

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA



CIANOBACTERIAS: IMPORTANCIA AGRÍCOLA Y ECOLÓGICA

POR

MATTHIAS ISRAEL FLORES VALENZUELA

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
PARA OPTAR AL TÍTULO DE
INGENIERO AGRÓNOMO.**

CHILLÁN – CHILE
2026

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA

CIANOBACTERIAS: IMPORTANCIA AGRÍCOLA Y ECOLÓGICA

POR

MATTHIAS ISRAEL FLORES VALENZUELA

**MEMORIA PRESENTADA A LA
FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA
UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
PARA OPTAR AL TÍTULO DE
INGENIERO AGRÓNOMO.**

CHILLÁN – CHILE
2026

Aprobada por:

Profesor Asociado. Macarena Gerding G.
Ing. Agrónomo, Ph.D.

Guía

Profesor Asociado. Ernesto Moya E.
Ing. Agrónomo, M.Sc., Ph.D.

Asesor

Profesor Asociado, Analí Rosas G.
Ing. Agrónomo, Dr.

Asesor

Profesor Asociado, Manuel Faúndez S.
Ing. Agrónomo, M.Sc.

Decano

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
Resumen	1
Summary.....	1
Introducción	2
Desarrollo y Discusión	4
Conclusiones	23
Referencias	23

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1 Morfología de una célula de cianobacteria	7
Figura 2 Morfología de cianobacterias: (A) Unicelular esférica y ovoide; (B) Colonial; (C) filamentosa; (D) espiral; (E) tricoma sin vaina; (F) tricoma con vaina; (G) bifurcación falsa; (H) bifurcación verdadera; (I) Diferentes tipos de células de cianobacterias filamentosas	8
Figura 3 Micrografías ópticas de morfotipos característicos de (A) <i>Microcystis wesenbergii</i> . (B) <i>Microcystis aeruginosa</i> y (C) <i>Microcystis sp</i>	10
Figura 4 Pigmentos fotosintéticos cianobacterianos	16

CYANOBACTERIAS: IMPORTANCIA AGRÍCOLA Y ECOLÓGICA.

CYANOBACTERIA: AGRICULTURAL AND ECOLOGICAL IMPORTANCE.

Palabras índice adicionales: microalgas, bioestimulantes, biofertilizantes, bacterias fotosintéticas.

RESUMEN

Las cianobacterias, son microorganismos fotosintéticos de importancia ecológica y agrícola. Estas han contribuido a la oxigenación de la atmósfera, al establecimiento de ciclos biogeoquímicos y al origen de los cloroplastos, siendo esenciales en la evolución de la vida. La demanda por estrategias de manejo agrícola inocuas para el medio ambiente ha llevado a que el uso de microorganismos y dentro de estos, las cianobacterias, se consideren como una alternativa a los productos sintéticos. En esta monografía se investigaron los géneros de cianobacterias más significativos, abordando su importancia agrícola y ecológica a fin de reconocer su rol e impacto en el medioambiente, así como también identificando la amplia variedad anatómica y morfológica de las especies incluyendo sus características principales, modos de acción y aplicaciones agronómicas. *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Anabaena* y *Arthrospira*, son los principales géneros con impacto y relevancia, presentando características como cianotoxicidad, producción de moléculas para la tolerancia de las plantas al estrés abiótico; la síntesis de hormonas como auxinas y giberelinas para la promoción del crecimiento vegetal y el aumento de la disponibilidad de nutrientes. Se requiere de más evidencia que permita evaluar potenciales usos para lograr emplearlas en estrategias de manejo de cultivos agrícolas.

SUMMARY

Cyanobacteria are photosynthetic microorganisms with ecological and agricultural importance. They have contributed to the oxygenation of the atmosphere, the establishment of biogeochemical cycles, and the origin of chloroplasts, being essential in the evolution of life. The demand for environmentally friendly agricultural management strategies has led to the use of

microorganisms, and specifically cyanobacteria, being increasingly considered as an alternative to synthetic products. In this review, the most significant cyanobacterial genera were investigated, addressing their agricultural and ecological importance to recognize their role and impact on the environment, as well as identifying the wide anatomical and morphological variety of the species, including their main characteristics, modes of action, and agronomic applications. *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Anabaena* and *Arthrospira* are the main genera with impact and relevance, exhibiting characteristics such as cyanotoxicity, production of molecules that allow plants to tolerate abiotic stress; the synthesis of auxin and gibberellin hormones for plant growth promotion, and the increase in nutrient availability. More evidence is required to evaluate potential uses in agricultural crop management strategies.

INTRODUCCIÓN

Las microalgas han surgido como una alternativa para la promoción del crecimiento de las plantas a través de la producción de biomoléculas como aminoácidos solubles, micronutrientes, fitohormonas y otras moléculas señal (Pamar *et al.*, 2023). Estas pueden ser agrupadas en las microalgas procarióticas o cianobacterias, las microalgas eucarióticas (clorófitos), algas rojas y diatomeas (Ramakrishnan *et al.*, 2023).

Las cianobacterias más conocidas como cianofitas o algas verde azuladas son microorganismos unicelulares, procariontes, fotoautótrofos, que quiere decir que usan la luz solar como fuente de energía, liberan oxígeno (O₂) y fijan dióxido de carbono (CO₂) (Camacho y Fernández-Valiente, 2005); clasificados como bacterias Gram negativas (Schinquel *et al.*, 2018) que han proliferado con éxito en la mayoría de los ambientes de nuestro planeta debido a su gran capacidad adaptativa (Berrendero, 2008).

Las cianobacterias son organismos pioneros en el desarrollo de la vida y ecología del planeta (Schinquel *et al.* 2018; Berrendero, 2008; Cocciolo *et al.* 2021; Echenique, 2022). Su gran capacidad adaptativa les ha permitido establecerse y sobrevivir a múltiples ambientes que para otros organismos del planeta son inhóspitos, tales como, hábitats con baja disponibilidad de nutrientes, medios hipersalinos, o ambientes con altas temperaturas (Berrendero, 2008; González-Madina *et al.* 2017).

Existen especies de cianobacterias que son benéficas para el ser humano por sus cualidades nutraceuticas y alimenticias; entre ellos destacan los géneros *Arthospira* (comercialmente conocida como espirulina) y *Chlorella* (Galarza, 2019). Por otro lado, existen especies que pueden ser nocivas para la salud de las personas y otros animales debido a la producción de toxinas (Cocciolo *et al.*, 2021; Berrendero, 2008) y que pueden aumentar drásticamente su proliferación o “Bloom”, ante condiciones ambientales favorables (Echenique, 2022; Berrendero, 2008).

La demanda creciente por estrategias que apunten hacia una agricultura ambiental y ecológicamente racional ha llevado al estudio de microorganismos capaces de hacer disponibles nutrientes, promover el crecimiento de las plantas y una mayor resistencia de éstas a condiciones de estrés biótico y abiótico (Kandel *et al.*, 2017).

En este contexto, las cianobacterias además de cumplir un importante rol ecológico mediante la producción de O₂ y la fijación de carbono (Schinquel *et al.*, 2018), pueden presentar propiedades biofertilizantes y son capaces de producir compuestos antifúngicos efectivos para el biocontrol de fitopatógenos como *Botrytis cinerea* y *Fusarium oxysporum* (Yerko, 2022; Jaraba *et al.*, 2023). Así mismo, pueden generar reacciones enzimáticas de hidrólisis que contribuyen a la hidratación y reestructuración del suelo, además de ser utilizadas ampliamente como fertilizantes orgánicos. También se han empleado para disminuir la cantidad de sodio intercambiable, promoviendo la recuperación de los suelos sódicos (López-Padrón *et al.*, 2020).

Considerando los antecedentes de las cianobacterias y teniendo en cuenta su amplia distribución en ambientes acuáticos y terrestres, éstas representan una oportunidad relevante para contribuir al desarrollo sustentable de la agricultura y la conservación ecológica.

En este marco, el objetivo de la presente monografía es realizar una revisión bibliográfica sobre las cianobacterias, destacando su importancia agrícola y ecológica, su potencial uso a gran escala como biofertilizante y los beneficios que aportan a la agricultura.

DESARROLLO Y DISCUSIÓN

Capítulo 1. Cianobacterias: Importancia ecosistémica.

Las cianobacterias, también denominadas algas verdeazuladas son procariotas que pertenecen al dominio bacteriano (Mehner, 2009). La gran mayoría de las cianobacterias se encuentran en ambientes terrestres y de agua dulce que a menudo prosperan como especies pioneras en hábitats como suelos secos, glaciares y océano abierto (Berrendero, 2008; González-Madina *et al.*, 2017).

Se encuentran entre los organismos más importantes que han evolucionado en nuestro planeta. Sus ancestros desarrollaron la capacidad de realizar fotosíntesis oxigenada, lo que hizo posible la oxigenación de la atmósfera y los océanos de la Tierra (Sánchez-Baracaldo *et al.*, 2022). Martinelli y Gaudio (2022), destacan que, hasta antes de la existencia de cianobacterias, la vida en el planeta se veía limitada por la falta de energía lo que permitía únicamente la existencia de organismos acuáticos unicelulares. Cuando las cianobacterias comenzaron a captar la luz solar para reducir el CO₂ utilizando el oxígeno como el aceptor final de electrones, comenzaron a oxidar la atmósfera generando profundos efectos en los ciclos biogeoquímicos y en la distribución de organismos (Marshall, 2009), dando inicio a una nueva era de diversidad en el planeta (Martinelli y Gaudio, 2022). Esto permitió el surgimiento de organismos más complejos que requerían de O₂ para respirar y realizar el metabolismo aeróbico, transformando además la atmósfera terrestre elevando la concentración de O₂ atmosférico a niveles similares a los actuales (Canfield *et al.*, 2007; Marshall, 2009; Schirrmeister *et al.*, 2013).

Por otro lado, se les vincula con el inicio de fotosíntesis en eucariotas al desarrollar la capacidad de vivir como endosimbiontes (Sánchez-Baracaldo *et al.*, 2022; Megías, 2023), siendo consideradas los ancestros de los cloroplastos eucariotas, al realizar fotosíntesis oxigenada utilizando los fotosistemas I y II (Mehner, 2009).

