

DOI: 10.24850/j-tyca-2026-04-07

Artículos

Efecto de factores ambientales en floraciones de cianobacterias y producción de cianotoxinas en agua dulce

Effect of environmental factors on cyanobacterial blooms and cyanotoxin production in freshwater

Vanessa Mena-Navarro¹, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2471-8178>

Jesús Barrera-Rojas², ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5244-9879>

Aida Alejandra Guerrero de León³, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8883-1607>

Hasbleidy Palacios-Hinestroza⁴, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0604-3357>

Belkis Sulbarán-Rangel⁵, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5758-6140>

¹Departamento de Estudios del Agua y la Energía, Centro Universitario de Tonalá, Universidad de Guadalajara, Tonalá, Jalisco, México, miriam.mena6085@alumnos.udg.mx

²Departamento de Estudios del Agua y la Energía, Centro Universitario de Tonalá, Universidad de Guadalajara, Tonalá, Jalisco, México, jesus.barrera@academicos.udg.mx

³Departamento de Estudios del Agua y la Energía, Centro Universitario de Tonalá, Universidad de Guadalajara, Tonalá, Jalisco, México, aida.guerrero@academicos.udg.mx

⁴Departamento de Ciencias Básicas, Centro Universitario de Tlajomulco, Universidad de Guadalajara, Tlajomulco de Zúñiga, Jalisco, México, hasbleidy.palacios@academicos.udg.mx

⁵Departamento de Estudios del Agua y la Energía, Centro Universitario de Tonalá, Universidad de Guadalajara, Tonalá, Jalisco, México, belkis.sulbaran@academicos.udg.mx

Autora para correspondencia: Belkis Sulbarán-Rangel, belkis.sulbaran@academicos.udg.mx

Resumen

En la actualidad, los ecosistemas acuáticos enfrentan amenazas crecientes por el cambio climático y las actividades antrópicas. La eutrofización favorece la proliferación de cianobacterias, capaces de producir cianotoxinas que alteran los ecosistemas y representan un riesgo para la salud pública. Su distribución, frecuencia e intensidad ha aumentado globalmente, despertando interés por comprender los factores ambientales que regulan su aparición. El objetivo de este estudio fue realizar una revisión sistemática integradora de la literatura publicada entre 2020 y 2024, con el fin de analizar la influencia de las variables ambientales en las floraciones de cianobacterias y su relación con la producción de cianotoxinas, así como identificar vacíos de conocimiento y tendencias recientes en torno a la regulación genética de estos procesos. Para ello se utilizaron las bases Scopus, ScienceDirect y Google

Académico, seleccionadas por su amplia cobertura temática y calidad editorial en ciencias ambientales. Aunque se ha establecido que las floraciones son más frecuentes en latitudes cálidas, se encontró que algunas especies proliferan también en aguas frías. La producción de toxinas no siempre se relaciona con la densidad celular, sino con la expresión de genes toxigénicos sensibles a la temperatura y disponibilidad de nutrientes. En contraste, parámetros como la radiación solar han sido menos estudiados, a pesar de evidencias que sugieren que, junto con temperaturas elevadas, podrían inducir la síntesis de cianotoxinas. La revisión destaca la necesidad de abordar estos factores subestimados para anticipar escenarios futuros bajo el contexto del cambio climático.

Palabras clave: ecosistema acuático, agua dulce, bacteria, eutroficación, toxicología, cambio climático, estudio bibliográfico.

Abstract

Aquatic ecosystems currently face increasing threats due to climate change and anthropogenic activities. Eutrophication promotes the proliferation of cyanobacteria capable of producing cyanotoxins that disrupt ecosystems and pose risks to public health. Their distribution, frequency, and intensity have increased globally, generating growing interest in understanding the environmental factors that regulate their occurrence. The objective of this study was to conduct an integrative systematic review of the literature published between 2020 and 2024, to analyze the influence of environmental variables on cyanobacterial blooms and their relationship with cyanotoxin production, as well as to identify knowledge gaps and recent trends surrounding the genetic regulation of these processes. For this purpose, the databases Scopus,

ScienceDirect, and Google Scholar were selected for their broad thematic coverage and editorial quality in environmental sciences. Although blooms have been established to be more frequent in warm latitudes, some species were found to also proliferate in cold waters. Toxin production is not always related to cell density but to the expression of toxigenic genes sensitive to temperature and nutrient availability. In contrast, parameters such as solar radiation have been less studied, despite evidence suggesting that, together with high temperatures, they may induce cyanotoxin synthesis. This review highlights the need to address these underestimated factors to better anticipate future scenarios under the context of climate change.

Keywords: aquatic ecosystems, freshwater, bacteria, eutrophication, toxicology, climate change, literature reviews.

Recibido: 31/07/2025

Aceptado: 20/10/2025

Publicado *ahead of print*: 04/11/2025

Versión final: 01/07/2026

Introducción

De acuerdo con la Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio (NASA, por sus siglas en inglés), las temperaturas globales promedio aumentaron 1.28 °C durante 2024, en comparación con el periodo de referencia 1951-1980, lo cual constituye un récord de temperatura para la superficie terrestre (Lenssen *et al.*, 2024). Este incremento se atribuye en gran medida a las actividades antrópicas, como la deforestación,

quema de combustibles fósiles, prácticas agrícolas intensivas y alteración de los usos de suelo, que han modificado de forma significativa los ciclos biogeoquímicos, favoreciendo la eutrofización y el cambio climático (Priya *et al.*, 2023). No obstante, no todas las actividades humanas producen este efecto, las más determinantes son aquellas que aumentan las emisiones de gases de efecto invernadero o alteran los flujos naturales de carbono y nutrientes en los ecosistemas acuáticos. Dichas alteraciones incrementan la disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno (N) y fósforo (P), en los cuerpos de agua, un fenómeno conocido como eutrofización (Hennon & Dyhrman, 2020; Sitote & Gebremedhine, 2024).

Estudios clásicos de referencia han establecido las bases del vínculo entre el cambio climático, la eutrofización y la expansión global de las floraciones nocivas de cianobacterias. Paerl y Paul (2012) demostraron que el alza de la temperatura, la estratificación térmica y los cambios hidrológicos intensifican la dominancia de géneros como *Microcystis* y *Anabaena* en ecosistemas eutróficos, mientras que O'Neil *et al.* (2012) destacaron el papel de la eutrofización y las variaciones climáticas en la recurrencia de floraciones tóxicas a nivel mundial.

Actualmente, múltiples sistemas de agua dulce en todo el mundo presentan signos de eutrofización avanzada (Chen *et al.*, 2024; Díaz-Torres *et al.*, 2021; Lapointe *et al.*, 2024; Mihuc *et al.*, 2024). Entre los principales efectos de la eutrofización se encuentra la proliferación excesiva de algas y plantas acuáticas, lo que conlleva a desequilibrios ecológicos como hipoxia, pérdida de la diversidad y severa degradación de la calidad del agua, lo que representa un desafío ambiental de escala global (Sitote & Gebremedhine, 2024). En este contexto, ciertos grupos de algas tienen la capacidad de formar floraciones, las cuales se caracterizan por el crecimiento acelerado o la acumulación de biomasa en

periodos cortos de tiempo (Moreira *et al.*, 2022). Aunque no todas las floraciones de algas tienen efectos negativos, existen algunas especies capaces de sintetizar toxinas que pueden afectar a organismos coexistentes en el ecosistema acuático y alterar la dinámica de la cadena trófica (Moreira *et al.*, 2022).

Las cianobacterias (también conocidas como “algas verdeazuladas”) son microorganismos procariontes ampliamente distribuidos en ecosistemas acuáticos que de manera natural pueden formar floraciones (Massey *et al.*, 2022). Sin embargo, la concurrencia de factores como temperaturas elevadas, disponibilidad excesiva de nutrientes, concentración de dióxido de carbono (CO₂), hidrodinámica y otros moduladores (salinidad, metales pesados, conductividad eléctrica y luz) promueve la expansión y persistencia de floraciones masivas (De-Anda *et al.*, 2019; Massey *et al.*, 2022; Moreira *et al.*, 2022; Nowicka-Krawczyk *et al.*, 2022). Particularmente, géneros como *Dolichospermum*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Nodularia*, *Cylindrospermopsis*, *Oscillatoria* y *Planktothrix* han sido identificados como responsables de desarrollar floraciones en lagos, lagunas, océanos, ríos, arroyos, reservorios de agua e incluso pozos (Massey *et al.*, 2022). Estos géneros se destacan no solo por su capacidad de proliferación, sino también por la producción de metabolitos secundarios conocidos como cianotoxinas, que pueden tener efectos perjudiciales para la flora y fauna acuáticas (Igwaran *et al.*, 2024; Nandini *et al.*, 2019).

Debido a su amplia variedad, las cianotoxinas se clasifican con base en distintos criterios: a) su estructura química, como alcaloides, ésteres de fosfato, péptidos cíclicos y lipopéptidos; b) su especificidad y actividad biológica, como hepatotoxinas, citotoxinas, neurotoxinas y toxinas dérmicas, y c) su distribución epidemiológica, toxicológica, y geográfica,

destacando las microcistinas (MCs), nodularinas (NODs), anatoxinas (ATXs), cilindrospermopsinas (CINs) y saxitoxinas (STXs) (Bashir *et al.*, 2023; Moreira *et al.*, 2022). En general, las hepatotoxinas (MCs y NODs), lipopolisacáridos y neurotoxinas (ATXs y STXs) son las más comunes en sistemas de agua dulce (Igwaran *et al.*, 2024; Moreira *et al.*, 2022).

Cabe destacar que en la actualidad existe un debate acerca de la función fisiológica de las cianotoxinas. Algunos estudios sugieren que estos compuestos no son esenciales para el crecimiento o la reproducción, sino que podrían actuar como mecanismo de defensa frente a depredadores (Bashir *et al.*, 2023). Otros autores plantean que dado que muchas cianotoxinas se encuentran dentro de la célula sana (endotoxinas) en un alto porcentaje bajo condiciones desfavorables son liberadas en el agua al final del ciclo de vida de las floraciones (Mokoena, 2024). Además, se ha mencionado que el aumento de parámetros como la concentración de N y la temperatura favorecen la producción de cianotoxinas (Bashir *et al.*, 2023; Igwaran *et al.*, 2024).

En particular, los cambios ambientales de carácter temporal —como los periodos de sequía y lluvia, cada vez más intensos y frecuentes debido al cambio climático— pueden jugar un papel determinante en la dinámica de las floraciones. Dado que la dinámica de la producción de cianotoxinas depende de la expresión de genes específicos y que esta, a su vez, responde a condiciones ambientales complejas, su predicción continúa representando un reto científico, en tanto que los mecanismos de regulación no han sido completamente dilucidados (Igwaran *et al.*, 2024). Por lo anterior, el objetivo de este artículo de revisión es identificar y sintetizar la influencia de a) la eutrofización (carga de nutrientes: nitrógeno y fósforo); b) el cambio climático (temperatura estacional, sequías prolongadas, y precipitaciones); c) la hidrodinámica

(estratificación y tiempo de residencia), y d) las condiciones ópticas (radiación solar y transparencia de la columna de agua) en la proliferación de floraciones de cianobacterias y en la expresión génica de cianotoxinas en ecosistemas de agua dulce.

