tóxicas: *N. spumigena* (8, 41, 61). Este organismo es “famoso” en sentido toxicológico ya que la primera referencia de muerte de animales asociada a la presencia de Cyanobacteria, menciona a esta especie como responsable del suceso (38).

La principal toxina descrita para los taxa pertenecientes al género es la hepatotoxina nodularina (8, 41, 61).



Fig. 11: *N. spumigena*

Género *Nostoc* Vaucher

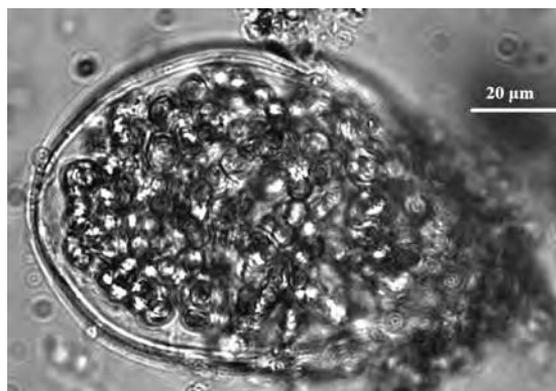


Fig. 12a: *N. commune* (colonia joven)



Fig. 12b: *N. commune* (detalle tricomas)

Talos gelatinosos, mucilaginosos o coriáceos; globosos (hueco o compacto), foliosos, filiformes o lobulados; generalmente macroscópicos. Peridermo más o menos denso y rígido. Tricomas, generalmente numerosos, uniseriados, entrelazados o dispuestos radialmente. Vaina individual de los tricomas difluente o visibles, incoloras o coloreadas. Células esféricas o subsféricas hasta cilíndricas. Heterocistos globosos, intercalares. Acinetos esféricos u oblongos hasta cilíndricos, solitarios o en series, cercanos o alejados al heterocisto. Acuáticos, subaéreos o terrestres; fijos o libres (66).

En Argentina, especies de este género fueron citadas en Antártida y en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Salta, Santa Cruz, Santiago del Estero y Tierra

del Fuego (32, 59, 60). Las especies toxígenas de este género son: *N. linkia*; *N. aff. minutum*; *N. paludosum*; *N. rivulare* (41, 61, 62).

Las toxinas descritas para los taxa pertenecientes a este género son microcystinas, péptidos y alcaloides. Entre los alcaloides con propiedades neurotóxicas se encuentran la anatoxina a, anatoxina a(s) y saxitoxinas (8, 27, 41, 61).