Las cianobacterias son esenciales hoy en día para el mantenimiento de la vida en nuestro planeta y se encuentran ampliamente distribuidas en la naturaleza, ocupando prácticamente todos los nichos ecológicos (Merino-Puerto *et al.*, 2010), destacando principalmente en ecosistemas marinos. En los océanos las cianobacterias absorben una cantidad similar de CO₂ al de todas las plantas terrestres juntas y, por lo tanto, son un actor principal en la regulación de

la concentración atmosférica de CO₂ (Häder *et al.*, 2014), y en la prevención del calentamiento global.

Las cianobacterias también se distinguen por su capacidad para reducir el nitrógeno atmosférico (N₂) mediante la fijación biológica de nitrógeno (FBN). Este proceso, impulsado por la enzima nitrogenasa, convierte el N₂ en formas biodisponibles, como el amoníaco (NH₃) y el amonio (NH₄⁺). Este proceso es vital para el ciclo del nitrógeno y sustenta la productividad primaria en diversos ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos (Nawaz *et al.*, 2024).

Un aspecto negativo de la presencia de estos microorganismos en fuentes de agua es el fenómeno conocido como “floraciones de cianobacterias” o “Bloom”, que corresponden a un crecimiento excesivo de unidades celulares afectando la calidad del agua. Además de generar biomasa en exceso, provocan cambios físicos, químicos y biológicos en el ecosistema. Asimismo, las cianobacterias producen neurotoxinas, hepatotoxinas y dermatotoxinas, entre otras (Salomón *et al.*, 2020). Las “floraciones de cianobacterias” se asocian a una alta intensidad de la luz, normalmente en primavera y verano, que junto al aumento de la temperatura y la duración del día solar, contribuyen al desarrollo masivo de estas microalgas (Rosso *et al.*, 2017). Algunos factores antropogénicos también pueden incidir en las floraciones, tales como exceso de nutrientes, desviaciones de agua y la construcción de embalses, el calentamiento global, los eventos de lluvias más extremas y las sequías, actuando sinérgicamente para exacerbar el problema (Buratti *et al.*, 2017; Paerl, 2018).

Dentro de los impactos negativos de las floraciones de cianobacterias se incluye la liberación de toxinas, el bloqueo de la luz que necesitan otros organismos y el agotamiento del O₂ (Reinl *et al.*, 2023). Las cianotoxinas corresponden a metabolitos secundarios de diversa estructura química y toxicidad, incluyendo péptidos cíclicos, alcaloides, aminoácidos no proteinogénicos, ésteres de fosfato y lipopolisacáridos (Garita-Alvarado *et al.*, 2023).

Por otro lado, las cianobacterias y su notable tasa de crecimiento permite su uso potencial en una amplia gama de aplicaciones en los campos de la bioenergía, la biotecnología, los productos naturales, la medicina, la agricultura y el medio ambiente (Zahra, *et al.*, 2020). La versatilidad de estos

microorganismos ha permitido que sean considerados potenciales biopesticidas y biofertilizantes, siendo una alternativa ecológica y eficaz para proteger y aumentar el rendimiento de los cultivos. Las cianobacterias producen sustancias biológicamente activas como carotenoides, fitohormonas, ácidos grasos libres y polisacáridos, que pudiesen ser relevantes para la agricultura (Nawaz *et al.*, 2024).

El cultivo intensivo masivo de cianobacterias es posible en biorreactores (Roy *et al.*, 2022; Massey y Davis, 2023), a partir de los cuales se puede producir biofertilizantes nitrogenados y carbono orgánico, así como sustancias promotoras del crecimiento.

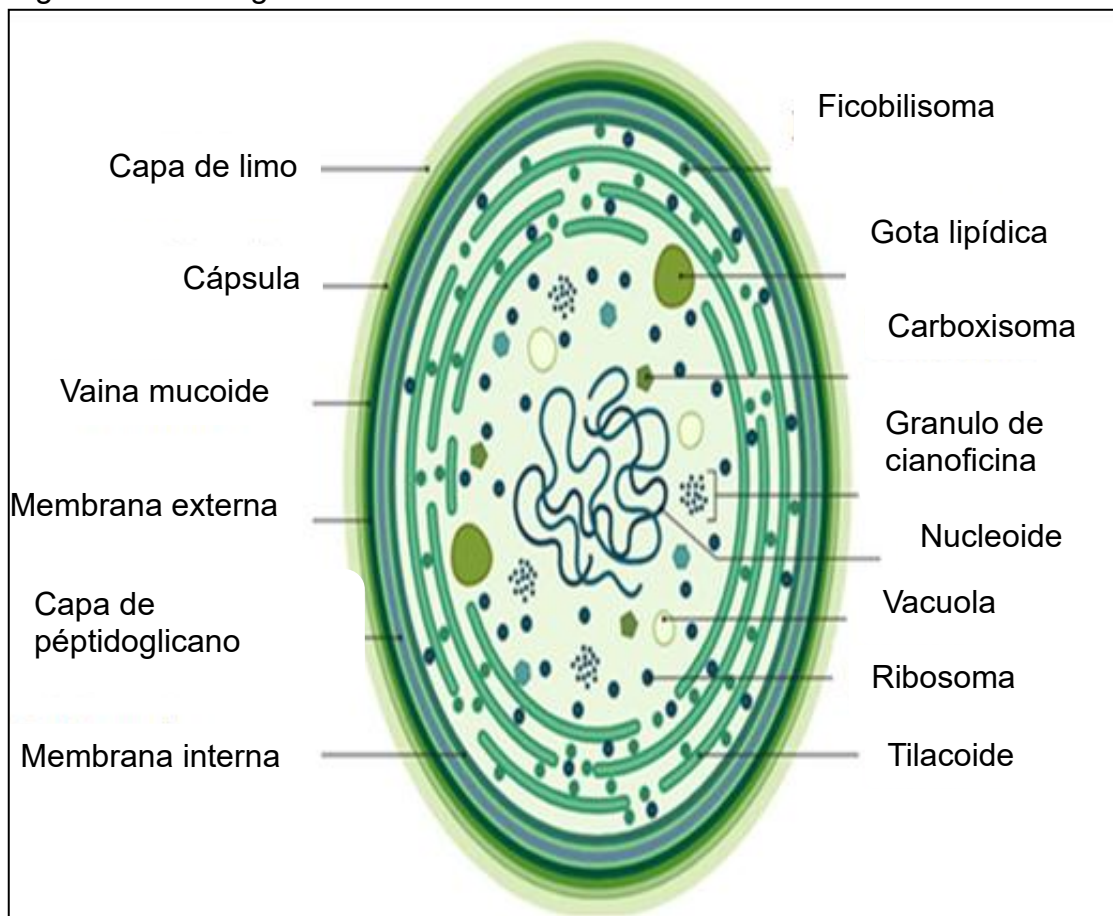
Por otro lado, Kumar y Kharwar (2024), describen un proceso de biorremediación para descontaminar cuerpo de agua por medio de la utilización de cianobacterias: la “cianorremediación”. Esta nueva tecnología es asequible y sostenible, es un enfoque emergente que busca eliminar contaminantes del suelo, el agua y la atmósfera que afectan a los ecosistemas. Las cianobacterias y las algas tienen pigmentos fotosintéticos y pueden fijar el N₂, lo que contribuye a mejorar la productividad del suelo y los cultivos. Son ubicuas y pueden crecer en entornos altamente contaminados, adquiriendo así genes de resistencia a los contaminantes. Las cianobacterias y las microalgas son muy eficientes en la eliminación de contaminantes tóxicos de efluentes industriales, a través de bioabsorción, biodegradación y transformación (Gehlot *et al.*, 2022).

El aprovechamiento de las propiedades de las cianobacterias de cara al futuro, mediante la combinación de ingeniería metabólica con avances en la tecnología de fotobiorreactores, puede brindar soluciones útiles para diversos problemas, como el secuestro de CO₂, biocombustibles, desarrollo de bioinsumos para la agricultura, además del tratamiento de aguas residuales (Gupta *et al.*, 2013).

Capítulo 2. Anatomía y morfología de cianobacterias

La célula individual de las cianobacterias corresponde a una célula procarionte que se caracteriza por estar recubierta de una cubierta mucilagínosa y una cápsula de polisacáridos que le permite reducir la pérdida de humedad (Rocha *et al.*, 2020) (Figura 1). Poseen principalmente clorofila además de pigmentos accesorios como ficobilinas, carotenoides y xantofilas (Gupta *et al.*, 2013), entre otros.

Figura 1. Morfología celular de una cianobacteria.



Adaptado de Sharma, 2025

Generalmente, las células de las cianobacterias poseen tamaños que varían desde 1 μm para las unicelulares hasta más de 30 μm para las especies pluricelulares (Percival *et al.*, 2004) y son más grandes que la mayoría de las demás bacterias, las cuales miden entre 0,5 y 5,0 μm (Madigan *et al.*, 2021).

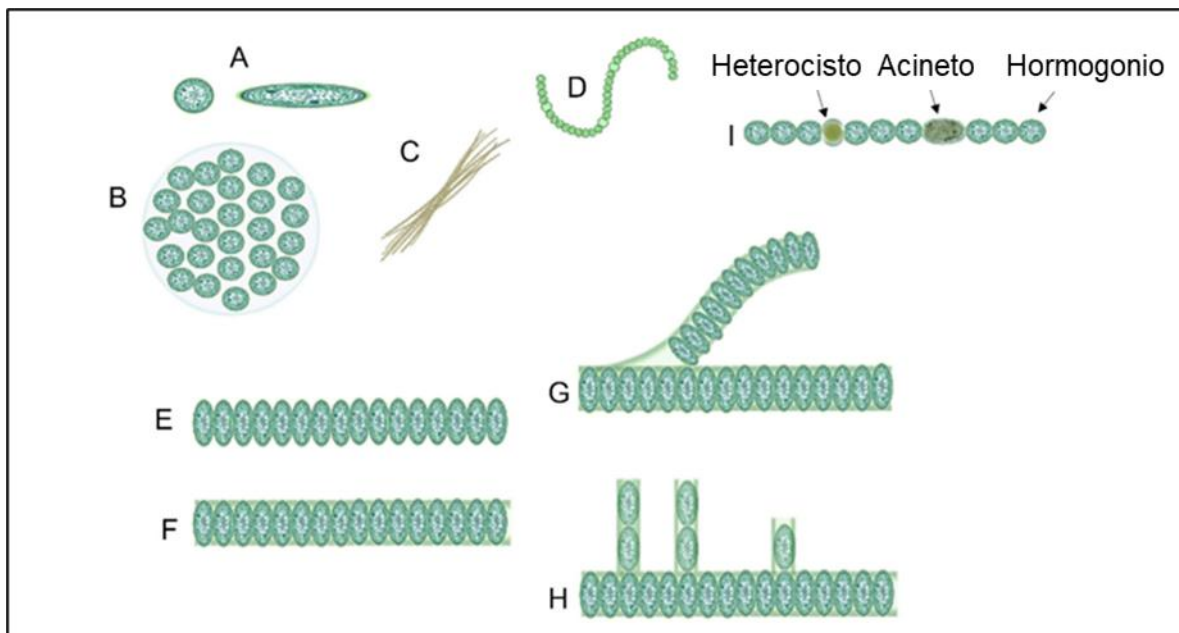
De acuerdo con Sánchez-Baracaldo y Cardona (2019), las primeras formas de cianobacterias eran unicelulares y tenían diámetros celulares pequeños (*Gloeobacter*, *Synechococcus*), sin embargo, debido a los cambios ambientales y a la mayor disponibilidad de O_2 aumentó la diversificación y tamaño, emergiendo además las especies pluricelulares (Schirrmeister, 2013).