Esta revisión responde a la ausencia de estudios actualizados que integren de manera conjunta los enfoques ambiental y molecular en el análisis de las floraciones de cianobacterias. Se incorporan evidencias recientes que vinculan condiciones ambientales específicas con la abundancia de géneros toxigénicos y con la activación de genes asociados con la síntesis de microcistinas y saxitoxinas en diversos ecosistemas acuáticos. Comprender cómo factores como el exceso de nutrientes, el calentamiento global o las alteraciones hidrológicas inciden en el comportamiento ecológico y toxigénico de las cianobacterias resulta esencial para el desarrollo de estrategias preventivas, sistemas de monitoreo más eficaces y políticas de gestión integrada de los recursos hídricos. En conjunto, esta revisión contribuye a consolidar el conocimiento actual y a señalar vacíos científicos clave que orienten futuras investigaciones multidisciplinarias en el contexto del cambio ambiental global.

Materiales y métodos

Estrategia de búsqueda y tipo de revisión

Este estudio corresponde a una revisión sistemática integradora, orientada a recopilar, analizar y sintetizar información reciente publicada entre 2020 y 2024 sobre la influencia de factores ambientales en las floraciones de cianobacterias y la expresión génica de cianotoxinas. Este

enfoque permitió combinar evidencia cuantitativa y cualitativa de diferentes fuentes, identificando patrones y vacíos de conocimiento relevantes para la comprensión de dichos fenómenos. Para ello, se recurrió a repositorios académicos de amplio alcance como ScienceDirect, Scopus y Google Académico, reconocidos por su cobertura en ciencias ambientales y biotecnológicas. Para garantizar la precisión y replicabilidad, se aplicaron operadores booleanos y uso de comillas en las consultas. Las combinaciones principales incluyeron expresiones como: "cyanobacterial bloom" AND "environmental factors"; "cyanotoxin" AND ("temperature" OR "nutrients" OR "pH"); "gene expression" AND "Microcystis" AND "toxins". También se utilizaron truncamientos (cyanobact o microcystin).

La búsqueda se delimitó a publicaciones correspondientes a los últimos cinco años (2020-2024), utilizando combinaciones de palabras clave en inglés estratégicamente seleccionadas, a fin de garantizar la inclusión de estudios recientes y relacionados con la temática abordada. Este periodo se estableció con el propósito de integrar los hallazgos más actuales sobre la influencia de los factores ambientales en las floraciones de cianobacterias y la expresión génica de cianotoxinas, considerando el avance de las técnicas moleculares y el impacto creciente del cambio climático en los ecosistemas acuáticos. Revisiones previas (Hennon & Dyhrman, 2020; Moreira *et al.*, 2022) abordaron aspectos generales o metodológicos sobre floraciones y cianotoxinas, pero no incluyeron los estudios más recientes ni la perspectiva ambiental-molecular analizada en el presente trabajo.

Se observaron diferencias notables en el número de publicaciones identificadas entre Google Académico, ScienceDirect y Scopus para el periodo 2020-2024. Google Académico arrojó más de 17 000 resultados,

al utilizar combinaciones como “cyanobacterial bloom”, “seasonal temperature cyanobacterial” y “cyanobacterial bloom environmental factors”. En contraste, ScienceDirect reportó aproximadamente 5 000, 2 300 y 4 100 publicaciones, respectivamente; mientras que Scopus presentó la menor cantidad de registros, con valores de alrededor de 100, 400 y 2 800, dependiendo del término de búsqueda.

Estas diferencias pueden explicarse por el alcance y tipo de recursos incluidos: Google Académico integra una amplia gama de materiales (artículos, tesis y *preprints*) sin control editorial riguroso; Scopus es una base de datos de indexación multidisciplinaria con filtros estrictos, y ScienceDirect, aunque no es una base de datos de indexación como Scopus o Web of Science, funciona como una plataforma editorial de Elsevier que alberga artículos revisados por pares. Su inclusión permitió complementar la búsqueda con publicaciones especializadas de alta calidad en ciencias ambientales, considerando que no se dispone de acceso institucional a Web of Science.

Para esta revisión, se priorizó el análisis de publicaciones extraídas de ScienceDirect debido a su enfoque especializado en literatura científica revisada por pares, su accesibilidad y la consistencia editorial que ofrece en temas afines a las ciencias ambientales. Esta elección permitió asegurar la calidad y relevancia del material analizado, evitando al mismo tiempo la dispersión o redundancia que podría derivarse del uso de plataformas más amplias o heterogéneas. Como se observa en la Figura 1, entre 2020 y 2024 se registra un crecimiento sostenido en el número de publicaciones asociadas con el término “cyanobacterial bloom”, que alcanza su punto máximo en 2024. Ese mismo año también se identifica un aumento significativo en los estudios enfocados en factores ambientales vinculados con las FC (“cyanobacterial bloom environmental

factors”), la cuales superaron por primera vez las 900 publicaciones. En contraste, las investigaciones relacionadas con la temperatura estacional (“seasonal temperature cyanobacterial”) mostraron una tendencia más estable, con un incremento leve entre 2022 y 2024.

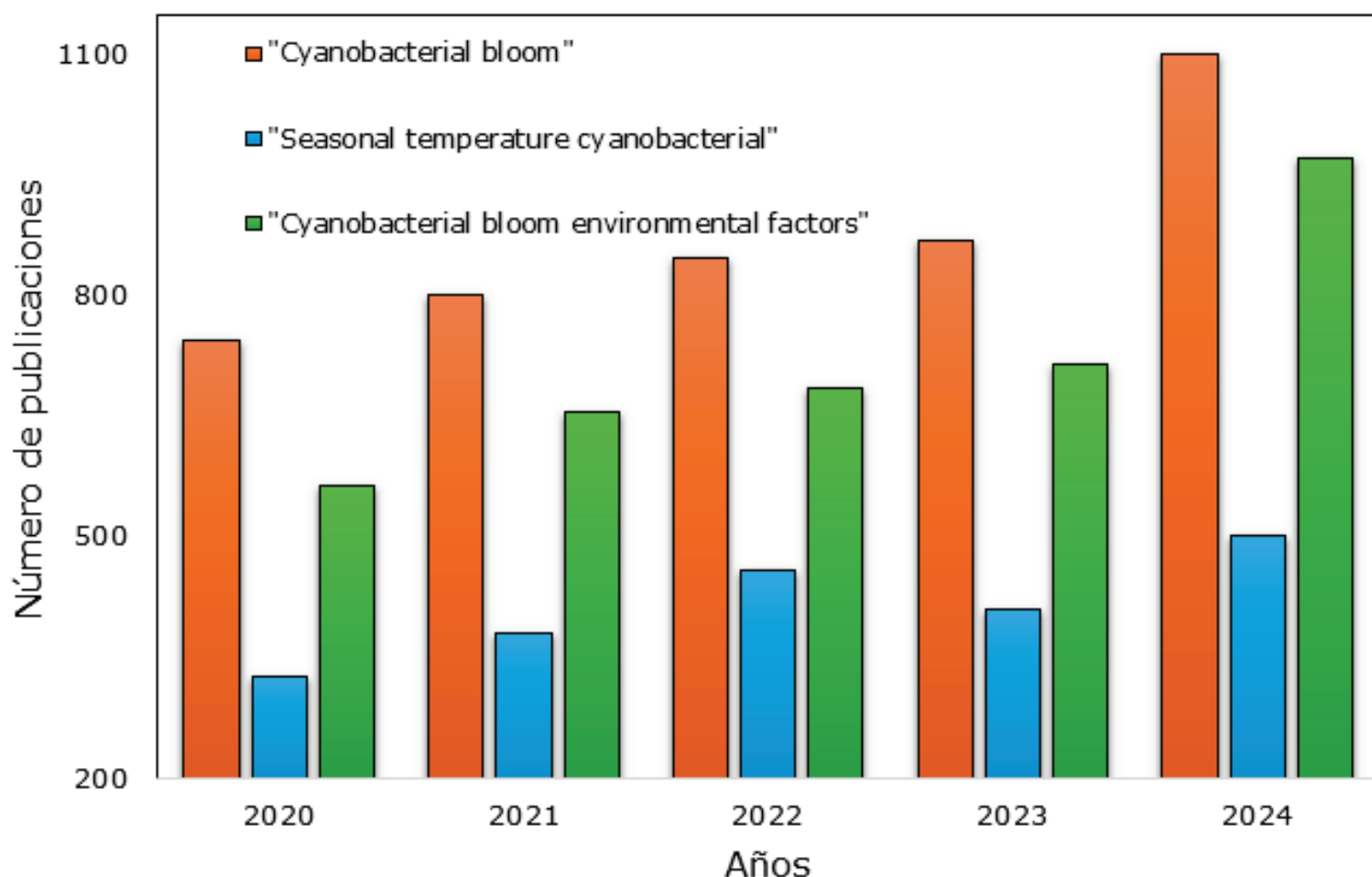


Figura 1. Publicaciones registradas en ScienceDirect de 2020 a 2024 utilizando combinaciones de palabras clave relacionadas con la temática seleccionada.

Criterios de selección y procedimiento de análisis

Ante este panorama mostrado en la Figura 1, se realizó una revisión sistemática y selectiva de 40 artículos científicos considerados los más relevantes. La búsqueda se efectuó de forma manual, aplicando filtros por año de publicación (2020-2024), tipo de documento (artículos de investigación y revisiones) e idioma (inglés). La selección final de artículos se realizó con base en los siguientes criterios específicos de inclusión: 1) publicaciones entre 2020 y 2024; 2) estudios que abordaran de forma explícita las variables ambientales (p. ej., temperatura, concentración de nutrientes, radiación solar, pH o tiempo de residencia hidráulico); 3) uso de metodologías cuantitativas o ensayos experimentales en laboratorio o campo, y 4) disponibilidad de acceso completo al texto. En la primera fase se aplicaron los filtros por año de publicación, tipo de documento (artículos de investigación y revisiones) e idioma (inglés). En la segunda fase se realizó una selección manual en función de los criterios de inclusión previamente establecidos. Por último, los artículos seleccionados se organizaron y analizaron comparativamente, identificando patrones comunes entre los factores ambientales reportados y la expresión génica de cianotoxinas. Esta estrategia de selección buscó garantizar la calidad científica, actualidad y pertinencia temática de los estudios revisados, permitiendo una síntesis crítica sobre los principales factores ambientales que favorecen las floraciones de cianobacterias y producción de cianotoxinas en agua dulce.

Resultados

De acuerdo con la revisión bibliográfica realizada, en la Figura 2 se presenta un resumen visual de los principales factores que influyen en la aparición y proliferación de las floraciones de cianobacterias (FC). Entre estos se encuentran la eutrofización (sobre todo por exceso de nitrógeno y fósforo); variables hidrodinámicas (como estratificación térmica y baja velocidad del viento); el cambio climático (aumento de temperatura y modificaciones en los patrones de precipitación); actividades antrópicas (uso agrícola, ganadero e industrial del suelo); la disponibilidad de luz y radiación solar, y las interacciones con comunidades microbianas (Caen *et al.*, 2024; Gao *et al.*, 2023; Harris *et al.*, 2024; Igwaran *et al.*, 2024; Le *et al.*, 2024).