Género **Cylindrospermopsis** Seenayya et Subba Raju

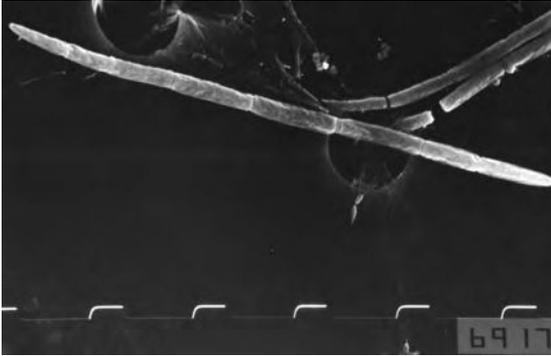


Fig. 13a: *C. raciborskii*

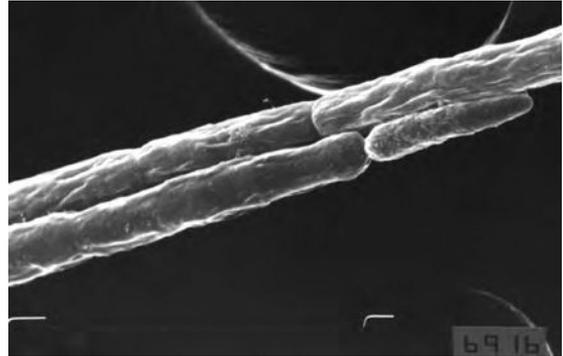


Fig. 13b: *C. raciborskii*, detalle

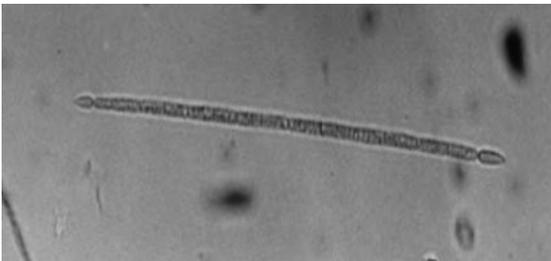


Fig. 13c: *C. raciborskii*

Tricomas solitarios, rectos o ligeramente espiralados, que se atenúan hacia ambos extremos; células cilíndricas, constrictas o no a nivel de los tabiques, con o sin aerotopos. Heterocistos cónico-redondeados, situados en los extremos de los tricomas y acinetos, únicos o en series, intercalares. Planctónicas (67).

En Argentina, esta especie fue citada para las provincias de Chaco, Corrientes y Córdoba. (32, 46, Dagga y Pieroto, com. pers.).

Especies mencionadas como toxígenas: *C. raciborskii* (8, 41, 61, 68).

Las toxinas descritas para el género son: cylindrospermopsina (61, 42, 69) y saxitoxinas paralizantes (70).

Género **Rhaphidiopsis** Fritsch

Tricomas solitarios, rectos, curvos hasta ligeramente espiralados, que se atenúan hacia ambos extremos; células cilíndricas, constrictas o no a nivel de los tabiques, con o sin vesículas gaseosas. Heterocistos ausentes y acinetos oblongos, únicos o en series, intercalares. Planctónicas.



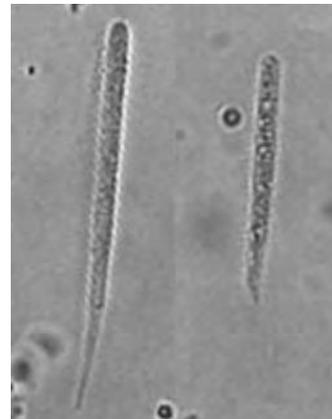
Fig. 14a: *R. curvata*

En Argentina, especies de este género fueron citadas en las provincias de Buenos Aires y Chaco (46, 71).

Especies mencionadas como tóxicas: *R. curvata* y *R. mediterranea*.

Las toxinas descritas para los taxa pertenecientes al género son hepatotoxinas (72, 73, 74) y toxinas paralizantes (75).