Existen diferencias en tamaño celular dependiendo de la especie, por el ejemplo el grupo Macrocyanobacteria presenta diámetros celulares desde 3 hasta 50 μm , mientras que las Microcyanobacteria tienen células de 1 a 2 μm (Sánchez-Baracaldo y Cardona, 2019).

Las cianobacterias presentan una morfología variable pudiendo vivir aisladas

o en colonias (Jassim *et al.*, 2023) (Figura 2). Se encuentran cianobacterias unicelulares y filamentosas, con un solo tipo de células o con posibilidad de diferenciar tipos celulares especializados. En las formas filamentosas, las cianobacterias han desarrollado células especializadas, como heterocistos para la fijación de nitrógeno, acinetos para la supervivencia en condiciones de estrés y hormogonios para la dispersión y multiplicación (Gupta *et al.*, 2013; Zhou *et al.*, 2023; Merino-Puerto *et al.*, 2010).

Figura 2. Diferentes morfologías de cianobacterias: (A) Unicelular esférica y ovoide; (B) Colonial; (C) filamentosa; (D) espiral; (E) tricoma sin vaina; (F) tricoma con vaina; (G) bifurcación falsa; (H) bifurcación verdadera; (I) Diferentes tipos de células de cianobacterias filamentosas.



Allaf y Peerhossaini, 2022

Capítulo 3. Taxonomía de cianobacterias.

Las cianobacterias corresponden a un filo dentro de las Eubacterias, que contienen una sola clase, Cyanoficeas y consta de los siguientes órdenes: *Chroococcales*, *Gloeobacterales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*, *Pleurocapsales*, *Spirulinales*, *Synechococcales* y *Chroococcidiopsidales*; este último grupo de clasificación taxonómica fue derivado de los *Pleurocapsales* (Komárek, 2014).

La taxonomía de las cianobacterias ha experimentado varios cambios significativos en las últimas cuatro décadas, desde su reconocimiento como procariotas hasta la proliferación de nuevas descripciones y reclasificaciones de taxones desde principios de la década del 2000, impulsada por la revolución

asociada a la secuenciación genética (Clementson *et al.*, 2021).

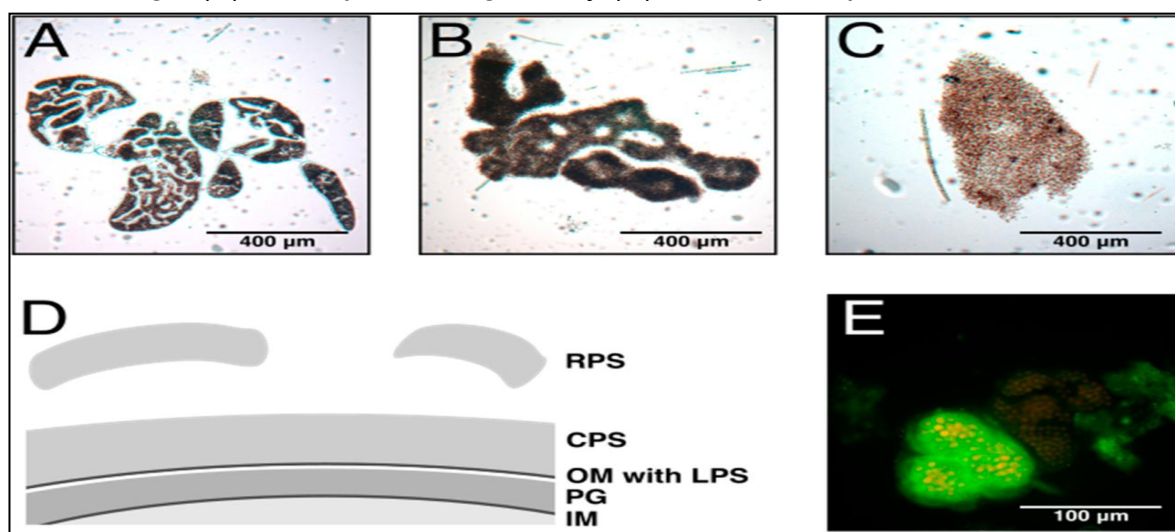
Las cianobacterias son un filo diverso, y su clasificación está en constante revisión debido a los avances en técnicas moleculares, por lo que se han descrito más de 400 géneros (Clementson *et al.*, 2021). Esta diversidad se extiende desde formas unicelulares hasta coloniales y filamentosas (Valerio *et al.*, 2009), lo que les permite ocupar una gran variedad de hábitats, incluidos los ambientes extremos (Clementson *et al.*, 2021).

Hay varios géneros que son ampliamente reconocidos y estudiados, por su uso en agroecosistemas como biofertilizantes (*Anabaena sp*; *Nostoc sp.*) y en la industria como productos alimenticios (Garlapati *et al.*, 2019). Por lo tanto, considerando su efectividad y eficiencia, la presente revisión se enfoca en las cualidades destacadas y sus posibles aplicaciones en los sectores agrícolas, ecológicos y biotecnológicos para beneficio de los seres humanos y el medio ambiente. Respecto de los principales géneros asociados en el ámbito ecológico se destacan los productores de cianotoxinas tales como: *Microcystis*, *Anabaena* y *Planktothrix* (Rouhiainen *et al.*, 2004) y en Biorremediación de aguas y suelos, los géneros *Oscillatoria* (Bon *et al.*, 2021) y *Leptolyngbya* (Ghanbarzadeh *et al.*, 2019).

El género *Microcystis* es conocido por sus genomas complejos, ricos en elementos móviles, alta diversidad genética entre cepas y un gran pangenoma (Yancey *et al.*, 2023). La variación biológica entre taxones del género se evidencia a través de las diferencias genéticas y fenotípicas entre cepas y mediante la distribución espacial y temporal de las cepas en el entorno (Dick *et al.*, 2021). Más específicamente, en el ámbito filogenético, se comprende que las altas tasas de transferencia horizontal de genes entre cepas de *Microcystis* complican la delimitación de subespecies, pero es una característica que contribuye a su éxito ambiental y adaptación a entornos variables (Yancey *et al.*, 2023). Las floraciones de *Microcystis* generalmente ocurren cuando las temperaturas del agua superan los 15 °C, además, la ocurrencia de floraciones se ha vinculado a la carga de nutrientes antropogénica (Harke *et al.*, 2016), modificaciones de cuencas hidrográficas y cambio climático (Garita-Alvarado *et al.*, 2023). Muchas cepas de *Microcystis* pueden producir la hepatotoxina microcistina (MC), la cual puede inhibir las fosfatasa proteicas eucariotas (Cao *et al.*, 2022). Esto trae por consecuencia la ruptura del equilibrio de

fosforilación/desfosforilación que es esencial en casi todos los procesos celulares, generando daños irreparables en los organismos que se ven expuestos a dicha cianotoxina. Tradicionalmente, *Microcystis* se clasificaban según la morfología de la colonia, el tamaño celular y la estructura del mucilago. Sin embargo, la morfología de las colonias puede cambiar dependiendo de las condiciones de cultivo en el laboratorio y la producción de mucílago o exopolisacáridos (Figura 3), lo que dificulta la clasificación de las especies según la morfología (Cao *et al.*, 2022; Kehr y Dittmann, 2015). En la actualidad, se han descrito al menos 51 morfoespecies dentro del género *Microcystis*, destacando *M. aeruginosa*, *M. panniformis*, *M. viridis*, *M. wesenbergii*, *M. flos-aquae*, *M. novacekii* y *M. ichthyoblabe* (Pérez-Carrascal *et al.*, 2019). En cuanto a características observables, presentan color oliva, a veces rojizo, con vacuolas de gas y su estilo de vida planctónico (Kreutz, 2025), gracias a que las vacuolas gaseosas les permiten flotar en la columna de agua.

Figura 3. Micrografías ópticas de morfotipos característicos de (A) *Microcystis wesenbergii*, (B) *Microcystis aeruginosa* y (C) *Microcystis* sp.



RPS: polisacáridos liberados; CPS: polisacáridos capsulares; OM: membrana externa; LPS: lipopolisacáridos; PG: peptidoglicano; IM: membrana interna. Fuente: Kehr y Dittmann (2015).

Otro género ampliamente estudiado es *Anabaena*. (Komárek & Zapomělová; 2007). Este género de cianobacterias filamentosas *Anabaena* ha sido clasificado como perteneciente a la familia *Nostocaceae*, conteniendo morfoespecies bentónicas y planctónicas. Las especies planctónicas fueron descritas como un nuevo género: *Dolichospermum* sp. (Li *et al.*, 2016). La diferencia a nivel

morfológico radica en la ausencia de vesículas de gas en morfoespecies bentónicas (*Anabaena* spp.) y por el contrario, la presencia de vesículas gaseosas o aerótopos en morfoespecies planctónicas que les ayudan a regular su posición en la columna de agua (Ortez *et al.*, 2022; Wacklin *et al.*, 2009), haciendo a estas últimas más propicias a floraciones algales nocivas (FAN), es por ello que se hace un enfoque principalmente en especies con estilo de vida planctónico, que representan mayor impacto ecológico.