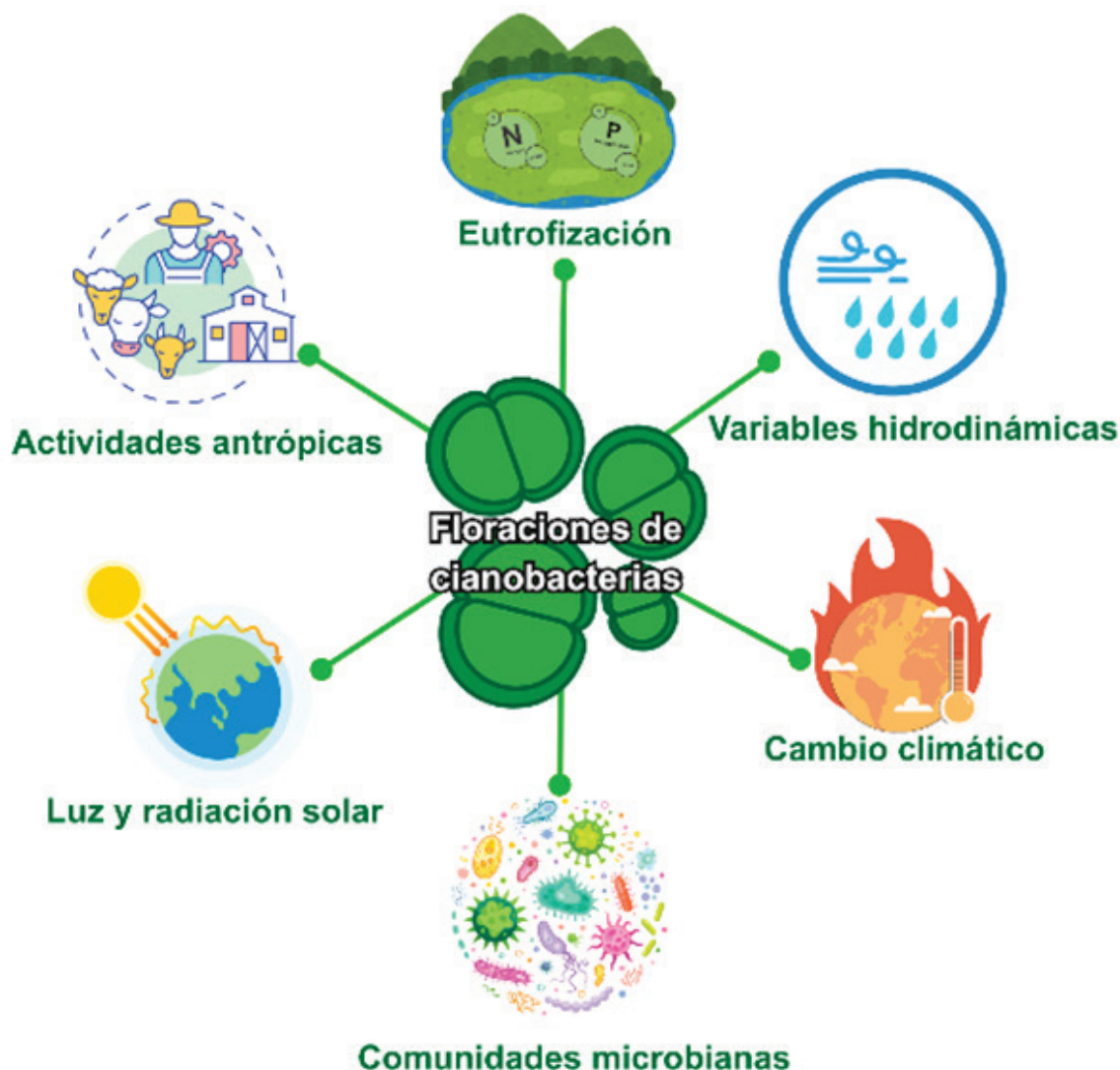


Figura 2. Factores que influyen en el desarrollo de las floraciones de cianobacterias.

Dichos factores están en consonancia con los identificados en los cuerpos de agua incluidos en la Tabla 1, donde las floraciones se asocian mayoritariamente con el enriquecimiento por nutrientes (eutrofización) y el incremento de la temperatura, al igual que con las condiciones hidrodinámicas y morfométricas particulares de cada sistema (como la profundidad, estratificación y conectividad lateral del agua). Por ejemplo,

el lago Tai en China y la represa Billings en Brasil destacan el papel del fósforo y la temperatura; mientras que el lago Erie, en Canadá y EUA, y el lago Clear, en EUA, evidencian la influencia combinada de nutrientes, viento y variaciones espaciotemporales. Asimismo, en algunos sitios, como el río Mosela, en Europa, se enfatiza el impacto del cambio climático sobre las condiciones físicas del sistema.

Tabla 1. Cuerpos de agua dulce afectados por FC a nivel mundial.

Cuerpo de agua	Género(s) identificado(s)	Principales factores asociados	Referencia
Lago Tai (China)	<i>Microcystis</i>	Concentración de P, pH y temperatura	Zhang <i>et al.</i> (2024)
Laguna de Cajititlán (México)	<i>Planktothrix</i> y <i>Cylindrospermopsis</i>	Enriquecimiento con nutrientes (P y N)	Díaz-Torres <i>et al.</i> (2021)
Lago Vegorítida (Grecia)	<i>Dolichospermum</i> , <i>Microcystis</i> y <i>Aphanocapsa</i>	Alta concentración de P	Zervou <i>et al.</i> (2021)
Lago Victoria (Uganda/ Tanzania/ Kenia)	<i>Dolichospermum</i> y <i>Planktolyngbya</i>	Limitación de N	Olokotum <i>et al.</i> (2021)
Represa Billings (Brasil)	<i>Microcystis</i> , <i>Raphidiopsis</i> y <i>Dolichospermum</i>	Incremento de temperatura, pH, conductividad, N y SDT	Passos <i>et al.</i> (2022)
Lago Erie (EUA/Canadá)	<i>Microcystis</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Pseudanabaena</i> , <i>Planktothrix</i> , y <i>Aphanizomenon</i>	Enriquecimiento con nutrientes (P y N), profundidad y estacionalidad	Nauman <i>et al.</i> (2024)
Lago Ypacaraí (Paraguay)	<i>Anabaena</i> , <i>Aphanocapsa</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Pseudanabaena</i> y <i>Synechococcus</i>	Alta concentración de N e incremento de temperatura	Ávalos <i>et al.</i> (2024)
Río Mosela (Francia/ Luxemburgo/ Alemania)	<i>Microcystis</i>	Cambios hidrológicos y físicos relacionados con el cambio climático	Kleinteich <i>et al.</i> (2024)
Lago Clear (EUA)	<i>Microcystis</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Gloeotrichia</i> , <i>Limnographis</i> y <i>Pseudanabaena</i>	Relación N:P, duración de estratificación, baja velocidad del viento y temperaturas cálidas	Swann <i>et al.</i> (2024)
Lago Okeechobee (EUA)	<i>Microcystis</i>	Limitación de N, aumento de temperatura y disponibilidad de luz	Jiang <i>et al.</i> (2025)

Además, en la Tabla 1 se evidencia que múltiples cuerpos de agua dulce alrededor del mundo se han visto afectados por FC, siendo *Microcystis* el género más frecuentemente reportado, presente en la mayoría de los casos analizados. Esta especie aparece tanto en lagos de América (lagos Erie, Okeechobee y Clear), como en Asia (lago Tai), África (lago Victoria), Europa (río Mosela) y América Latina (laguna de Cajititlán, lago Ypacaraí), lo que confirma su alta capacidad de adaptación a diferentes condiciones ambientales. Otros géneros recurrentes incluyen *Dolichospermum*, *Aphanizomenon*, *Planktothrix* y *Cylindrospermopsis*. Entre los principales factores asociados con la proliferación de estas floraciones destacan el enriquecimiento por nutrientes (nitrógeno y fósforo), el aumento de temperatura, la estratificación térmica, la relación N:P, la baja velocidad del viento, la profundidad del cuerpo de agua, la disponibilidad de luz y, en algunos casos, la limitación de nitrógeno.

Además, se identifican factores hidrológicos y físicos asociados con el cambio climático, como en el caso del río Mosela, donde la variabilidad en la temperatura del agua, la radiación solar, la disponibilidad de nutrientes y el caudal de descarga evidencia que las FC son un fenómeno complejo, con múltiples causas interrelacionadas que dependen del contexto local (Kleinteich *et al.*, 2024). La presencia simultánea de varios géneros en un mismo cuerpo de agua, como se observa en los lagos Erie y Ypacaraí, también sugiere interacciones ecológicas que podrían intensificar el fenómeno (Ávalos *et al.*, 2024; Nauman *et al.*, 2024). Estos hallazgos respaldan la necesidad de estudios específicos por región y el diseño de estrategias de manejo adaptadas a las condiciones locales para prevenir o mitigar las floraciones.

Variables ambientales relacionadas con el cambio climático

El cambio climático consiste en la modificación de los patrones meteorológicos del planeta, que incluye el aumento sostenido de la temperatura media global, la alteración de los regímenes de precipitación, la mayor frecuencia de eventos extremos (sequías, olas de calor, tormentas intensas), y los cambios en la radiación solar y los ciclos estacionales. Cuando estas modificaciones ocurren de forma gradual, permiten que los organismos se adapten de forma progresiva a las nuevas condiciones, aunque en las últimas décadas la velocidad de tales cambios ha superado la capacidad de adaptación de muchos ecosistemas acuáticos (Paerl & Paul, 2012; Plaas & Paerl, 2021). Sin embargo, cuando los cambios son acelerados, los ecosistemas experimentan desequilibrios que dificultan los procesos adaptativos (Raizada *et al.*, 2022). Tal aceleración se atribuye sobre todo a las emisiones de gases de efecto invernadero derivadas de las actividades humanas, cuyas consecuencias incluyen un aumento en la frecuencia e intensidad de eventos extremos como sequías, olas de calor e inundaciones (Fawzy *et al.*, 2020). Estas condiciones también provocan el incremento de la temperatura global, la estratificación térmica en los cuerpos de agua y un alza en las concentraciones de dióxido de carbono (CO₂), factores que favorecen el desarrollo de FC (Figura 3) (Igwaran *et al.*, 2024).