Fig. 14b: *R. mediterranea*



Referencias

1. Papineau D, Walker JJ, Mojzsis SJ, Pace NR. Composition and structure of microbial communities from stromatolites of hamelin pool in shark bay, western australia. *Appl. Environ. Microbiol.* 2005; 71 (8): 4822–32.
2. Graham LE, Wilcox LW. Cyanobacteria (Chloroxybacteria). En: Gram LE, Wilcox LW, editores. *Algae*. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall; 2000.p. 97-131.
3. Anagnostidis K, Komárek J. 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1- Introduction. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1985; 71 1-2 (Algological Studies 38-39): 291-302.
4. Fogg GE, Stewart WDP, Fay P, Walsby AE. *The blue-green algae*. London & New York: Academic press; 1973.
5. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1: Chroococcales. En: Ettl H, Gartner HG, HeynGig H, Mollenhauer D, editores. *Süßwasserflora von mitteleuropa*. Heidelberg & Berlín: Spektrum Akademischer Verlag; 1998.
6. Komárek J. Cyanobacterial Taxonomy: Current Problems and Prospects for the Integration of Traditional and Molecular Approaches. *Algae*. 2006; 21 (4): 349-75.
7. Oliver RL, Gant GG. Freshwater blooms. En: BA W, M P, editores. *The ecology of cyanobacteria*. The Netherlands: Kluwer Acad. Publishers; 2000. p. 149-94.
8. Sivonen K, Jones G. Cyanobacterial toxins. En: Chorus I, Bartram J, editores. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. London: St Edmundsbury Press; 1999. p. 41-112.
9. Smith L, Boyer G, Zimba PV. A review of cyanobacterial odorous and bioactive metabolites: Impacts and management alternatives in aquaculture. *Aquaculture*. 2008; 280: 5–20.
10. Carmichael WW. A world overview –one-hundredtwenty-seven years of research on toxic cyanobacteria – where do we go from here? En: Kenneth H, Hudnell H, editores. *Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs*. New York: Springer Science + Business Media; 2008. p. 105-26.
11. Rosales-Loaiza N, Guevara M, Lodeiros C, Morales E. Crecimiento y producción de metabolitos de la cianobacteria marina *Synechococcus* sp. (Chroococcales) en función de la irradiancia. *Rev. Biol. Trop.* 2008; 56 (2): 421-9.
12. Torres-Ariño A. Uso de cianobacterias en la producción de antibióticos. *Ciencia y Mar*. 2004; 43-52.
13. Basurto Peña F. El tecuitatl o espirulina (*Arthrospira maxima* Setchell & Gardner): alimento prehispánico con potencial a futuro. En: Arenas PM, editor. *Etnoficología aplicada: estudio de casos en relación a la salud y la alimentación en ambientes rurales y urbanos*. San Salvador de Jujuy: Cyted – Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; 2009. p. 43-68.
14. Arenas PM. Algas empleadas en la elaboración de suplementos dietéticos: abordaje etnobotánico en algunas áreas urbanas de argentina. En: Arenas PM, editor. *Etnoficología aplicada: estudio de casos en relación a la salud y la alimentación en ambientes rurales y urbanos*. San Salvador de Jujuy: Cyted – Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; 2009. p. 69-159.