En cuanto a su diversidad microscópica, en la actualidad hay 675 morfoespecies (e intraespecíficas) de *Anabaena* descritas en www.algabase.org hasta 24 de junio de 2025 (Guiry y Guiry, 2025).

Las morfoespecies del nuevo género *Dolichospermum*, se caracterizan por tener capacidad de diferenciación celular en heterocistos y acinetos y una producción diversa de cianotoxinas. (Li *et al.*, 2016). La presencia de heterocistos le brinda capacidad de fijación de nitrógeno, siendo esta una característica importante para generar FAN y tener la dualidad respecto a su potencial uso como biofertilizantes.

Las esporas en reposo o acinetos se producen principalmente cuando la etapa de crecimiento de las algas alcanza la fase estacionaria y generalmente son resistentes al calor, pero también a ambientes fríos y secos (Kang *et al.*, 2014). Respecto a las toxinas producidas por especies de este género, éstas evidencian diversos tipos, tales como anatoxinas (ATX), cilindrospermopsinas, MC y saxitoxinas (STX) (Cirés y Quesada, 2011).

A diferencia de *Microcystis* sp., el umbral de temperatura mínimo necesario para la proliferación algal es menor, esto teniendo en cuenta que, se han observado floraciones de *Dolichospermum flos-aquae* en temperaturas de agua superficial de 2,5 – 3,9 °C (Reinl *et al.*, 2023), pero se debe tener en cuenta, según Kramer y Gobler (2023), que las cianobacterias formadoras de FAN como *Aphanizomenon*, *Microcystis* y *Dolichospermum* exhiben un crecimiento óptimo a temperaturas $\geq 25^{\circ}\text{C}$.

Otro género de cianobacterias con importancia medioambiental es *Planktothrix*, que debe su nombre precisamente a la capacidad de sus miembros para formar florecimientos planctónicos en ecosistemas de agua dulce (Pabello *et al.*, 2024). Especies de este género carecen de heterocistos y por lo tanto no

pueden utilizar N_2 para obtener energía, o han desarrollado métodos evolutivamente distintos a los de las cianobacterias heterocistas (Grasso *et al.*, 2022).

El éxito de *Planktothrix* spp. se atribuye a su adaptabilidad, incluida su capacidad para regular la flotabilidad y el uso de ficobilinas, además de clorofila-a, como cromóforos. La presencia de ficobilinas, ficocianina y la ficoeritrina, permite que *Planktothrix* spp. puedan absorber la luz en grandes partes del espectro electromagnético; específicamente, la luz azul y verde, lo que le confiere su apariencia rojiza (Fournier *et al.*, 2021). A su vez, esto permite la formación de los llamados máximos profundos de clorofila (DCM), en capas de agua más profundas, donde la intensidad de la luz se reduce y solo la luz de longitudes de onda más cortas puede penetrar la columna de agua (Riehle *et al.*, 2024). En este sentido, según describen Gobler y Davis (2016) dentro del género *Planktothrix*, con frecuencia *P. agardhii* y *P. rubescens* dominan el fitoplancton en la columna de agua.

Toxicológicamente este género se destaca a nivel mundial como productor potencial de ATX, MC y STX. (Pabello *et al.*, 2024). Dentro de la capacidad cianotoxicológica en especies de este género, la STX es una de las neurotoxinas naturales más potentes (Ilieva *et al.*, 2019).

En el ámbito de la biorremediación de aguas y suelos, *Oscillatoria* y *Leptolyngbya* son géneros que destacan puesto que han desarrollado las capacidades de disminuir diversos tipos de contaminaciones presentes en estos medios (Singh *et al.*, 2025; Gehlot *et al.*, 2022). *Oscillatoria*, es un género de cianobacterias filamentosas (Da Silva *et al.*, 2023; Kumar *et al.*, 2010), no ramificadas y no heterocistas, fácilmente identificables por su movimiento oscilatorio y su típica célula apical. Las especies de *Oscillatoria* son bien conocidas por secretar una matriz rica en exopolisacáridos dotada de numerosos sitios para la sorción de contaminantes iónicos (Kumar *et al.*, 2010).

La presencia de grupos cargados negativamente como carboxilo, hidroxilo y sulfato en el mucílago cianobacteriano juega un papel importante en la eliminación de metales pesados (Miranda *et al.*, 2012), ya que pueden funcionar como agentes quelantes para metales pesados cargados positivamente (Ciani y Adessi, 2023). Esta matriz le permite adherir sustancias tóxicas para los organismos, entre las que se registran cadmio (Bon *et al.*, 2021), plomo, cromo

y cobre (Kumar *et al.*, 2011; Miranda *et al.*, 2012).

Leptolyngbya corresponde a un género de cianobacterias; que incluye especies de células filamentosas y macroscópicas de hasta varios centímetros de diámetro, onduladas o intensamente enrolladas, de 0,5 a 3,2 μm de ancho y con vainas incoloras. Las células se dividen por fisión binaria transversal simétrica y se reproducen mediante la formación de hormogonios (Lee *et al.*, 2000). Estas se mueven lentamente lo que les permite percibir la dirección de la luz, mostrando un foto-comportamiento marcado (Albertano *et al.*, 2000). Tienden a agruparse en tapices formando biopelículas gelatinosas verdes (Galindo-Alcázar *et al.*, 2018).

El género *Leptolyngbya* es uno de los géneros más comunes y complejos taxonómicamente de cianobacterias, ya que contiene numerosos morfotipos y ecotipos (especies) que son comunes en suelos y en una variedad de ambientes de agua dulce y salina (marina). Se conocen varias especies de aguas termales y minerales o que crecen subaéreo en rocas húmedas. Se han descrito más de 140 especies; sin embargo, su identificación es compleja debido a las diferencias morfológicas poco claras (Komárek, *et al.*, 2015).

Leptolyngbya ha sido investigada por su capacidad de absorber CO_2 y producir biocombustible, además de su posición como una perspectiva destacada para el tratamiento de aguas residuales (Pekkoh *et al.*, 2023). Estas cianobacterias poseen una vaina que absorbe iones de Fe de las aguas residuales y el suelo para formar membranas de Fe. Estas membranas de Fe pueden participar en la adsorción de arsénico desempeñando un papel clave en la biorremediación de este elemento en relaves y suelos agrícolas (Mao *et al.*, 2023).

Otro género con capacidad de fijación de N_2 destacado en este aspecto corresponde a *Nostoc*; las especies de esta clasificación principalmente son cianobacterias fotosintéticas común en diversos ambientes, donde está presente en colonias compuestas por filamentos en una vaina gelatinosa (Lopes *et al.*, 2022) de color verde azuladas, verde oliva o marrón (Ponce, 2014). Morfológicamente en la generalidad de estas especies, las células son esféricas, con forma de barril u ovaladas y forman filamentos no ramificados (Levine y Fleurence, 2018). Los filamentos pueden contener tanto heterocistos como acinetos. Las formas de reproducción de *Nostoc* son variadas, generalmente por

hormogonias móviles durante la desintegración colonial y menos frecuente por la germinación de acinetos. En la actualidad, hay sobre 300 especies descritas del género *Nostoc* (Laughinghouse *et al.*, 2019).

Específicamente una especie destacada en este género con potencial biofertilizante nitrogenado corresponde a *Nostoc punctiforme*, esta cianobacteria presenta un ciclo de vida complejo en la diferenciación de heterocistos, hormogonios y acinetos. Las células vegetativas tienen un diámetro de 5 a 6 μm , las células del hormogonio de 1,5 a 2 μm , los heterocistos de 6 a 10 μm y los acinetos de 10 a 20 μm (Joint Genome Institute, 2011).

Otro de los géneros de cianobacterias más destacado respecto de la biofertilización corresponde a *Cylindrospermum*, este se caracteriza por la presencia de grandes acinetos paraheterocíticos, formación de heterocisto terminal, talo mucilaginoso y ausencia de vaina. Los miembros del género *Cylindrospermum* han sido aislados de arrozales, ríos, suelo sumergido en agua, así como suelo húmedo cerca de ríos y lagos, rocas goteantes y zanjas de carreteras (Pal *et al.*, 2022). Son bentónicas puesto que los aerótopos están ausentes (Núñez *et al.*, 2008). Entre las funcionalidades más destacadas de las especies de este género se encuentra la fijación de N_2 y la síntesis de fitohormonas tales como etileno y ácido giberélico (Marín *et al.*, 2024).

Synechocystis es un género de organismos modelo en el estudio de la biotecnología puesto que su versatilidad y adaptabilidad genética permite experimentar con distintas técnicas moleculares la expresión genómica y el comportamiento celular. Crece en diversas condiciones fisiológicas (es decir, fotoauto, mixo y heterotróficamente) y, al ser pequeña ($\sim 1,5 \mu\text{m}$ de diámetro), es idónea para el análisis ultraestructural tridimensional cuantitativo (Van De Meene *et al.*, 2006). La cianobacteria *Synechocystis sp.* PCC 6803, que fue el primer organismo fotosintético en tener su genoma completo secuenciado en 1996, cuenta con múltiples copias del cromosoma de 3,6 Mbp, además, presenta siete plásmidos adicionales de diferentes tamaños (Spät *et al.*, 2023).

Morfológicamente, Mehdizadeh y Peerhossaini (2022) la describen como unicelular, esférica, no fijadora de N_2 , con un diámetro de 0,7 - 8 μm y una capa de mucílago incolora o ausente. La envoltura celular de *Synechocystis sp.* contiene la membrana externa, una capa de peptidoglicano y una membrana citoplasmática. Las membranas tilacoides, derivadas de la membrana

citoplasmática, cubren la región periférica de la célula. Además, cuenta con apéndices extracelulares TFP, llamado pili grueso, que le permite motilidad para buscar luz/nutrición favorable o escapar de condiciones desfavorables, con un diámetro externo de 5 nm y una longitud de más de 2 μm (Chen *et al.*, 2020).

Otro género cianobacteriano destacado en el desarrollo biotecnológico corresponde a *Arthrospira sp*, reconocido gracias a su alto valor nutricional, composición química y seguridad de la biomasa (Sili *et al.*, 2012), equivocada y comúnmente llamado “espirulina”, puesto que son géneros parecidos morfológica y fisiológicamente. La distinción se basa en la presencia de paredes o septos intercelulares en la primera y ausencia aparente en la segunda (observable al microscopio electrónico) (Fernández *et al.*, 2019). Actualmente, como describen Choi y Lee (2015), una de las especies más reconocidas del género corresponde a *Arthrospira platensis*, una cianobacteria con forma de espiral.