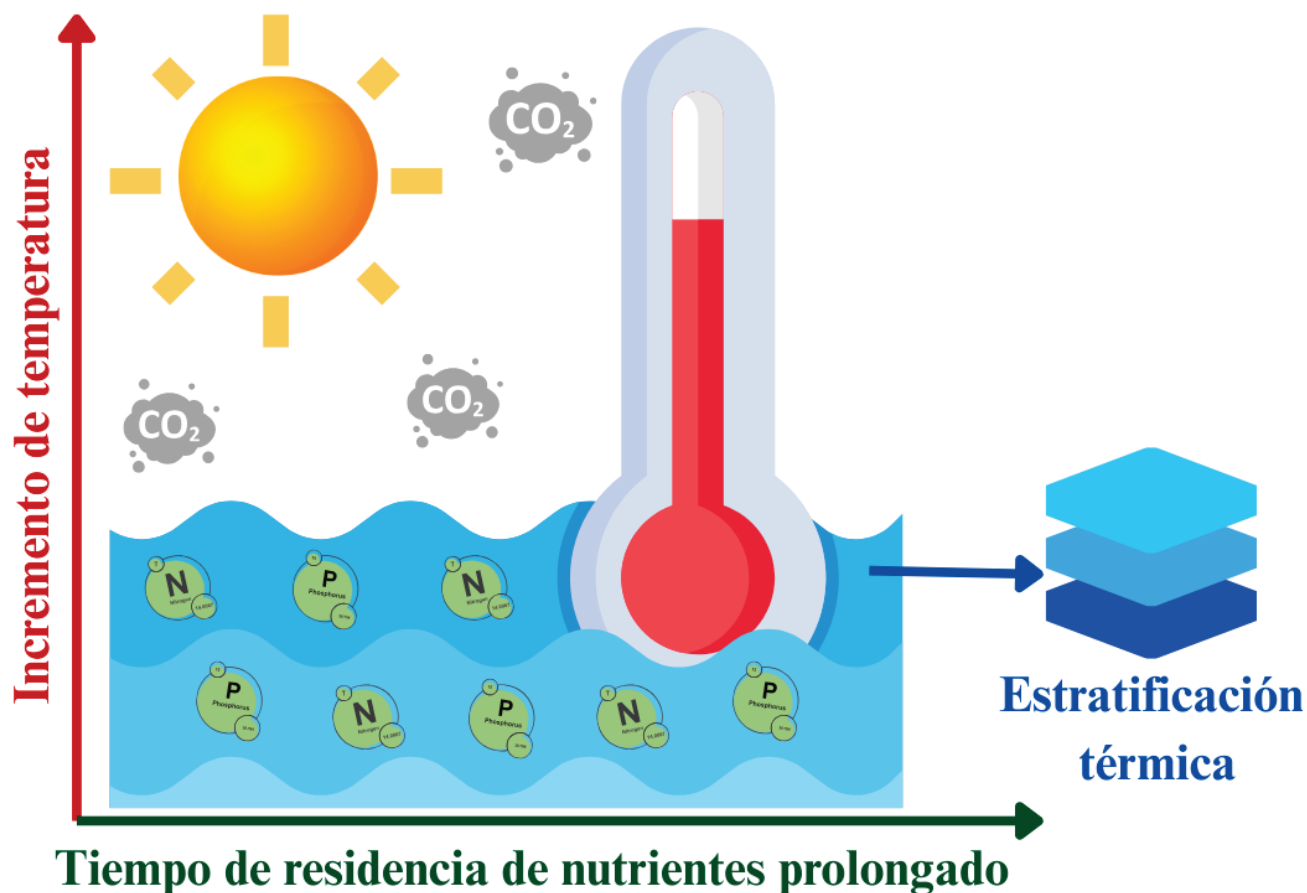


Figura 3. Consecuencias de los eventos climáticos extremos que favorecen la proliferación de floraciones de cianobacterias.

La temperatura es uno de los parámetros ambientales más estudiados en relación con las floraciones de cianobacterias (FC) (O'Neil *et al.*, 2012; Paerl & Paul, 2012). Su incremento se ha vinculado directamente con un mayor crecimiento de estos microorganismos, cuya temperatura óptima suele encontrarse por encima de los 20 °C. Por ello, su proliferación es más común durante las estaciones cálidas, como la primavera y el verano (Igwaran *et al.*, 2024; Van-de-Waal *et al.*, 2024). El aumento de la temperatura acelera la tasa de crecimiento de las

cianobacterias y favorece la dominancia de especies tóxicas en ambientes eutrofizados. En el embalse Valle de Bravo (México), se ha reportado la presencia recurrente de *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon yezoense* y otras especies potencialmente tóxicas, asociadas con incrementos estacionales de temperatura y altas concentraciones de nitrógeno y fósforo derivadas de actividades antrópicas. De manera similar, en el lago Titicaca (Perú-Bolivia) se ha documentado un gradiente de eutrofización vinculado con el aporte de nutrientes agrícolas y el calentamiento superficial, que favorece la proliferación de cianobacterias en áreas costeras (Lanza *et al.*, 2024; Ramírez-García & Chicalote-Castillo, 2021). Estos casos regionales refuerzan la evidencia de que el cambio climático y la eutrofización actúan de manera sinérgica en la intensificación de floraciones en sistemas tropicales y subtropicales. En este sentido, la ubicación geográfica modula los patrones estacionales de las FC. En Europa, Filatova *et al.* (2020) identificaron diferencias por zona climática: los regímenes mediterráneo y continental presentan dos picos (primavera y finales de verano-otoño), mientras que el Atlántico muestra un único pico estival. Estos contrastes sugieren una modulación conjunta por temperatura, régimen de precipitación/turbidez y estabilidad de la columna de agua.

Por otro lado, trabajos recientes han documentado su aparición en épocas invernales, lo cual indica una creciente capacidad de adaptación a temperaturas más bajas (Reinl *et al.*, 2023). Un estudio realizado por Grosbois *et al.* (2024) en dos lagos boreales de Canadá —los lagos Fortuna y Beauchamp— evidenció la presencia de floraciones durante todo el año, incluso en invierno. La investigación incluyó la evaluación de parámetros de calidad del agua en diferentes estratos de la columna de agua (*epilimnion*, *metalimnion*, *hipolimnion*). En el lago Fortuna se

registraron comunidades de *Planktothrix*, *Limnothrix* y *Aphanizomenon* en el *metalimnion*; mientras que en lago Beauchamp predominaron *Aphanothece*, *Aphanocapsa* y *Gomphosphaeria* en el *epilimnion*. Aunque se observó una mayor abundancia de cianobacterias en verano y otoño, en el caso de *Planktothrix*, el conteo celular alcanzó su máximo en noviembre y su mínimo en marzo, con concentraciones que superaron los límites recomendados por la OMS para el agua destinada al consumo humano y uso recreativo; incluso en condiciones invernales propias del sistema (en el *metalimnion*, a temperaturas cercanas a 4 °C). Este patrón no se atribuye al calentamiento global sino a la adaptación ecofisiológica del género para tolerar baja irradiancia y temperaturas inferiores a las óptimas, junto con su capacidad de posicionamiento en la columna de agua mediante vesículas de gas, lo que reduce la presión de pastoreo zooplanctónico.

Además de la temperatura, la disponibilidad de fósforo y nitrógeno disuelto también fue dominante en la formación de estas floraciones. Cabe señalar que las floraciones en ambientes fríos pueden originarse por acumulación progresiva de biomasa bajo condiciones de crecimiento no óptimas. Sin embargo, el calentamiento de las aguas superficiales también altera la calidad y cantidad del hielo en cuerpos de agua que por lo común se congelan en temporadas invernales, lo cual permite una mayor penetración de la luz y crea condiciones propicias para la proliferación de cianobacterias (Reinl *et al.*, 2023). Por otro lado, la producción de cianotoxinas no siempre guarda relación directa con la densidad celular. Es decir, una floración extensa no implica necesariamente una alta toxicidad, pues algunas especies pueden secretar potentes toxinas incluso a bajas concentraciones y representar un riesgo significativo para la fauna acuática y la salud humana (Igwaran

et al., 2024). Además, al no ser cadenas específicas, más de un género puede producir más de un tipo de cianotoxina (Moreira *et al.*, 2022).

En este sentido, Nandini *et al.* (2019) evaluaron la toxicidad de extractos de cianobacterias recolectadas en el embalse de Valle de Bravo (México) durante diferentes estaciones (enero y septiembre), mediante bioensayos sobre el rotífero *Brachionus calyciflorus*. Se analizaron los efectos agudos y crónicos de las cianotoxinas a diferentes concentraciones, además de considerar la temperatura ambiental previamente registrada en el embalse (20 y 25 °C). Como resultado, se observaron variaciones en la composición específica de cianobacterias por temporada: en enero predominó *Microcystis wesenbergii* y *M. aeruginosa*, mientras que en septiembre hubo una predominancia de *Woronichinia naegeliana*. A pesar de que la concentración de *Microcystis* fue mayor en las muestras obtenidas en enero, la toxicidad aguda fue mayor en el extracto de septiembre. Similarmente, se observó que los rotíferos expuestos a los extractos de *W. naegeliana* tuvieron una menor esperanza de vida, tasa reproductiva y crecimiento poblacional conforme aumentó la concentración del extracto, con independencia de la temperatura de exposición. Sin embargo, los autores señalaron que, en el ambiente natural, los efectos adversos del extracto de *W. naegeliana* podrían estar amplificados por la temperatura registrada en septiembre (22-23 °C).

Por su parte, Caen *et al.* (2024) analizaron la dinámica poblacional de subpoblaciones tóxicas y no tóxicas de cianobacterias bajo distintos escenarios de temperatura, utilizando un modelo matemático previamente reportado. Los resultados sugieren que las fluctuaciones térmicas a lo largo del año influyen en la dominancia relativa de estas subpoblaciones, observándose una mayor abundancia de cianobacterias

tóxicas al inicio y final del verano, y una predominancia de cepas no tóxicas durante la mitad de la estación (Figura 4).

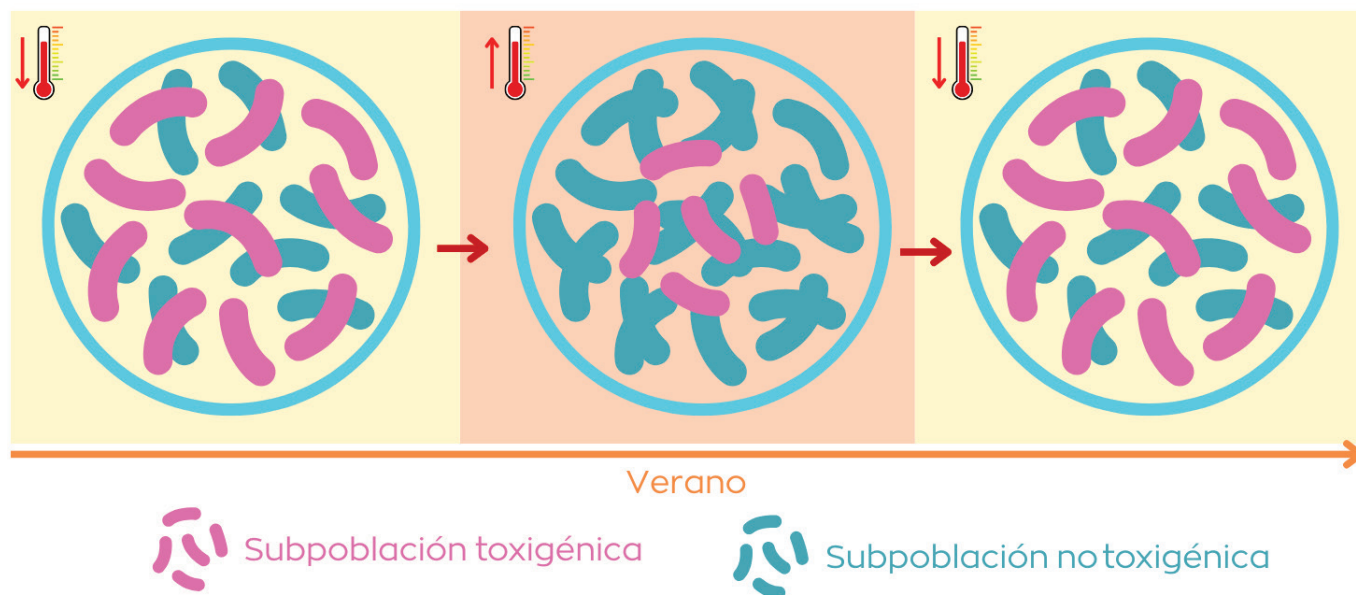


Figura 4. Efecto del incremento de la temperatura sobre subpoblaciones toxigénicas y no toxigénicas.