15. Garbisu C, Blanco A, Alkorta I, Llama MJ, Serra JL. Biotecnología con cianobacterias. Investigación y Ciencia. 1999; 64- 71.
16. Potts M. Nostoc. En: Whitton B, Potts M, editors. The ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers; 2000.p. 465-504.
17. Carmichael WW, Falconer IR. Diseases related to freshwater blue-green algal toxins, and control measures. En: Falconer IR, editor. Algal toxins in seafood and drinking water. London: Academic Press; 1993. p. 187-209.
18. Carmichael WW. The toxins of cyanobacteria. Sci Am.1994; 270 (1): 78-86.
19. Arenas PM. Relevamiento etnofarmacológico, análisis micrográfico y potenciales efectos fisiológicos de suplementos dietéticos conteniendo algas en su composición [tesis]. La Plata: Universidad Nacional de La Plata; 2004.
20. Garibay Hernández A, Vázquez-Duhalt R, Sánchez Saavedra M, Serrano Carreón L, Martínez Jiménez A. Biodiesel a Partir de Microalgas. BioTecnología. 2009; 13 (3): 38-61.
21. Bartram J, Carmichael WW, Chorus I, Jones G, Skulberg OM. Introduction. En: Chorus I, Bartram J, editores. Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. London: St Edmundsbury Press; 1999. p. 12-24.
22. Meichtry de Zaburlín M, Martens IS, Llano V. Cyanobacteria planctónicas: su impacto en ambientes acuáticos continentales. Descripción de los géneros más frecuentes. En: Giannuzzi L, editora. Cianobacterias y cianotoxinas: identificación, toxicología, monitoreo y evaluación de riesgo. Corrientes: Moglia Impresiones; 2009. p. 17-36.
23. Roelke D, Buyukates Y. The diversity of Harmful Algal Bloom-triggering mechanisms and the complexity of bloom initiation. Human and Ecological Risk Assessment. 2001; 7 (5): 1347-62.
24. Sellner KG, Doucette GJ, Kirkpatrick GJ. Harmful algal blooms: causes, impacts and detection. J Ind Microbiol Biotechnol.2003; 30: 383-406.
25. Chorus I, Bartram J, editores. Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring, and management. London: E&FN Spon; 1999.
26. Kaebernick M, Neilan BA. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. FEMS Microb Ecol. 2001; 35: 1-9.
27. Aubriot L, Bonilla S, Kruk C. Cianobacterias planctónicas. Factores que regulan su crecimiento. En: Bonilla S, editora. Cianobacterias planctónicas del Uruguay; manual para la identificación y medidas de gestión. Documento técnico PHI-LAC, n° 16; 2009. p. 5-11.
28. Vela L, Sevilla E, Martín B, Pellicer S, Bes MT, Fillat MF, et al. Las microcistinas. Rev. Real Academia de Ciencias. Zaragoza. 2007; 62: 135-46.
29. Hudnell HK, Dortch Q. A synopsis of research needs identified at the interagency, international symposium on cyanobacterial harmful algal blooms (isoc-hab). En: Kenneth H, Hudnell H, editores. Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs. New York: Springer Science - Business Media; 2008. p. 17-44.
30. Reynolds CS. Nutrients. En: Reynolds CS, editor. Ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge & New York: Cambridge University Press; 1984. p. 157-83.
31. Conde D. Eutrofización, cambio climático y cianobacterias. En: Bonilla S, editora. Cianobacterias planctónicas del Uruguay; manual para la identificación y medidas de gestión. Documento técnico PHI-LAC, n° 16; 2009. p. 12-5.
32. Echenique RO, Aguilera A. Cianobacteria toxígenas: aspectos generales para su identificación taxonómica. En: Giannuzzi L, editora. Cianobacterias y cianotoxinas: identificación, toxicología, monitoreo y evaluación de riesgo. Corrientes: Moglia Impresiones; 2009. p. 37-51.
33. Echenique R, Giannuzzi L, Ferrari L. Drinking water: problems related to water supply in bahía blanca, Argentina. Acta toxicol. Argent. 2006; 14 (2): 2-9.
34. Perovich G, Dortch Q, Goodrich J, Berger PS, Brooks J, Evens TJ, et al. Causes, prevention, and mitigation. En: Kenneth H, Hudnell H, editores. Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs. New York: Springer Science - Business Media; 2008. p.p 185-216.
35. Rahman AKM, Al Bakri MD, Ford P, Church T. Limnological characteristics, eutrophication and cyanobacterial blooms in an inland reservoir, australia. Lakes Reserv.: Res. Manage. 2005; 10: 211-20.