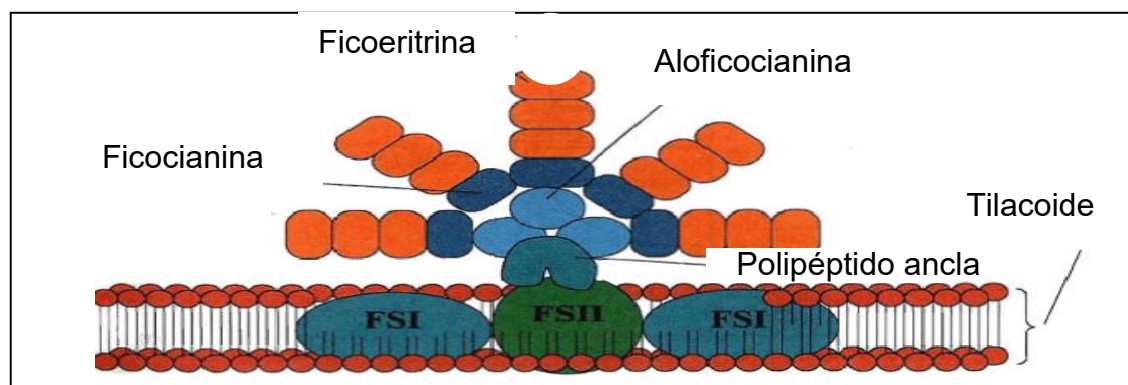
Además, otras de sus características que permiten su identificación a nivel morfológico es que es una cianobacteria filamentosa de la clase Cyanophyceae y es el procariota fotosintético más cultivado (Gentscheva *et al.*, 2023). Su coloración es azul verdosa y prospera en pH alcalino (Nuhu, 2013). Ramírez y Olvera (2006) las describen como multicelulares, cuyas células cilíndricas tienen un ancho de 3 a 12 μm y a veces llega a 16 μm ; sus tricomas (filamentos) tienen un patrón de arreglo en forma de hélice abierta y llegan a medir 100-200 μm o hasta 500 μm . La reproducción se lleva a cabo por fisión binaria transversal y la pared está envuelta por una cápsula o vaina compuesta de polisacáridos. Se usa frecuentemente como suplemento alimenticio completo; se cultiva globalmente y se aplica como suplemento alimenticio para animales en acuarios, aves de corral, acuarios y muchas industrias agrícolas en todo el mundo, siendo un valioso proveedor de varios nutrientes y minerales nutricionales importantes (Żymańczyk *et al.*, 2022). Se destaca que tiene un contenido excepcionalmente alto de vitamina B12, es una buena fuente de betacaroteno, hierro (Fe), calcio (Ca^{2+}) y fósforo (P) (Salmeán *et al.*, 2015). Además, tiene un alto contenido proteico (60 – 70 % del peso seco) (Shao *et al.*, 2019).

Capítulo 4 Modos de acción

Fotosíntesis. La fotosíntesis es el mecanismo de acción principal que permite

llevar a cabo el metabolismo de las cianobacterias y sus procesos derivados. Estos microorganismos realizan la fotosíntesis oxigénica, donde las moléculas de agua se oxidan a hidrógeno y oxígeno molecular, y el CO_2 se reduce a sustancias químicas orgánicas (Majhi, 2025), en lo que se considera fase luminosa y fase oscura de la fotosíntesis respectivamente. Para realizar la primera fase, las cianobacterias poseen clorofila-a, como las algas y las plantas; además, poseen pigmentos de ficocianina y ficoeritrina (Singh *et al.*, 2020) (Figura 4). Los ficobilisomas son macrocomplejos compuestos mayoritariamente de ficobiliproteínas asociados a la membrana, pero no embebidos en ella, cuya función consiste en captar la luz y transferir la energía lumínica a los fotosistemas I (PSI) y II (PSII) (Sarasa, 2022); esta transferencia energética se realiza de forma gradual. La membrana tilacoide de las cianobacterias es el sitio de las reacciones fotoquímicas y de transporte de electrones de la fotosíntesis oxigenada, que son realizadas por dos complejos proteína-cofactor del fotosistema II (PSII) y el fotosistema I (PSI), el complejo citocromo (Cyt) y la ATP sintasa (Lapaille *et al.*, 2010).

Figura 4. Pigmentos fotosintéticos cianobacterianos.



FSI: Fotosistema 1; FSII: Fotosistema 2. Fuente: Crettaz, 2018.

En cuanto a las reacciones independientes de la luz que presentan las cianobacterias, está el ciclo de Calvin (CBB), es decir, la fase de transformación de la sustancia, cuando la energía de los enlaces químicos formados durante la fase luminosa se utiliza para sintetizar compuestos orgánicos con el uso de carbono inorgánico (Ciebiada, 2020). Además, también presentan un ciclo de Krebs o ciclo del ácido cítrico incompleto; esta denominación se atribuye según explican Zhang y Bryant (2011) a que carecen de 2-oxoglutarato (a-

cetoglutarato) deshidrogenasa y, por lo tanto, no pueden convertir 2-oxoglutarato en succinil-coenzima A (CoA). Esta molécula es un paso previo en la generación de energía celular mediante esta vía; en desmedro de aquello, sus metabolitos son importantes intermedios biosintéticos de otros muchos componentes celulares: lípidos, glúcidos, aminoácidos y bases nitrogenadas (Mathews *et al.*, 2002).

Fijación y transformación de nitrógeno. Muchas especies de cianobacterias son diazótrofes, es decir capaces de fijar N_2 , convirtiéndolo en una forma asimilable para otros organismos y contribuyendo significativamente a la fertilidad de suelos y ecosistemas acuáticos (Nawaz *et al.*, 2025). Además, las asociaciones simbióticas con helechos, plantas superiores, leguminosas, invertebrados, hongos y otras cianobacterias contribuyen a su importancia ecológica (Nawaz *et al.*, 2024).

La fijación de N_2 no solo ha sido demostrada en cianobacterias heterocistasas como *Anabaena*, *Nostoc* y *Aulosira*, sino que también se ha reportado en varias otras cianobacterias no heterocistasas (Singh *et al.*, 2020). La fijación de N_2 depende del complejo enzimático nitrogenasa para reducir N_2 a NH_3 . Algunas cianobacterias han desarrollado estructuras celulares especializadas conocidas como heterocistos, que contienen a la nitrogenasa y evitan que se inactive por la interacción de Oxígeno (O_2) durante la fotosíntesis (El-Seedi *et al.*, 2023). Estas células generan una separación espacial entre la fijación de CO_2 y N_2 . En las cianobacterias que no presentan heterocistos la separación es temporal, sin hacer diferenciación celular, realizando la fijación nitrogenada por la noche y aumentando su tasa de respiración para disminuir el O_2 presente para evitar la inactivación de la enzima nitrogenasa mediante las denominadas reacciones de Mehler (Gardner *et al.*, 2023).

El complejo enzimático nitrogenasa consta de dos partes: la dinitrogenasa, una proteína MoFe (Hierro Molibdeno) y la dinitrogenasa reductasa, proteína Fe (Esteves *et al.*, 2017). La proteína Fe, funciona como transportador de electrones, y juega un papel fundamental en el complejo nitrogenasa. Recibe electrones de moléculas donantes como ferredoxina o flavodoxina, actuando como un conducto para la transferencia de estos electrones a la proteína MoFe. La proteína MoFe, que alberga el cofactor hierro-molibdeno (MoFe-co) dentro de su sitio catalítico, sirve como centro para la reducción de N_2 a NH_3 y cataliza el

proceso de múltiples pasos que transforma el N_2 inerte en un nutriente biológicamente accesible y valioso (Nawaz *et al.*, 2025). Cabe destacar que el nitrato producido por el complejo es rápidamente protonado por la célula transformándose en amonio.

Los factores que influyen en la especificidad de la nitrogenasa, así como en la cantidad de nitrógeno reducido, son: el ambiente o aminoácidos que rodean al cofactor, y el flujo de electrones, de manera que un alto flujo favorece la reducción, mientras que uno bajo da como único producto hidrógeno molecular. (Ruiz *et al.*, 2008)

Finalmente, la disponibilidad del N_2 por parte de las cianobacterias se da en forma dual, esto mediante la exudación de amonio residual del metabolismo, habiendo registro de especies que liberaron ~35 % de su nitrógeno recién fijado al agua circundante (Adam *et al.*, 2016) y mediante la descomposición de biomasa tras su muerte, fenómeno que ha sido ampliamente estudiado (Wang *et al.*, 2025)

Biodisponibilidad de fósforo (P). El P se describe como un factor limitante en el crecimiento de las plantas, donde su privación desencadena cambios celulares y fisiológicos (Silva *et al.*, 2023), además cumple un rol clave en el almacenamiento y uso de energía de los microorganismos del suelo. Suelos con niveles importantes de arcillas presentan mayor capacidad de retención de P (Sierra, 2024), dificultando la obtención de P del suelo por parte de los microorganismos y plantas para su crecimiento. Esto se debe a que forma fácilmente complejos insolubles con cationes como el aluminio y el Fe en suelos ácidos; con el calcio (Ca^{2+}) y el magnesio en suelos alcalinos (Balemi y Negisho, 2012).

Las cianobacterias pueden hacer disponible el P a través de dos mecanismos de solubilización. Pueden sintetizar un quelante para Ca^{2+} que solubiliza el P sin cambiar el pH del medio de crecimiento; el otro mecanismo es a través de la liberación de ácidos orgánicos (Singh *et al.*, 2016).

Para la movilización de fosfatos inorgánicos, las cianobacterias secretan fosfatasas extracelulares; al extraer el perfil enzimático de ácidos orgánicos del suelo inoculado con cianobacterias, se encontró que las fosfatasas ácidas y las fosfatasas alcalinas están involucradas en la solubilización del fosfato, por lo que la inoculación de suelos con especies como *Nostoc* y *Anabaena* es prometedor

(Robati, 2024). En ese sentido, las cianobacterias desarrollaron diversas aclimataciones, incluyendo la captación de lujo de P (LPU), es decir, la absorción de P en exceso de la demanda metabólica actual (Solovchenko *et al.*, 2020) lo que posteriormente se traduce a una liberación gradual de P al medio siendo aprovechado por plantas mediante la exudación o descomposición de las células cianobacterianas lo cual genera una disponibilidad estable de este nutriente con el paso del tiempo.