Posteriormente, se realizó un ensayo de laboratorio con subpoblaciones de *Dolichospermum* sp. y *Microcystis* sp., el cual confirmó que la temperatura óptima de crecimiento de las subpoblaciones tóxicas es menor a la de las no tóxicas. En consecuencia, los intervalos de temperatura intermedia constituyen una ventana estacional de ventaja para los genotipos tóxicos. Bajo el escenario del cambio climático, el aumento de la temperatura media y/o de su amplitud estacional tiende a prolongar los intervalos térmicos intermedios (p. ej., inicios más templados de verano y enfriamientos más tardíos al final de la estación), lo que incrementa la duración anual de esa ventaja y, por ende, la

frecuencia de episodios relativamente tóxicos. No obstante, los autores resaltan la necesidad de realizar estudios adicionales en condiciones naturales que consideren otros factores moduladores, como la disponibilidad de nutrientes, la intensidad lumínica y otros estresores ambientales. Estos hallazgos ponen de manifiesto la complejidad de predecir la producción de cianotoxinas sin un análisis integrado de múltiples variables ecológicas y fisiológicas.

Influencia de la carga de nutrientes (N y P)

El N y P son los principales nutrientes que ingresan a los ecosistemas acuáticos, cuyas rutas de entrada más comunes incluyen la erosión del suelo, las descargas de aguas residuales, el desbordamiento o fugas de alcantarillado doméstico, y la escorrentía asociada con el uso intensivo de fertilizantes (Igwaran *et al.*, 2024). El cambio de uso de suelo, como la urbanización, deforestación y expansión agrícola, ha generado alteraciones significativas en los ciclos biogeoquímicos naturales. La urbanización incrementa las superficies impermeables, intensificando la escorrentía superficial y facilitando la entrada de nutrientes a los cuerpos de agua. Por su parte, la deforestación disminuye la capacidad de retención y absorción de nutrientes por parte de la vegetación, aumentando su disponibilidad en el sistema acuático (Sitote & Gebremedhine, 2024).

En este contexto, el ciclo del N resulta particularmente afectado, pues involucra rutas metabólicas microbianas complejas, como la nitrificación, desnitrificación y fijación de N, procesos regulados por la estructura y función de las actividades microbianas. En este estudio, N se refiere al nitrógeno total presente en el sistema (incluyendo sus formas

disueltas y particuladas), mientras que N_2 corresponde al nitrógeno molecular atmosférico implicado en los procesos de fijación biológica. La contaminación excesiva con N no solo favorece la eutrofización y altera el equilibrio ecológico, sino que también modifica la dinámica microbiana, afectando la calidad del agua y la deficiencia de los procesos de autorregulación del ecosistema (Yang *et al.*, 2025). Además, incluso cuando las cargas externas disminuyen, los sedimentos internos pueden actuar como una fuente persistente de nutrientes, manteniendo el estado eutrófico de los cuerpos de agua a lo largo del tiempo (Wang *et al.*, 2025).

En este sentido, el cambio climático puede alterar tanto las cargas externas como internas de dichos nutrientes. Por ejemplo, los periodos prolongados de sequía tienden a incrementar su tiempo de residencia en el agua, mientras que las lluvias intensas pueden ocasionar una sobrecarga de nutrientes, generando condiciones propicias para el desarrollo de FC (Igwaran *et al.*, 2024; Reinl *et al.*, 2023). En tal contexto, la disponibilidad de N ha sido reconocida como un regulador clave en la estructura y dinámica de las floraciones. La limitación de este nutriente promueve el crecimiento de cianobacterias fijadoras de N_2 como *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis* y *Dolichospermum*, las cuales pueden iniciar el proceso de floración. Posteriormente, conforme las condiciones cambian, suelen predominar géneros no fijadores como *Microcystis*, *Oscillatoria* y *Planktothrix* (Massey *et al.*, 2022; Paerl *et al.*, 2024).

El fósforo, por su parte, es un elemento esencial, ya que forma parte de componentes fundamentales como el ADN (ácido desoxirribonucleico), ARN (ácido ribonucleico), ATP (adenosín trifosfato) y los fosfolípidos que forman la membrana celular (Grosbois *et al.*, 2024). Además, participa en procesos de señalización intracelular mediante la fosforilación

reversible de proteínas, regulando rutas metabólicas, la respuesta a estímulos ambientales y el control del ciclo celular (Tiwari, 2023). Su disponibilidad es crítica para el desarrollo y la persistencia de las floraciones. Aunque es comúnmente aportado por actividades antrópicas, en ciertos cuerpos de agua puede ser un factor limitante. En esas condiciones, algunas cianobacterias inducen la producción de fosfatasa, enzimas que permiten liberar fosfatos a partir de solutos orgánicos, lo que facilita su proliferación incluso en contextos de escasez (Igwaran *et al.*, 2024).

Dado su papel en conjunto, la relación N:P ha sido ampliamente utilizada como indicador para predecir la aparición de floraciones. Un excedente de P en relación con N puede generar una condición de limitación por N, lo cual favorece la dominancia de cianobacterias fijadoras de N_2 , muchas de las cuales tienen la capacidad de producir cianotoxinas (Swann *et al.*, 2024). En relación con esto, estudios recientes han destacado que, más allá de la relación estequiométrica, la concentración absoluta del nutriente limitante determinará la biomasa final alcanzada por la comunidad y su estructura (Chorus *et al.*, 2021). En ese sentido, Nowicka-Krawczyk *et al.* (2022) analizaron un embalse artificial y encontraron que la composición de las FC respondió en mayor medida a la relación N:P ($\sim 13\%$) que al P por sí solo ($\sim 10\%$). Bajo este enfoque, el manejo de la proporción N:P se ha propuesto como una estrategia de control para cuerpos de agua afectados por las floraciones. A pesar de ello, aún no existe consenso respecto a si es más efectivo restringir solo el fósforo o implementar medidas combinadas entre ambos nutrientes (Wu *et al.*, 2025).

Por otra parte, diversos autores han señalado la importancia de considerar parámetros variables ambientales adicionales, como las

condiciones meteorológicas estacionales (Hounshell *et al.*, 2024; Wu *et al.*, 2025). Por ejemplo, Zhao *et al.* (2022) analizaron el impacto del control de N y P sobre los niveles de eutrofización de 30 lagos de agua dulce poco profundos en China bajo variaciones de temperatura inducidas por la estacionalidad. Se observó que el N es especialmente sensible a la temperatura en invierno: los lagos presentaban una sobresaturación de N_2 , lo que indica que la fijación no era el principal mecanismo de eliminación de N; mientras que en primavera y verano, particularmente la biomasa de *Anabaena* aumentó, reflejando una mayor actividad de fijación de N.

Además, el incremento estacional de temperatura favoreció la liberación de P desde los sedimentos, lo que disminuyó la relación N:P y estimuló la proliferación de cianobacterias fijadoras. Con base en estos resultados, concluyeron que el control de nutrientes debe ser específico para cada cuerpo de agua y adaptado a la estacionalidad, priorizando el control del P en lagos que tienen una alta fijación de N_2 . De manera complementaria, Wu *et al.* (2025) evaluaron el efecto del régimen de nutrientes (aportes de N y P) en conjunto con la meteorología sobre las FC, comparando dos lagos con morfometría contrastante —Xingyun (meseta, más profundo) y Taihu (planicie, somero)—. En el lago Xingyun, las elevadas concentraciones de N y P promovieron un aumento significativo en la biomasa de cianobacterias, reflejado en mayores niveles de clorofila *a* (Chl-*a*). En cambio, en el lago Taihu, a pesar de la entrada de nutrientes, el impacto fue moderado debido a proyectos de desvío de agua que contribuyeron a diluir dichas cargas. En ambos casos se registró una correlación positiva entre el P y la Chl-*a*, lo que quiere decir que el P se comportaba como el nutriente limitante en los dos sistemas. En síntesis, la revisión bibliográfica destacó que los nutrientes

configuran el potencial de proliferación, pero la respuesta efectiva también depende del contexto físico y meteorológico; por ello, la influencia de la carga de nutrientes no debe ser interpretada de forma aislada. En consecuencia, incorporar otros factores ambientales en el análisis es esencial para avanzar en la comprensión de la intensidad y composición de las FC.

Efecto de la luz y la radiación solar

A diferencia de otros parámetros ambientales estudiados, la influencia de la luz y la radiación solar en el desarrollo de las FC ha recibido relativamente poca atención en la literatura reciente, a pesar de que estos microorganismos son fotosintéticos. En tal contexto, el cambio climático también ha modificado el régimen de radiación en la superficie terrestre debido al incremento en las concentraciones atmosféricas de CO₂ y a la disminución de la capa de ozono, lo que ha resultado en un aumento global tanto de la temperatura del aire como de la radiación ultravioleta (UV), principalmente la fracción UV-B (280-315 nm) (Yan *et al.*, 2024).

De acuerdo con diversos estudios, la radiación UV de alta intensidad puede tener efectos nocivos sobre la estructura fisiológica de las algas tanto a nivel celular como molecular, afectando negativamente procesos clave como la fotosíntesis. Sin embargo, las cianobacterias han desarrollado mecanismos adaptativos que les permiten tolerar estos efectos, entre ellos la síntesis de aminoácidos que absorben la radiación UV, sistemas enzimáticos de reparación del daño inducido, o incluso la formación de agregados de mayor tamaño con el fin de reducir la sensibilidad a los rayos UV (Prathima *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2024).