36. Visser PM, Ibelings BW, Mur LR, Walsby AE. The ecophysiology of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. Features explaining its success and measures for its control. En: Huisman J, Matthijs H, Visser PM, editores. Harmful cyanobacteria. The Netherlands: Springer; 2005. p. 109-42.
37. Wolk CP. Heterocyst formation in Anabaena. En: Brun, YV, Shimkets LJ, editores. Prokaryotic Development. Washington, DC: American Society for Microbiology; 2000. p. 83–104.
38. Francis G. Poisonous Australian lake. Nature. 1878; 444 (18): 11-2.
39. Carmichael WW. Liver failure and human deaths at a haemodialysis centre in Brazil: microcystins as a major contributing factor. Harm. Alg. News. 1996; 15: 11.
40. Jochimsen M, Carmichael WW, Cardo DMANJ, Cookson ST, Holmes CEM, Antunes BC, et al. Liver failure and death after exposure to microcystin at a hemodialysis center in Brazil. N. Engl. J. Med. 1998; 338: 873-78.
41. Falconer IR. Algal toxins and human health. En: Hrubec J, editor. The handbook of environmental chemistry. Vol.5. Part C. Quality and treatment of drinking water II. Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag; 1998. p. 53-82.
42. Kuiper-Goodman T. Human health aspects. En: Chorus I, Bartram J, editores. Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. London: St. Edmundsbury press; 1999. p.113-53.
43. Mullor JB. Algas tóxicas. Su estudio. Revista del colegio de doctores en bioquímica y farmacia.1945; 1(2): 66-76.
44. Ringuelet RA, Olivier SR, Guarrera SA, Aramburu RH. Observaciones sobre antoplancton y mortandad de peces en la laguna del monte (Buenos Aires, República Argentina). Notas Mus. La Plata (zool. 159). 1955; 18: 71-80.
45. Azevedo S. South and Central America: toxic cyanobacterial. En: Codd GA, Azevedo SMFO, Bagchi SN, Burch, Carmichael WW, Harding WR, Kaya K Utkilen HC, editores. Cyanonet. A global network for cyanobacterial bloom and toxin risk management. Initial situation assessment and recommendations. Technical documents in Hydrology PHI-VI. 2005. p. 115-26.
46. Otaño S. Saxitoxins in Argentinian inland waters. Harm. Alg. News. 2009; 39: 19.
47. Margaría C, Lanteri AA. Caracteres taxonómicos. En: Lanteri AA, Cigliano MM, editoras. Sistemática biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones. La Plata: Editorial de la Universidad de La Plata; 2004. p. 49-65.
48. Komárek J, Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2-Chroococcales. Arch. Hydrobiol. 1986; 73 (Algological Studies 43): 157-226.
49. Queiroz K. A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy. Proceedings of the Biodiversity past, present, and future and the future of taxonomy Symposia. Proceedings of the California Academy of Sciences. 2003; 56 (I Suppl 18); 196–215.
50. Stanier RV, Siström RW, Hansen TA, Whitton BA, Castenholz RW, Kondratieva N, Eimhjellen KE, Whittenbury R, Gherna RI, Truper HG. Proposal to place the nomenclature of cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria. International Journal of Systematic Bacteriology. 1978, 28:335-6.
51. Lewin RA. Naming the blue-greens. Nature. 1976, 259:360.
52. Bold HC, Wynne MJ. Divisions Cyanophyta and Prochlorophyta. En: Bold HC, Wynne MJ, editores. Introduction to the algae. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, Inc; 1985. p. 34-69.
53. Ruibal Conti AL, Ruiz M, Otaño S. Enfoques para la evaluación del riesgo de cianobacterias. En: Giannuzzi L, editora. Cianobacterias y cianotoxinas: identificación, toxicología, monitoreo y evaluación de riesgo. Corrientes: Moglia Impresiones; 2009. p. 159-91.
54. Andrinolo D, Echenique RO, Sedan D. Toma de muestra de agua en diferentes ambientes para determinaciones de algas y toxinas. Procedimientos analíticos. Métodos de detección de cianotoxinas. En: Giannuzzi L, editora. Cianobacterias y cianotoxinas: identificación, toxicología, monitoreo y evaluación de riesgo. Corrientes: Moglia Impresiones; 2009. p.117-50.
55. Komárek J, Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 2: Oscillatoriales. En: Budel B, Krienitz L, Gartner G, Schagerl M, editores. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Heidelberg & Berlín: Spektrum Akademischer Verlag; 2005.