Producción de fitohormonas. Hussain y Hasnain (2011) explican que la biosíntesis de citoquininas y auxinas, particularmente el ácido indol-3-acético (AIA), es crucial para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las cianobacterias tienen la capacidad de liberar fitohormonas en la rizosfera, desde donde las raíces de las plantas pueden absorber estas hormonas. Aunque la capacidad de producir fitohormonas a menudo se considera una característica del reino vegetal, la producción de estas también está extendida entre los procariotas asociados al suelo y las plantas. (Sergeeva *et al.*, 2002) como las cianobacterias.

Las citoquininas juegan un papel fundamental en la mediación de la interacción entre las plantas y los microbios, siendo el establecimiento de la simbiosis entre *Nostoc sp.* y las angiospermas acuáticas *Gunnera sp.* el ejemplo más destacado (Uniyal *et al.* 2022).

Capítulo 5: Aplicaciones agronómicas

Las microalgas y cianobacterias presentan ventajas únicas, como la síntesis de una amplia gama de metabolitos bioactivos, su gran plasticidad metabólica y, en el caso de algunas cianobacterias, la capacidad de fijar N₂. Esto les permite funcionar simultáneamente como biofertilizantes, bioestimulantes y agentes de biocontrol (Jurado *et al.*, 2025).

Se ha estudiado el uso de cianobacterias en el control de fitopatógenos. Toribio *et al.* (2021) demostraron con la aplicación de las cepas *Scenedesmus-677* y *Leptolyngbya-1267* la reducción de un 20 y 17 % respectivamente en la incidencia/severidad de *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*, responsable del cáncer bacteriano en tomate (*Solanum lycopersicum*). Los resultados obtenidos indican que la aplicación por la raíz de *Scenedesmus-677* fue más efectiva para el control de la enfermedad mientras que el uso de *Leptolyngbya-1267* está más relacionado con el fortalecimiento de la planta a

través de la vía del ácido salicílico el cual es producido en concentraciones de entre 5 a 7 pg mL⁻¹ (Toribio *et al.*, 2021).

Por otro lado, el uso de fertilizantes nitrogenados cianobacterianos podría ofrecer numerosas ventajas agronómicas y ambientales en comparación con los fertilizantes nitrogenados derivados del proceso Haber-Bosch, aunque el estudio de las cianobacterias como sustituto de otros fertilizantes nitrogenados sigue siendo limitado, enfrentando desafíos científicos y prácticos (Massey y Davis, 2023).

Un caso concreto de uso de cianobacterias como biofertilizante nitrogenado es el estudio de simbiosis de *Anabaena* con el helecho acuático del género *Azolla*. En esta asociación, la cianobacteria fijadora de nitrógeno *Anabaena azollae* reside dentro de cavidades foliares especializadas del helecho, donde proporciona un suministro continuo de nitrógeno biodisponible a la planta. A cambio, *Azolla* ofrece un entorno protegido y sustenta a la cianobacteria mediante el intercambio de carbono y nutrientes. Esta simbiosis eficiente y autosostenible desempeña un papel crucial en el ciclo del nitrógeno y se ha utilizado ampliamente en la agricultura sostenible, en particular en los sistemas de arrozales, como biofertilizante natural (Nawaz *et al.*, 2025). *Azolla* funciona como abono verde y biofertilizante en arrozales, lo que resulta en un aumento de 50 a 60 kg ha⁻¹ en el nitrógeno del suelo. Además, reduce la demanda de fertilizantes nitrogenados de los cultivos de arroz (*Oryza sativa*) entre 30 y 35 kg. Según los hallazgos, la incorporación de *Azolla* al suelo condujo a un aumento sustancial en la cantidad de grano de arroz producido, que osciló entre el 7 y el 31 % (Rajanna *et al.*, 2025). Si bien la simbiosis se da principalmente en suelos inundados, sería interesante buscar métodos adaptativos de cultivo en suelos de secano para poder aprovechar su poder fijador de N₂ y extenderlo a cultivos, contribuyendo a la agricultura en otras condiciones.

Mediante el desarrollo de un biofertilizante basado en cianobacterias filamentosas fijadoras de nitrógeno seleccionadas de campos de arroz, en Chile se logró establecer que la biofertilización permitió una disminución de hasta 50 % en el uso de fertilizantes sintéticos de nitrógeno (50 kg N ha⁻¹), lo que resultó en el mismo rendimiento de grano (7,4 t ha⁻¹) y calidad en relación con el control fertilizado (Pereira *et al.*, 2008).

En ese mismo sentido, un estudio de fertilización en maíz (*Zea mays*),

haciendo uso de un consorcio de cianobacterias diazotroficas, se logró establecer la reducción en el uso de fertilizantes químicos hasta en un 50 %, también un aumento del peso fresco de plantas de un 20 % respecto a las no biofertilizadas con cianobacterias y además, una tasa de crecimiento 9 % mayor bajo el mismo parámetro analizado anteriormente (Santiago *et al.*, 2025) significando una mayor y más eficiente acumulación de biomasa en el cultivo de maíz y menor dependencia de la fertilización convencional. Por otro lado, se ha reportado que la cubierta mucilagínosa y cápsula de polisacáridos de algunas cianobacterias facilita la colonización del suelo al reducir la pérdida de humedad y puede contribuir a mejorar la agregación de partículas del suelo (Rocha *et al.*, 2020).

Otra investigación sobre el uso de cianobacterias diazotroficas del género *Nostoc* y *Oscillatoria* en el cultivo de arveja (*Pisum sativum*), apoya lo anteriormente mencionado explicando que el tratamiento de biofertilización combinado con la mitad de la dosis recomendada del fertilizante químico fue usualmente más efectivo que la adición de la dosis completa del fertilizante químico. Esto podría permitir ahorrar un 50 % del fertilizante químico utilizado (Osman *et al.*, 2010).

Respecto a los principales géneros asociados en el ámbito agrícola; se sabe que la producción de biofertilizantes nitrogenados a gran escala sigue siendo objeto de estudio, la cual actualmente es encabezada por especies de los siguientes géneros: *Anabaena*, *Nostoc* y *Cylindrospermum*. Sin embargo, a pesar de su potencial, su exploración sigue siendo incompleta, obstaculizada por los desafíos técnicos y económicos que surgen al intentar ampliar la producción (Marín-Marín *et al.*, 2024)

En ese sentido, las cianobacterias fijadoras de nitrógeno del orden Nostocales pueden establecer relaciones simbióticas con diversas especies de plantas. Son simbiontes promiscuos, ya que una misma cepa de cianobacteria puede establecer relaciones simbióticas de fijación de nitrógeno con diferentes especies de plantas (Álvarez *et al.*, 2023).

En *Anabaena cylindrica* el porcentaje de heterocistos puede ser incrementado hasta un 12 % cuando es cultivada sólo con N₂. Mientras que un aumento de la concentración de fuentes nitrogenadas en el medio de cultivo induce un descenso de heterocistos (Loreto *et al.*, 2003), de esto se puede inferir que el

uso y propagación de estos microorganismos son una fuente prometedora de fijación de N_2 .

En un estudio sobre prospección de cianobacterias productoras de sustancias bioactivas, solo dos cepas de *Nostoc* spp. (SAB-M661 y SAB-M683) se describieron como solubilizadoras de fosfato mientras que otras cepas de *Nostoc* no mostraron esta capacidad (SAB-B1300, SAB-M132, SAB-M150, SAB-M189, SAB-M251 y SAB-M612), por lo tanto, la solubilización de fosfato es independiente del género y podría ser probablemente un carácter subespecífico (Toribio *et al.*, 2020).

Esto trae consigo un factor de interés investigativo respecto a cepas que puedan tener una dualidad biofertilizante, puesto que el contenido de P del suelo es de aproximadamente 0,05 % (p/p); sin embargo, solo el 0,1 % de este P está disponible para el uso de las plantas (Alori *et al.*, 2017). El fosfato no disponible del suelo podría ser solubilizado mediante la excreción de ácidos orgánicos por parte de algunos microorganismos como las cianobacterias (Kuraganti *et al.*, 2020).

Algunas especies del género *Synechocystis*, producto de su capacidad de resistencia ambiental, se han estudiado para la adaptación a medios halófitos, secos, de altas y bajas temperaturas mediante la transferencia de genes procariotas DRNF1 para especies vegetales poco resistentes a estas condiciones edafoclimáticas adversas (Cui *et al.*, 2018). Esto podría hacer posible la adaptación de estas cianobacterias a ambientes agrícolas extremos.

También se ha postulado su uso como biocombustible mediante la generación a gran escala de compuestos isoprenoides, en desmedro del uso de motores diesel (Al-Haj *et al.*, 2016) dependientes de combustibles fósiles. Sin embargo, investigar el potencial de escalamiento del laboratorio a la industria piloto, así como realizar un análisis costo-beneficio de la extracción de Bioestimulantes basados en Microalgas y Cianobacterias MCB, son pasos cruciales a considerar antes de la producción en masa y la formulación de dichos bioestimulantes (Chabili *et al.*, 2024). En resumen, el futuro de las cianobacterias se presenta prometedor, con un enfoque en aprovechar su increíble versatilidad metabólica para aplicaciones sostenibles en energía, alimentación, salud y medio ambiente.

CONCLUSIONES

1. Las cianobacterias se perfilan como organismos de gran valor en variados sectores como la agricultura, industria farmacéutica, biocombustibles entre otros. Caracterizados por su versatilidad singular ya que combinan eficiencia fotosintética de las plantas con la capacidad de generar compuestos de alto valor a gran velocidad. La identificación precisa de cepas cianobacterianas es un desafío, producto de su variabilidad fenotípica y genotípica.
2. Las cianobacterias son organismos caracterizados principalmente por su capacidad fotosintética, existiendo especies que se han adaptado como organismos diazotróficos y capaces de producir compuestos bioactivos que permiten la promoción del crecimiento vegetal.
3. Las cianobacterias representan una alternativa ecológica viable respecto a la biorremediación de suelos y aguas contaminadas producto de su capacidad de absorber metales pesados, fijar N₂, solubilizar P y producir fitohormonas. Estas características la posicionan como herramientas clave en el manejo sostenible de los recursos naturales, con mayor énfasis en zonas agrícolas con prácticas intensivas o contaminación industrial.