Bajo este preámbulo, Yan *et al.* (2024) analizaron la respuesta de *Microcystis aeruginosa* ante condiciones relacionadas con el cambio climático. El estudio evaluó el crecimiento de cultivos a 25 y 30 °C, expuestos a radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm), sola o en combinación con radiación UV. Los resultados indicaron que la mayor temperatura (30 °C) incrementó la sensibilidad de *M. aeruginosa* a la radiación UV, principalmente por una reducción de la capacidad de reparación del fotosistema II (FSII). Si bien se detectó actividad de enzimas antioxidantes, no fue suficiente para mitigar el daño al FSII. En cuanto a la producción de MCs, se observó un incremento bajo condiciones de alta radiación fotosintéticamente activa combinada con radiación UV a 30 °C, lo cual sugiere que su síntesis podría estar relacionada con una respuesta de defensa frente al estrés oxidativo. Aunque este mecanismo conlleva un alto costo energético, que puede afectar la competitividad, no reduce el riesgo toxicológico: aun con menor rendimiento fotosintético, la mayor cuota celular y/o la liberación de la MCs pueden elevar su concentración en el sistema de agua.

Por otro lado, Wang *et al.* (2024) llevaron a cabo un análisis de datos sobre radiación solar UV superficial en 40 lagos, correlacionándolos con concentraciones de N y P, y la frecuencia de FC registradas durante 20 años. El estudio mostró una asociación positiva entre la radiación UV y la densidad de cianobacterias, así como una mejora significativa en el ajuste de la relación entre la concentración de P total y tanto la frecuencia como el área máxima de las floraciones al incorporar la UV como covariable. De acuerdo con los autores, estos resultados son compatibles con que la radiación UV se asocie con mayores densidades y/o con mayor recurrencia de FC, posiblemente al favorecer la captación de P como respuesta al estrés oxidativo (mecanismo propuesto). También se

observó que los años con mayor extensión de floraciones estuvieron precedidos por años con UV más alta, por lo que plantean utilizar la variación de la UV como predictor complementario del comportamiento cíclico de las floraciones a escala global.

La evidencia citada sugiere que la radiación solar no solo actúa como fuente de energía para las cianobacterias, sino también como un agente de estrés que puede influir en su crecimiento, estructura fisiológica y capacidad toxigénica (Figura 5). Aunque aún la información al respecto es limitada en comparación con otras variables, como la temperatura o la carga de nutrientes, la radiación solar emerge como un factor ambiental de importancia creciente, en especial bajo escenarios de cambio climático que modifican los patrones de luz. Profundizar en su interacción con otras variables, así como en sus efectos sobre los mecanismos moleculares de defensa y síntesis de cianotoxinas, permitirá mejorar la comprensión de las FC en sistemas acuáticos dinámicos y vulnerables.

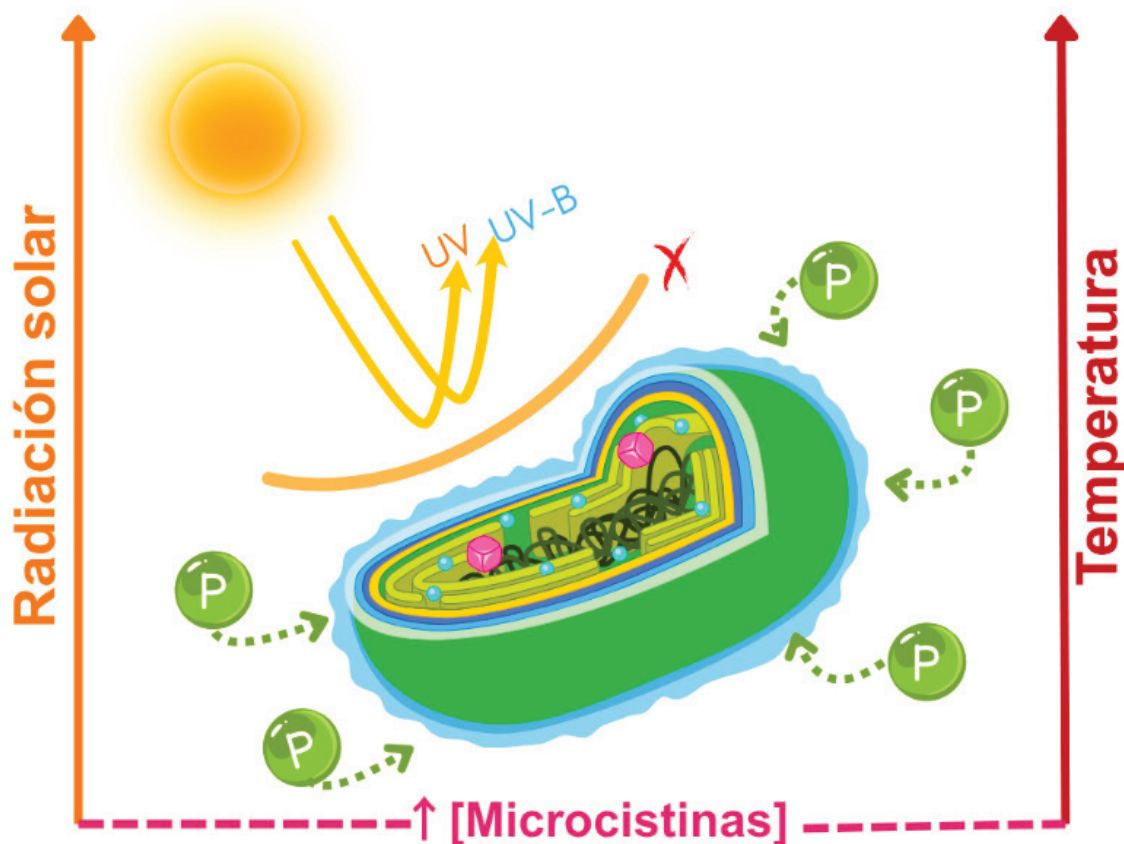


Figura 5. Efecto del incremento de la radiación solar y la temperatura sobre la absorción de fósforo (P) y la síntesis de microcistinas.

Influencia de los factores ambientales sobre la producción de cianotoxinas desde la perspectiva molecular

La creciente frecuencia e intensidad de las FC ha impulsado un interés significativo en el desarrollo de métodos capaces de predecir tanto su ocurrencia como su toxicidad, con el objetivo de mitigar sus impactos ecológicos, sanitarios y económicos. En respuesta a esta problemática, se han propuesto diversos enfoques que abarcan desde modelos

matemáticos y sistemas de monitoreo remoto hasta el análisis de series temporales en donde se integran variables ambientales, como la temperatura, radiación solar y concentraciones de nutrientes, al igual que la detección temprana de genes asociados con la producción de cianotoxinas (Duan *et al.*, 2022; Van-de-Waal *et al.*, 2024; Wu *et al.*, 2025; Zhao *et al.*, 2022). No obstante, la complejidad inherente de los ecosistemas acuáticos, sumada a las brechas existentes en el conocimiento de los mecanismos de adaptación y regulación fisiológica de las cianobacterias ante distintas condiciones ambientales, representa un desafío importante para la formulación de modelos predictivos realmente robustos.

Por otra parte, la literatura reciente indica que la producción de cianotoxinas no siempre es proporcional a la densidad celular; su ocurrencia, tipo y concentración dependen de la presencia/abundancia de las cadenas toxigénicas, las cuales están reguladas por diferencias genéticas y fenotípicas entre especies (Bashir *et al.*, 2023; Moraes *et al.*, 2021). Ante estas limitaciones, comprender los procesos que regulan el comportamiento de las cianobacterias a nivel molecular —sobre todo los relacionados con la síntesis de cianotoxinas y su respuesta a estímulos ambientales— resulta fundamental para avanzar en estrategias de predicción y mitigación. En este contexto, algunas técnicas moleculares han sido aplicadas con el propósito de llenar los vacíos de conocimiento existentes. Gonzales-Ferraz *et al.* (2024) investigaron la dinámica estacional del potencial toxigénico en especies del género *Microcystis* mediante qPCR de ADN del gen *mcyE*, en función de N, P y temperatura. Dicho gen fue detectado en la mayoría de las muestras, incluso con baja biomasa y temperaturas inferiores a 10 °C. En términos generales, la biomasa de *Microcystis* y la abundancia de *mcyE* se correlacionaron

positivamente con P y negativamente con N en forma de nitrato (NO_3^-); este último probablemente asociado con el consumo activo de nutrientes. A nivel especie, el análisis multivariante vinculó a *M. viridis* con copias del gen *mcyE*, mientras que *M. aeruginosa* y *M. wesenbergii* se asociaron con N y P, y *M. botrys* con la temperatura del agua. A su vez, Moraes *et al.* (2021) desarrollaron y validaron un ensayo de qPCR dirigido a *stxA* para cuantificar ADN de productores potenciales (*Raphidiopsis*, *Aphanizomenon* y *Geitlerinema*) en un embalse de Brasil, encontrando asociaciones positivas con biomasa, N:P y el pH, y negativas con turbidez y concentración de P. Cabe señalar que algunas muestras con *sxtA* no presentaban STX detectable, por lo que la presencia del gen no garantiza la expresión ni toxinogénesis sin condiciones ambientales propicias. Así, comprender cómo las variaciones en el ambiente influyen en dicha expresión requiere profundizar en el análisis génico. Desafortunadamente, la información disponible en dicho ámbito sigue siendo limitada.

La Tabla 2 resume evidencia de la literatura reportada en los últimos cinco años relacionada con el efecto de distintas variables ambientales sobre la expresión génica de cianotoxinas, en específico microcistina (MC) y saxitoxina (SXT), dos de las toxinas más comúnmente producidas por cianobacterias. En el caso de genes relacionados con la síntesis de microcistina, como *mcyA* y *mcyB*, se observó un incremento en su expresión bajo condiciones de alta concentración de nitrógeno, aumento de la temperatura y presencia de fósforo total (FT), respectivamente.

Tabla 2. Efecto de las variables ambientales sobre la expresión génica de cianotoxinas.

Gen	Tipo de cianotoxina/gen	Función	Variable analizada	Efecto	Especie asociada	Referencia
<i>mcyA</i>	Microcistina (MC)	Adición de Mdha y D-alanina	Alta concentración de N	↑ Expresión de <i>mcyA</i> y la concentración de MC	<i>Microcystis</i> sp.	Bashir <i>et al.</i> (2023)
<i>mcyB</i>		Adición de varios l-aminoácidos y ácido metilaspártico (D-MeAsp)	Aumento de temperatura	↑ Expresión de <i>mcyB</i>	<i>M. aeruginosa</i>	
<i>sxtA</i>	Saxitoxina (SXT)	Carga de ACP, metilación, condensación de Claisen	Temperatura elevada (30 °C)	↑ Expresión de <i>sxtA</i>	<i>Aphanizomenon gracile</i>	Bashir <i>et al.</i> (2023)
<i>sxtI</i>		Carbamilación	Exposición a depredadores	↑ Expresión de <i>sxtI</i> y <i>sxtU</i> y de la concentración de SXT	<i>Raphidiopsis raciborskii</i>	Vilar <i>et al.</i> (2021)
<i>sxtU</i>		Reducción del grupo aldehído terminal del precursor de PST				

↑ = incremento.

Estos resultados evidencian que factores como el enriquecimiento por nutrientes y el cambio climático pueden potenciar no solo las floraciones, sino también su toxicidad. Por ejemplo, *Microcystis* sp. mostró mayor expresión de *mcyA* y aumento de microcistina bajo altas concentraciones de nitrógeno, mientras que *M. aeruginosa* elevó la expresión de *mcyB* ante temperaturas elevadas.