56. Anagnostidis K, Komárek J. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3-Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 1988; 80 1-4 (Algological Studies 50-53): 327-472.
57. Anagnostidis K, Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4-Nostocales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 1989; 82 (Algological Studies 56): 247-345.
58. Hoffmann L, Komárek J, Kastovsky J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria): State in 2004. Algological Studies. 2005; 117: 95-115.
59. Guarrera SA, Kühnemann O. Catálogo de las Chlorophyta y Cyanophyta de agua dulce de la República Argentina. Lilloa. 1949; 19: 219-318.
60. Tell G. Catálogo de las algas de agua dulce de la República Argentina. Bibliotheca phycologica band 70. J. Cramer: Vaduz; 1985.
61. Skulberg OM, Carmichael WW, Codd GA, Skulberg RR. Taxonomy of toxic cyanophyceae (Cyanobacteria). En: Falconer IR. Algal toxins in seafood and drinking water. San Diego: Academic Press; 1993. p. 145-164.
62. De León L. Floraciones de cianobacterias en aguas continentales del Uruguay: causas y consecuencias. En: Domínguez A, Prieto RG, editores. Perfil ambiental del Uruguay. Montevideo: Nordan-Comunidad; 2002. p. 28-37.
63. Lanaras S, Tsitsamis, Chlichlia C, Cook CM, Toxic cyanobacteria in Greek freshwaters. Journal of Applied Phycology. 1989; 1:67-73.
64. Mohamed ZA, Al Shehri AM. Microcystin-producing blooms of *Anabaenopsis arnoldi* in a potable mountain lake in Saudi Arabia. Fems Microbiol Ecol. 2009; 69:98-105.
65. Wacklin P, Hoffmann L, Komárek J. 2009. Nomenclatural validation of the genetically revised cyanobacterial genus *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) comb. nova. Fottea. 2009; 9 (1): 59–64.
66. Guarrera SA, Echenique RO. Cyanophyta, Hormogonophycydeae. En: Guarrera SA, Gamundi De Amos I, Matteri CM, editores. Flora criptogámica de Tierra Del Fuego, tomo 1 (2). Buenos Aires. 1981.
67. Horecká M, Komárek J. Taxonomic position of three planktic blue-green algae from the genera *Aphanizomenon* and *Cylindrospermopsis*. Preslia. 1979; 51: 289-312.
68. Vidal LK, Carla L, Aubriot C, Piccini A, Fabre A, Bonilla S. Floraciones de la especie invasora *Cylindrospermopsis raciborskii* en Uruguay. En: Bonilla S, editora. Cianobacterias planctónicas del Uruguay; manual para la identificación y medidas de gestión. Documento técnico PHI-LAC, n° 16; 2009. p. 81-2.
69. Hawkins PR, Runnegar MTC, Jackson ARB, Falconer I. Severe hepatotoxicity caused by the tropical cyanobacterium (blue-green alga) *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju isolated from a domestic water supply reservoir. Appl. Environ. Microbiol. 1985; 50 (5): 1292_95.
70. Lagos N, Onodera H, Zagatto PA, Andrinolo D, Azevedo SMFO, Oshima Y. The first evidence of paralytic shellfish toxins in the freshwater cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* isolated from Brazil. Toxicon. 1999; 37: 1359-73.
71. Guarrera SA, Cabrera SM, López F, Tell G. Fitoplancton de las aguas superficiales de la Provincia de Buenos Aires. I. Area de la Pampa Deprimida. Rev. Mus. La Plata (Nueva Serie) Bot. 1968; 10 (49): 223-331.
72. Metcalf JS, Beattie KA, Saker ML, Codd GA. Effects of organic solvents on the high performance liquid chromatographic analysis of the cyanobacterial toxin cylindrospermopsin and its recovery from environmental eutrophic waters by solid phase extraction. FEMS Microbiol. Lett.. 2002; 216: 159-64.
73. Metcalf JS, Barakate JS, Codd GA. Inhibition of plant protein synthesis by the cyanobacterial hepatotoxin, cylindrospermopsin. FEMS Microbiol. Lett. 2004; 235: 125–9.
74. Li R, Wilhelm SW, Charmichael WW, Watanabe MM. Poliphasic characterization of water Bloom forming *Raphidiopsis* species (cyanobacteria) from central China. Harm. Alg. 2008; 7: 146-53.
75. Namikoshi M, Mukarami T, Watanabe T, Oda T, Yamada J, Tsujimura S, et al. Simultaneous production of homoanatoxin-a, anatoxin-a, and a new non toxic 4-hydroxyhomoanatoxin-a by the cyanobacterium *Raphidiopsis mediterranea* Skuja. Toxicon. 2003; 42 (5): 533-8.