REFERENCIAS

1. Adam, B., I. Klawonn, J. B. Svedén, J. Bergkvist, N. Nahar, J. Walve and H. Ploug. 2016. N₂-fixation, ammonium release and N-transfer to the microbial and classical food web within a plankton community. The ISME journal. 10(2): 450-459.
2. Al-Haj, L., Y.T. Lui, R.M. Abed, M.A. Gomaa and S. Purton. 2016. Cyanobacteria as chassis for industrial biotechnology: progress and prospects. Life. 6(4): 42.
3. Albertano, P., L. Barsanti, V. Passarelli, V and P. Gualtieri. 2000. A complex photoreceptive structure in the cyanobacterium *Leptolyngbya* sp. Micron. 31(1): 27-34.
4. Alori, E. T., B.R. Glick and O.O. Babalola. 2017. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. Frontiers in microbiology. 8: 971.
5. Álvarez, C., L. Jiménez-Ríos, M. Iniesta-Pallarés, A. Jurado-Flores, F.P. Molina-Heredia, F. P. C.K. Ng and V. Mariscal. 2023. Symbiosis between cyanobacteria and plants: from molecular studies to agronomic

- applications. Journal of experimental botany. 74(19): 6145-6157.
6. Balemi, T., and K. Negisho. 2012. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review. Journal of soil science and plant nutrition. 12(3): 547-562.
 7. Berrendero, E. 2008. Caracterización morfológica, genética y fisiológica de cianobacterias dominantes en sistemas fluviales. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Madrid. España.
 8. Bon, I. C., L.M. Salvatierra, L. D. Lario, J. Morató and L. M. Pérez. 2021. Prospects in cadmium-contaminated water management using free-living cyanobacteria (*Oscillatoria* sp.). Water. 13(4): 542.
 9. Camacho, A. y E. Fernández-Valiente. 2005. Un mundo dominado por los microorganismos. Ecología microbiana de los lagos antárticos. Rev. Ecosis. 14(2): 72.
 10. Cao, H., D. Xu, T. Zhang, Q. Ren, L. Xiang, C. Ning y R. Gao. 2022. Análisis exhaustivos y funcionales revelan la diversidad genómica y la posible toxicidad de *Microcystis*. Harmful Algae. 113: 102186.
 11. Chabili, A., F. Minaoui, Z. Hakkoum, M. Douma, A. Meddich and M. Loudiki. 2024. A comprehensive review of microalgae and cyanobacteria-based biostimulants for agriculture uses. Plants. 13(2): 159.
 12. Chen, Z., X. Li, X. Tan, Y. Zhang and B. Wang. 2020. Recent advances in biological functions of thick pili in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. Front. Plant Sci. 11: 241.
 13. Choi, S. J., and J.H. Lee. 2015. Characteristic of *Arthrospira platensis* enhanced antioxidant activity. 30(3): 119-124.
 14. Ciani, M., and A. Adessi. 2023. Cyanoremediation and phyconanotechnology: cyanobacteria for metal biosorption toward a circular economy. Frontiers in Microbiology. 14: 1166612.
 15. Ciebiada, M., K. Kubiak and M. Daroch. 2020. Modifying the cyanobacterial metabolism as a key to efficient biopolymer production in photosynthetic microorganisms. Int. J. Mol. Sci. 21(19): 7204.
 16. Cocciolo, F., L. Yema, M. L. Sánchez, C. González y I. O'Farrell. 2021. Floraciones tóxicas de cianobacterias en una laguna pampeana: Una

aproximación a su ecología desde los rasgos morfofisiológicos. Rev. Ec. Austral. 31(3), 506.

17. Crettaz Minaglia, M. C. 2018. Estudio del crecimiento de *Microcystis aeruginosa* y de la producción de Microcystina en cultivo de laboratorio. Tesis. Doctor. Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Exactas. Argentina.
18. Cui, L., Y. Liu, Y. Yang, S. Ye, H. Luo, B. Qiu, B. X. Gao. 2018. The *drnf1* gene from the drought-adapted cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* improved salt tolerance in transgenic *Synechocystis* and *Arabidopsis* plant. Genes. 9(9): 441.
19. Da Silva, S.S., A.F. Andrade, M.Paiva-Cavalcanti, J.C. Carvalho, D. Araújo Viana-Marques, C.D. Duarte, CDAL and R.P. Bezerra. 2023. Potencial de moléculas bioactivas de microorganismos fotosintéticos en *Leishmania* spp.: Una revisión. Investigación de algas. 75:103241.
20. Dick, G. J., M.B. Duhaime, J.T. Evans, R.M. Errera, C.M. Godwin, J.J. Kharbush and V.J. Denef. 2021. The genetic and ecophysiological diversity of *Microcystis*. Environ. Microbiol. 23(12): 7278-7313.
21. Echenique, R. O. 2022. Las cianobacterias: el invento más revolucionario. Rev. Museo. 34(1): 8.
22. El-Seedi, H. R., M.F. El-Mallah, N. Yosri, M. Alajlani, C. Zhao, M.A. Mehmood and Q. Shou. 2023. Review of marine cyanobacteria and the aspects related to their roles: chemical, biological properties, nitrogen fixation and climate change. Marine drugs. 21(8): 439.
23. Esteves-Ferreira, A. A., J. H. Cavalcanti, M.G. Vaz, L.V. Alvarenga, A. Nunes-Nesi, A and W.L. Araújo. 2017. Cyanobacterial nitrogenases: phylogenetic diversity, regulation and functional predictions. Genet. Mol. Biol. 40(1): 261-275.
24. Fernández Honores, A. M., E. Alvítez Izquierdo and E.F. Rodríguez Rodríguez. 2019.. Taxonomía e importancia de" spirulina" *Arthrospira jenneri* (Cyanophyceae: *Oscillatoriaceae*). Arneloa. 26(3): 1091-1104.
25. Fournier, C., E. Riehle, D.R. Dietrich y D. Schleheck. 2021. ¿Es *Planktothrix* sp., productor de toxinas, una especie emergente en el lago de Constanza? Toxinas. 13 (9): 666.
26. Galarza, V.O. 2019. Carbohidratos y proteínas en microalgas: potenciales alimentos funcionales. Rev. Bras. Tec. Alim. 22(1): 1-2.

27. Galindo-Alcázar, O., N.B. Medina-Jaritz, G. Garduño-Solórzano and R. Olvera-Ramírez. 2018. Cyanobacteria and microalgae from surface biofilm from Malinalco, Mexico, an archaeological site. *Polibotánica*, 45: 131-146.
28. Gardner, J. J., B. M. Hodge, and N. R. Boyle, N. R. 2023. Investigating the unique ability of *Trichodesmium* to fix carbon and nitrogen simultaneously using MiMoSA. *Msystems*. 8(1): 1-20.
29. Garita-Alvarado, C A., M.G. Bojorge-García and E.A Cantoral-Uriza. 2023. Cyanotoxins bioaccumulation in freshwater ecosystems in Latin America: a review. *Hidrobiológica*. 33(3): 353-36.
30. Garlapati, D., M. Chandrasekaran, A. Devanesan, T. Mathimani and A. Pugazhendhi. 2019. Role of cyanobacteria in agricultural and industrial sectors: an outlook on economically important byproducts. *Appl Microbiol Biotechnol*. (12):4709-4721.
31. Gehlot, P., V. Vivekanand y N. Pareek. 2022. Cyanobacterial and microalgal bioremediation: an efficient and ecofriendly approach toward industrial wastewater treatment and value-addition. *Microbial Biodegradation and Bioremediation*. (2nd. ed.) Elsevier. India.
32. Gentscheva, G., K. Nikolova, V. Panayotova, K. Peycheva, L. Makedonski, P Slavov and I. Yotkovska. 2023. Application of *Arthrospira platensis* for medicinal purposes and the food industry: a review of the literature. *Life*. 13(3): 845.
33. Ghanbarzadeh, M., V. Niknam, N. Soltani and H. Ebrahimzadeh. 2019. *Leptolyngbya fragilis* ISC 108 is the most effective strain for dodecane biodegradation in contaminated soils. *International journal of phytoremediation*, 21(9): 908–920.
34. Gobler, C. J., and T.W. Davis. 2016. Global Expansion of Harmful Cyanobacterial Blooms: Diversity, Ecology, Causes, and Controls. Elsevier Science. Ámsterdam, Holanda.
35. González-Madina, L., J.P. Pacheco, N. Mazzeo, P. Levrini, J.M. Clemente, J.J. Lagomarsino y C. Fosalba. 2017. Factores ambientales controladores del fitoplancton con énfasis en las cianobacterias potencialmente tóxicas en un lago somero utilizado como fuente de agua para potabilización: Laguna del Sauce, Maldonado, Uruguay. *Rev. Innotec*. 13(1): 31.
36. Grasso, C. R., K.L. Pokrzywinski, C. Waechter, T. Rycroft, Y. Zhang, A. Aligata, A. Lamsal. 2022. A review of cyanophage–host relationships:

Highlighting cyanophages as a potential cyanobacteria control strategy. *Toxins*. 14(6): 385.