En cuanto a los genes asociados con la saxitoxina (*sxtA*, *sxtI* y *sxtU*), su expresión—cuantificada mediante RT (ARN) con normalización

a 16S rRNA o *rpoC1*— se vio favorecida por temperaturas elevadas y la exposición a depredadores, como se evidenció en especies como *Aphanizomenon gracile* y *Raphidiopsis raciborskii*. En conjunto, estos hallazgos destacan la importancia de monitorear tanto los factores ambientales como la expresión génica en contextos de floraciones, pues las condiciones que promueven el crecimiento de cianobacterias también pueden aumentar la producción de toxinas con efectos adversos para los ecosistemas acuáticos y la salud humana.

En relación con esto, Wang *et al.* (2021) evaluaron cómo las variaciones en la densidad celular de *M. aeruginosa* (FACHB-905) afectaban la expresión del clúster *mcy*, responsable de la síntesis de MCs, utilizando la reacción en cadena de la polimerasa con transcripción inversa en tiempo real (RT-PCR). Los resultados mostraron que la expresión de *mcyA* y la concentración de MC-LR incrementaron con la densidad celular, lo cual sugiere que el control del crecimiento de *M. aeruginosa* podría ser una estrategia útil para mitigar la contaminación por MCs en sistemas acuáticos. Sin embargo, este estudio no abordó los factores ambientales.

En contraste, Bashir *et al.* (2023) realizaron una revisión de los avances relacionados con la regulación de la síntesis de cianotoxinas a través de una perspectiva molecular, identificando estudios que exploraran el rol de factores bióticos y abióticos a nivel genético. Se reportó que factores ambientales como altas temperaturas, la deficiencia de N y la aplicación de ácido acetilsalicílico modulan la expresión de genes implicados en la producción de MCs. De manera similar, se ha demostrado que una temperatura elevada (30 °C) incrementa la expresión de genes relacionados con la biosíntesis de STXs. En resumen, la mayoría de los estudios se han enfocado principalmente en las MCs, dejando en gran

medida sin explorar la regulación genética y ambiental de otras cianotoxinas relevantes.

De forma complementaria, estudios de transcriptómica (RNA-seq) muestran que variaciones en N y P, así como en luz/UV y temperatura, reprograman redes de fotoprotección, estrés oxidativo y metabolismo de N/P en géneros como *Dolichospermum*, con implicaciones indirectas para la toxigenogénesis (Kramer *et al.*, 2022). No obstante, esta revisión priorizó los análisis realizados con marcadores dirigidos (qPCR/RT-qPCR), y la cuantificación de toxinas, dada su aplicabilidad al monitoreo y su disponibilidad en las bases de datos consultadas. En conjunto, los trabajos publicados desde la perspectiva molecular siguen siendo escasos y heterogéneos, lo que limita la generalización; se requiere ampliar el espectro hacia otras cianotoxinas y parámetros ambientales para robustecer la comprensión de los mecanismos que regulan la toxicidad en las FC.

Conclusiones

Las floraciones de cianobacterias son fenómenos ecológicos impulsados por la interacción de múltiples factores ambientales y antrópicos. La evidencia revisada indica que condiciones como el aumento de la temperatura, la eutrofización por nutrientes (nitrógeno y fósforo), las alteraciones hidrodinámicas, la radiación solar y las interacciones bióticas coactúan para determinar la fenología, intensidad y características toxigénicas de las FC. En este marco, los nutrientes establecen el potencial de proliferación, mientras que los controladores físicos y biológicos condicionan su realización y riesgo, que no siempre se acoplan linealmente con la biomasa.

Pese a avances metodológicos persisten vacíos: la evidencia molecular reciente es escasa y heterogénea, lo que limita la generalización. Se requiere integrar diseños que, de forma simultánea, vinculen marcadores dirigidos y cuantificación de toxinas con series ambientales de alta resolución, incorporando el análisis de estaciones no clásicas (invierno, transiciones), UV/irradiancia y transparencia, así como la hidrodinámica local. En términos de gestión, resulta clave un control coordinado de N y P adaptado al sistema, el seguimiento de toxinas además de Chl-*a*, y la incorporación de covariables físicas en los esquemas de pronóstico.

El aporte central de este trabajo radica en evidenciar la necesidad de abordar las floraciones desde una perspectiva ambiental-molecular, que combine el monitoreo ecológico con herramientas genéticas y ómicas para mejorar la predicción y mitigación de eventos tóxicos. Asimismo, se identifican vacíos de investigación en torno a la influencia de la radiación solar y la regulación de toxinas distintas a las microcistinas, lo cual orienta futuras líneas de estudio. En conjunto, los resultados de esta revisión subrayan la importancia de fortalecer los programas de monitoreo y gestión de cuerpos de agua, incorporando indicadores moleculares que permitan anticipar los efectos del cambio climático sobre la proliferación y toxicidad de las cianobacterias.

Agradecimientos

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (Secihti) por el apoyo brindado a través de la beca de doctorado número 4023402.

Referencias

- Ávalos, C. R., Sosa, G., Brozón, G. R., Díaz-Cubilla, M., Arrúa, A. A., Ries, A., & Benítez Rodas, G. A. (2024). Impact of turbidity, temperature, and total nitrogen on cyanobacterial blooms in Lake Ypacaraí (Paraguay). *Case Studies in Chemical and Environmental Engineering*, 10. <https://doi.org/10.1016/j.cscee.2024.101027>
- Bashir, F., Bashir, A., Bouaïcha, N., Chen, L., Codd, G. A., Neilan, B., Xu, W. L., Ziko, L., Rajput, V. D., Minkina, T., Arruda, R. S., & Ganai, B. A. (2023). Cyanotoxins, biosynthetic gene clusters, and factors modulating cyanotoxin biosynthesis. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 39(9). <https://doi.org/10.1007/s11274-023-03652-x>
- Caen, A., Mathias, J. D., & Latour, D. (2024). How do seasonal temperature variations influence interplay between toxic and non-toxic cyanobacterial blooms? Evidence from modeling and experimental data. *Harmful Algae*, 134. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102606>
- Chen, J., Liu, X., Chen, J., Jin, H., Wang, T., Zhu, W., & Li, L. (2024). Underestimated nutrient from aquaculture ponds to Lake Eutrophication: A case study on Taihu Lake Basin. *Journal of Hydrology*, 630. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2024.130749>
- Chorus, I., Fastner, J., & Welker, M. (2021). Cyanobacteria and cyanotoxins in a changing environment: Concepts, controversies, challenges. *Water (Switzerland)*, 13(18). <https://doi.org/10.3390/w13182463>

- De-Anda, J., Díaz-Torres, J. de J., Gradilla-Hernández, M. S., & De la Torre-Castro, L. M. (2019). Morphometric and water quality features of Lake Cajititlán, Mexico. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(2). <https://doi.org/10.1007/s10661-018-7163-8>
- Díaz-Torres, O., De-Anda, J., Lugo-Melchor, O. Y., Pacheco, A., Orozco-Nunnelly, D. A., Shear, H., Senés-Guerrero, C., & Gradilla-Hernández, M. S. (2021). Rapid changes in the phytoplankton community of a subtropical, shallow, hypereutrophic lake during the rainy season. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.617151>
- Duan, X., Zhang, C., Struewing, I., Li, X., Allen, J., & Lu, J. (2022). Cyanotoxin-encoding genes as powerful predictors of cyanotoxin production during harmful cyanobacterial blooms in an inland freshwater lake: Evaluating a novel early-warning system. *Science of the Total Environment*, 830. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154568>
- Fawzy, S., Osman, A. I., Doran, J., & Rooney, D. W. (2020). Strategies for mitigation of climate change: A review. *Environmental Chemistry Letters*, 18(6), 2069-2094. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01059-w>
- Filatova, D., Picardo, M., Núñez, O., & Farré, M. (2020). Analysis, levels and seasonal variation of cyanotoxins in freshwater ecosystems. *Trends in Environmental Analytical Chemistry*, 26. <https://doi.org/10.1016/j.teac.2020.e00091>

- Gao, D., Chen, Z., Zhang, J., Wang, C., Ma, Y., Wang, J., & Deng, J. (2023). Determinants of total and active microbial communities associated with cyanobacterial aggregates in a eutrophic lake. *MSystems*, 8(2). <https://doi.org/10.1128/msystems.00992-22>
- Gonzales-Ferraz, M. E., Agasild, H., Piirsoo, K., Saat, M., Nõges, T., & Panksep, K. (2024). Seasonal dynamics of toxigenic microcystis in a large, shallow Lake Peipsi (Estonia) using microcystin mcyE gene abundance. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196(8). <https://doi.org/10.1007/s10661-024-12909-3>
- Grosbois, G., Anjum Mou, T., & Girona, M. M. (2024). Cyanobacteria in winter: Seasonal dynamics of harmful algal blooms and their driving factors in boreal lakes. *Heliyon*, 10(24). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e40687>
- Harris, T. D., Reinl, K. L., Azarderakhsh, M., Berger, S. A., Berman, M. C., Bizic, M., Bhattacharya, R., Burnet, S. H., Cianci-Gaskill, J. A., Domis, L. N. de S., Elfferich, I., Ger, K. A., Grossart, H. P. F., Ibelings, B. W., Ionescu, D., Kouhanestani, Z. M., Mauch, J., McElarney, Y. R., Nava, V.,..., & Zhan, Q. (2024). What makes a cyanobacterial bloom disappear? A review of the abiotic and biotic cyanobacterial bloom loss factors. *Harmful Algae*, 133. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102599>
- Hennon, G. M. M., & Dyhrman, S. T. (2020). Progress and promise of omics for predicting the impacts of climate change on harmful algal blooms. *Harmful Algae*, 91. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.03.005>

- Hounshell, A. G., Johnson, L. T., & Stumpf, R. P. (2024). Nutrient and environmental factors regulating western Lake Erie cyanobacterial blooms. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 26(4), 63-75. <https://doi.org/10.14321/ae hm.026.04.63>
- Igwaran, A., Kayode, A. J., Moloantoa, K. M., Khetsha, Z. P., & Unuofin, J. O. (2024). Cyanobacteria harmful algae blooms: Causes, impacts, and risk management. *Water, Air, and Soil Pollution*, 235(1). <https://doi.org/10.1007/s11270-023-06782-y>
- Jiang, M., Brereton, A., Beckler, J., Moore, T., Brewton, R. A., Hu, C., Lapointe, B. E., & McFarland, M. N. (2025). Modeling water quality and cyanobacteria blooms in Lake Okeechobee: I. Model descriptions, seasonal cycles, and spatial patterns. *Ecological Modelling*, 502. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2025.111018>
- Kleinteich, J., Frassl, M. A., Schulz, M., & Fischer, H. (2024). Climate change triggered planktonic cyanobacterial blooms in a regulated temperate river. *Scientific Reports*, 14(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-024-66586-w>
- Kramer, B. J., Jankowiak, J. G., Nanjappa, D., Harke, M. J., & Gobler, C. J. (2022). Nitrogen and phosphorus significantly alter growth, nitrogen fixation, anatoxin-a content, and the transcriptome of the bloom-forming cyanobacterium, *Dolichospermum*. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.955032>
- Lanza, W. G., Hernández, V. C., Achá, D., & Lazzaro, X. (2024). Responses of phytoplankton and periphyton community structure to an anthropic eutrophication gradient in tropical high-altitude Lake Titicaca. *Journal of Great Lakes Research*, 50(2). <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2024.102294>

- Lapointe, B. E., Brewton, R. A., McFarland, M. N., & Stockley, N. (2024). Nutrient availability in a freshwater-to-marine continuum: Cyanobacterial blooms along the Lake Okeechobee Waterway. *Harmful Algae*, 139. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2024.102710>
- Le, V. Van, Tran, Q. G., Ko, S. R., Oh, H. M., & Ahn, C. Y. (2024). Insights into cyanobacterial blooms through the lens of omics. *Science of the Total Environment*, 934. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173028>
- Lenssen, N., Schmidt, G. A., Hendrickson, M., Jacobs, P., Menne, M. J., & Ruedy, R. (2024). A NASA GISTEMPv4 Observational Uncertainty Ensemble. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 129(17). <https://doi.org/10.1029/2023JD040179>
- Massey, I. Y., Al osman, M., & Yang, F. (2022). An overview on cyanobacterial blooms and toxins production: their occurrence and influencing factors. *Toxin Reviews*, 41(1), 326–346. DOI: <https://doi.org/10.1080/15569543.2020.1843060>
- Mihuc, T., Hayes-Pontius, E., Arnwine, M., Cutter, Z., & Myers, L. (2024). Lake champlain zooplankton community dynamics following an extreme flood event. *Diversity*, 16(8). <https://doi.org/10.3390/d16080451>
- Mokoena, M. M. (2024). Microcystins in water containers used in the home: A review of their potential health effects. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 269. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115787>

- Moraes, M. A. B., Rodrigues, R. A. M., Schlüter, L., Podduturi, R., Jørgensen, N. O. G., & Calijuri, M. C. (2021). Influence of environmental factors on occurrence of cyanobacteria and abundance of saxitoxin-producing cyanobacteria in a subtropical drinking water reservoir in Brazil. *Water (Switzerland)*, 13(12). <https://doi.org/10.3390/w13121716>
- Moreira, C., Vasconcelos, V., & Antunes, A. (2022). Cyanobacterial blooms: Current knowledge and new perspectives. *Earth (Switzerland)*, 3(1), 127-135. <https://doi.org/10.3390/earth3010010>
- Nandini, S., Sánchez-Zamora, C., & Sarma, S. S. S. (2019). Toxicity of cyanobacterial blooms from the reservoir Valle de Bravo (Mexico): A case study on the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Science of the Total Environment*, 688, 1348-1358. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.297>
- Nauman, C., Stanislawczyk, K., Reitz, L. A., & Chaffin, J. D. (2024). The spatiotemporal distribution of potential saxitoxin-producing cyanobacteria in western Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 50(3). <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2024.102342>
- Nowicka-Krawczyk, P., Żelazna-Wieczorek, J., Skrobek, I., Ziułkiewicz, M., Adamski, M., Kaminski, A., & Żmudzki, P. (2022). Persistent cyanobacteria blooms in artificial water bodies—An effect of environmental conditions or the result of anthropogenic change. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19(12). <https://doi.org/10.3390/ijerph19126990>

- Olokotum, M., Troussellier, M., Escalas, A., Hamlaoui, S., Okello, W., Semyalo, R., Humbert, J. F., & Bernard, C. (2021). High nutrient loading and climatic parameters influence the dominance and dissimilarity of toxigenic cyanobacteria in northern bays of Lake Victoria. *Journal of Great Lakes Research*, 47(4), 985-996. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2021.04.021>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.027>
- Paerl, H. W., Chaffin, J. D., Cheshire, J. H., Plaas, H. E., Barnard, M. A., Goerlitz, L. B., Braddy, J. S., Sabo, A., Nelson, L. M., & Yue, L. (2024). Dual phosphorus and nitrogen nutrient reduction will be more effective than a phosphorus-only reduction in mitigating diatom and cyanobacterial blooms in Lake Erie, USA-Canada. *Limnology and Oceanography*, 69, 2913-2928. <https://doi.org/10.1002/lno.12719>
- Paerl, H. W., & Paul, V. J. (2012). Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, 46(5), 1349-1363. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.08.002>
- Passos, L. S., De-Almeida, É. C., Villela, A., Fernandes, A. N., Marinho, M. M., Gomes, L. C., & Pinto, E. (2022). Cyanotoxins and water quality parameters as risk assessment indicators for aquatic life in reservoirs. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 241. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113828>

- Plaas, H. E., & Paerl, H. W. (2021). Toxic cyanobacteria: A growing threat to water and air quality. *Environmental Science and Technology*, 55(1), 44-64. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c06653>
- Prathima, R., M Basalingappa, K., Sai-Kavya, D., Arjun, K. R., Girish-Kanavi, K., Suresh, J., Murugesan, K., Radhakrishnan, A., Kandaswamy, D., Roy, B., Thangaswamy, S., Selvaraj, B., Jaganathan, R., & Maghimaa, M. (2024). Fluorescence capturing behaviour of cyanobacterial resilience: Insights into UV-exposed ecosystems and its environmental applications. *Luminescence*, 39(9). <https://doi.org/10.1002/bio.4898>
- Priya, A. K., Muruganandam, M., Sivarethinamohan, R., Sujatha, S., Madhava-Krishna-Reddy, G., Priya, V., Gomathi, R., Gokulan, R., Gurugubelli, T. R., & Muniasamy, S. K. (2023). Impact of climate change and anthropogenic activities on aquatic ecosystem – A review. *Environmental Research*, 238, 117233. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117233>
- Raizada, A., Sharma, S., & Srivastava, N. (2022). Climate change: An overview. *CoatingsTech*, 7(2), 24-25. <https://doi.org/10.51220/jmr.v17i2.23>
- Ramírez-García, P., & Chicalote-Castillo, D. (2021). Changes in cyanobacterial density due to application of artificial floating island model with macrophytes: An experimental case study in a tropical reservoir. *Journal of Limnology*, 80(1). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2020.1959>

- Reinl, K. L., Harris, T. D., North, R. L., Almela, P., Berger, S. A., Bizic, M., Burnet, S. H., Grossart, H. P., Ibelings, B. W., Jakobsson, E., Knoll, L. B., Lafrancois, B. M., McElarney, Y., Morales-Williams, A. M., Obertegger, U., Ogashawara, I., Paule-Mercado, M. C., Peierls, B. L., Rusak, J. A.,..., & Yokota, K. (2023). Blooms also like it cold. *Limnology and Oceanography Letters*, 8(4), 546-564. <https://doi.org/10.1002/lol2.10316>
- Sitote, Y. M., & Gebremedhine, M. G. (2024). Comprehensive review of eutrophication in freshwater ecosystems: Causes, effects, assessment, and management strategies. *Preprints*. <https://doi.org/10.20944/preprints202409.0704.v1>
- Swann, M. M., Cortes, A., Forrest, A. L., Framsted, N., Sadro, S., Schladow, S. G., & De-Palma-Dow, A. (2024). Internal phosphorus loading alters nutrient limitation and contributes to cyanobacterial blooms in a polymictic lake. *Aquatic Sciences*, 86(2). <https://doi.org/10.1007/s00027-024-01045-2>
- Tiwari, B. (2023). Phosphate metabolism in cyanobacteria: fundamental prospective and applications. In: Mishra, A. K., & Singh, S. S. (eds.). *Cyanobacteria: Metabolisms to molecules* (pp. 159-175). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13231-5.00002-7>
- Van-de-Waal, D. B., Gsell, A. S., Harris, T., Paerl, H. W., De-Senerpont-Domis, L. N., & Huisman, J. (2024). Hot summers raise public awareness of toxic cyanobacterial blooms. *Water Research*, 249. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120817>

- Vilar, M. C. P., Rodrigues, T. F. C. P., Silva, L. O., Pacheco, A. B. F., Ferrão-Filho, A. S., & Azevedo, S. M. F. O. (2021). Ecophysiological aspects and sxt genes expression underlying induced chemical defense in STX-producing raphidiopsis raciborskii (Cyanobacteria) against the zooplankter daphnia gessneri. *Toxins*, 13(6). <https://doi.org/10.3390/toxins13060406>
- Wang, M., Bian, W., Qi, X., He, D., Lu, H., & Yang, L. (2024). Cycles of solar ultraviolet radiation favor periodic expansions of cyanobacterial blooms in global lakes. *Water Research*, 255. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.121471>
- Wang, S., Ding, P., Lu, S., Wu, P., Wei, X., Huang, R., & Kai, T. (2021). Cell density-dependent regulation of microcystin synthetase genes (mcy) expression and microcystin-LR production in *Microcystis aeruginosa* that mimics quorum sensing. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 220. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112330>
- Wang, W., Li, M., Chen, P., Yuan, S., Wang, K., Wang, S., & Jiang, X. (2025). Role of nitrogen cycling functional genes and their key influencing factors in eutrophic aquatic ecosystems. *Environmental Reviews*, 33. <https://doi.org/10.1139/er-2024-0100>
- Wu, C., Jiang, C., Ju, M., & Pan, Z. (2025). Influence of meteorological elements and inflow pollution loads on cyanobacterial blooms trends: An integrated environmental fluid dynamics code model and comprehensive trend detection method. *Journal of Hydrology*, 654. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2025.132789>

- Yan, F., Li, M., Zang, S., Xu, Z., Bao, M., & Wu, H. (2024). UV radiation and temperature increase alter the PSII function and defense mechanisms in a bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Frontiers in Microbiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1351796>
- Yang, S., Wang, R., & Zhao, W. (2025). Characteristics of the water environment and the mechanism of nitrogen metabolism in the Xisha River. *Sustainability (Switzerland)*, 17(9). <https://doi.org/10.3390/su17094060>
- Zervou, S. K., Moschandreu, K., Paraskevopoulou, A., Christophoridis, C., Grigoriadou, E., Kaloudis, T., Triantis, T. M., Tsiaoussi, V., & Hiskia, A. (2021). Cyanobacterial toxins and peptides in lake vegoritis, Greece. *Toxins*, 13(6). <https://doi.org/10.3390/toxins13060394>
- Zhang, K., Gu, Y., Cheng, C., Xue, Q., & Xie, L. (2024). Changes in microcystin concentration in Lake Taihu, 13 years (2007–2020) after the 2007 drinking water crisis. *Environmental Research*, 241, 117597. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117597>
- Zhao, F., Zhan, X., Xu, H., Zhu, G., Zou, W., Zhu, M., Kang, L., Guo, Y., Zhao, X., Wang, Z., & Tang, W. (2022). New insights into eutrophication management: Importance of temperature and water residence time. *Journal of Environmental Sciences (China)*, 111, 229-239. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2021.02.033>