37. Gupta, P. 2021. First report of diversity of cyanobacteria of Broknes Peninsula of Larsemann Hills, East Antarctica. *Cryptogamie, Algologie*, 42(15): 241-251.
38. Harke, M. J., M.M. Steffen, C.J. Gobler, T.G. Otten, S.W. Wilhelm, S.A. Wood, and H. W. Paerl. 2016. A review of the global ecology, genomics, and biogeography of the toxic cyanobacterium, *Microcystis* spp. *Harmful algae*, 54: 4-20.
39. Hussain, A., and S. Hasnain. 2011. Phytostimulation and biofertilization in wheat by cyanobacteria. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 38(1): 85-92.
40. Ilieva, V., M. Kondeva-Burdina, T. Georgieva y V. Pavlova. 2019. Toxicidad de las cianobacterias. Organotropía de las cianotoxinas y toxicodinámica de las cianotoxinas por especie. *Pharmacia. Bulgaria*. 66(3): 91-97.
41. Jaraba., A. Jarma, D. Pérez, A. Ariza, A. Pico, D. Herazo, A. Vallejo, Y. Pineda D. Vegliante. y M. Ardila. 2023. Efecto de la biomasa sonicada de la cianobacteria *Nostoc commune* sobre el crecimiento de *Fusarium oxysporum* "In vitro". *Temas Agrarios*. 28(2): 233-245.
42. Joint Genome Institute. 2011. Home - *Nostoc punctiforme* ATCC 29133 [en línea] <<https://genome.jgi.doe.gov/nospu/nospu.home.html>> [Consulta: 27 de julio 2025].
43. Jurado-Flores, A., L.G. Heredia-Martínez, G. Torres-Cortes, G and E. Díaz-Santos. 2025. Harnessing Microalgae and Cyanobacteria for Sustainable Agriculture: Mechanistic Insights and Applications as Biostimulants, Biofertilizers and Biocontrol Agents. *Agriculture*. 15(17): 1-31.
44. Kandel, S.L, P.M. Joubert and S.L. Doty. 2017. Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms* 5(4): 77-102.
45. Kang, P. G., S.J. Lee, M.S. Byeon, S. Yoon, H.N. Kim, J.K. Lee and S.J. Hwang. 2014. Current status and perspectives in the akinete study of the blue-green algal genus *Anabaena*. *Korean J. Ecol. Environ*. 47(1): 1-12.
46. Kehr, J. C and E. Dittmann. 2015. Biosynthesis and function of extracellular glycans in cyanobacteria. *Life*. 5(1): 164-180.
47. Komárek, J. 2014. Clasificación taxonómica de cianoprocariotas (géneros de

cianobacterias) mediante un enfoque polifásico. *Preslia*. 86 :295.

48. Komárek, J., and E. Zapomělová. 2007. Planktic morphospecies of the cyanobacterial genus *Anabaena*= subg. *Dolichospermum*-1. part: coiled types. *Fottea*. 7(1): 1-31.
49. Komárek, J., and J.R. Johansen. 2015. Filamentous cyanobacteria. In *Freshwater Algae of North America*. (2a. ed.) Academic Press. República Checa.
50. Kramer, B. J., and C.J. Gobler 2023. Simulated heat waves promote the growth but suppress the N₂ fixation rates of *Dolichospermum* spp. and cyanobacterial communities in temperate lakes. *Ecological Indicators*. 147: 109983.
51. Kumar, D., B. Prakash, L.K. Pandey y J.P. Gaur. 2010. Sorción de paraquat y 2,4-D por un manto cianobacteriano dominado por *Oscillatoria* sp. [Aquí se necesita más contexto para traducir "*Oscillatoria* sp."]. *Bioquímica y biotecnología aplicadas*. 160: 2475-2485.
52. Kumar, M.S., K. Rajeshwari, S. Johnson, N. Thajuddin y M. Gunasekaran. 2011. Eliminación de Pb (II) mediante filamentos inmovilizados y libres de *Oscillatoria* sp. NTMS01 y *Phormidium* sp. NTMS02. *Boletín de Contaminación Ambiental y Toxicología*. 87: 254-259.
53. Kumar, V., S. Kharwar. 2024. *Cianorremediación, Ev (Eds.) Fitorremediación*. Springer, Cham. India.
54. Kuraganti, G., S. Edla and V.B. Pallaval. 2020. Cyanobacteria as biofertilizers: current research, commercial aspects, and future challenges. *Advances in plant microbiome and sustainable agriculture: functional annotation and future challenges*, 259-278.
55. Lapaille, M., A. H, Escobar-Ramírez, H. Degand, D Baurain, M. Thiry, E. Perez and P. Cardol. 2010. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*. 1797(1): 29.
56. Laughinghouse, H.D., D.E. Berthold, S.C. Marble y D. Saha. 2019. *Biología y Manejo de Nostoc (Cyanobacteria) en Viveros e Invernaderos*.
57. Levine, I., and Fleurence, J. (Eds.). 2018. *Microalgae in health and disease prevention*. Academic Press.
58. Li, X., T.W. Dreher and R. Li. 2016. An overview of diversity, occurrence, genetics and toxin production of bloom-forming *Dolichospermum*

(*Anabaena*) species. Harmful algae. 54: 54-68.

59. Lopes, G., M. Silva and V. Vasconcelos. 2022. The pharmacological potential of cyanobacteria. Academic Press. Portugal.
60. Loreto, C., N. Rosales, J. Bermúdez, J and E. Morales. 2003. Producción de pigmentos y proteínas de la cianobacteria *Anabaena* PCC 7120 en relación a la concentración de nitrógeno e irradiancia. Gayana. Botánica. 60(2): 83-89.
61. López-Padrón, I., L. Martínez-González, G. Pérez-Domínguez, Y. Reyes-Guerrero, M. Núñez-Vázquez y J.A. Cabrera-Rodríguez. 2020. Las algas y sus usos en la agricultura. Una visión actualizada. Cultivos Tropicales. 41(2): 8.
62. Madigan, M., K. Bender, D. Buckley, W. Sattley y R. Stairley. 2021. Brock Biology of Microorganisms. (16th ed.). Pearson. New York, USA
63. M. D Guiry., M.D Guiry y G.M. Guiry. 2024. AlgaeBase [en línea]. Universidad Nacional de Irlanda, Galway. <<https://www.algaebase.org>> [consultado el 24 de junio de 2025].
64. Majhi, B. K. 2025. Cyanobacteria: Photosynthetic cell factories for biofuel production. J. Biores. Bioproducts. 10(2): 128-144.
65. Mao, Q., Z. Xie, F. Pei, S. Irshad, S. Issaka and G. Randrianarison, 2023. Indigenous cyanobacteria enhances remediation of arsenic-contaminated soils by regulating physicochemical properties, microbial community structure and function in soil microenvironment. Sci. Total. Environ. 860: 160543.
66. Marine Biodiversity of Bangladesh. s.f. *Oscillatoria tenuis*. [en línea]. <<https://marinebiodiversity.org.bd/species/oscillatoria-tenuis>> [Consulta: 09 julio 2025].
67. Martinelli, LA, y F. Gaudio. 2022. La coevolución de la vida y los ciclos biogeoquímicos en nuestro planeta. Biota Neotropica. 22: e20221402.
68. Marín-Marín, C. A., J.A. Estrada, J.M. Delgado-Naranjo, P.A. Zapata-Ocampo and M. Peñuela-Vásquez. 2024. Cyanobacteria and microalgae as potential sources of biofertilizers: a review. Actualidades Biológicas. 46(120).
69. Massey, M. S., and J.G. Davis. 2023. Beyond soil inoculation: Cyanobacteria as a fertilizer replacement. Nitrogen. 4(3): 253-262.

70. Mathews, C. K, K. E. van Holde y K. G. Ahern. 2002. Bioquímica. (3a. ed.). Pearson. USA.
71. Mehdizadeh Allaf, M., and H. Peerhossaini. 2022. Cyanobacteria: model microorganisms and beyond. *Microorganisms*. 10(4): 696.
72. Miranda, J., G. Krishnakumar y A. D'Silva. 2012. Eliminación de Pb 2+ del sistema acuoso por *Oscillatoria laete-virens* (Crouan y Crouan) Gomont vivo aislado de efluentes industriales. *Revista Mundial de Microbiología y Biotecnología*. 28: 3053-3065.
73. Miranda, J., G. Krishnakumar y R. Gonsalves. 2012. Eficiencia de biorremediación con Cr 6+ de *Oscillatoria laete-virens* (Crouan & Crouan) Gomont y *Oscillatoria trichoides* Szafer: estudio de cinética y equilibrio. *Revista de Ficología Aplicada*. 24: 1439-1454.
74. Nawaz, T., S. Fahad, L. Gu, L. Xu and R. Zhou. 2025. Harnessing Nitrogen-Fixing Cyanobacteria for Sustainable Agriculture: Opportunities, Challenges, and Implications for Food Security. *Nitrogen*. 6(1): 16.
75. Nuhu, A. A. 2013. Spirulina (Arthrospira): An important source of nutritional and medicinal compounds. *J. Mar. Sci*. 1: 325636.
76. Núñez-Avellaneda, M., L.J. Marciales Caro Y M. Beltrán Gutiérrez. 2008. Microalgas acuáticas: la otra escala de la biodiversidad en la Amazonia colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI. Bogotá, Colombia.
77. Ortez, L., M.D. Rovira y L. Moran. 2022. Distribución espacio-temporal de cianobacterias planctónicas y factores ambientales asociados a sus proliferaciones en el embalse Cerrón Grande, El Salvador. *Rev. Biol. Trop*. 70 (1): 250-262.
78. Osman, M. E. H., M.M, El-Sheekh, A. H El-Naggar and S. F. Gheda. 2010. Effect of two species of cyanobacteria as biofertilizers on some metabolic activities, growth, and yield of pea plant. *Biology and fertility of soils*. 46(8): 861-875.
79. Pabello, V.M.L, L.A.R. Guerrero, L.H. Gómez and P.A. Melgoza. 2024. Propuesta de modelo conceptual de crecimiento y producción de Saxitoxina por *Planktothrix Agardhii* y su presencia en la Laguna de Zumpango. *Rev Latin. Dif. Ciencia. México*. 6 (10): 8-28.
80. Pal, S., A. Saraf, N. Kumar, A. Singh, U. Talukdar, N. Kohar, N and P. Singh.

2022. Digging deeper into the taxonomy of *Cylindrospermum* and description of *Johanseniella tripurensis* gen. et sp. nov. from India. FEMS Microbiol. Letters. 369(1).
81. Pekkoh, J., K. Duangjan, K. Phinyo, T. Kaewkod, K. Ruangrit, T. Thurakit and S. Srinuanpan. 2023. Turning waste CO₂ into value-added biorefinery co-products using cyanobacterium *Leptolyngbya* sp. KC45 as a highly efficient living photocatalyst. Chem. En. J. 460: 141765.
 82. Pereira, I., R. Ortega, L. Barrientos, M. Moya, G. Reyes and V. Kramm. 2008. Development of a biofertilizer based on filamentous nitrogen-fixing cyanobacteria for rice crops in Chile. Journal of applied phycology. 21(1): 135-144.
 83. Ponce, E. (2014). Nostoc: un alimento diferente y su presencia en la precordillera de Arica. Idesia (Arica). 32 (2), 119-121.
 84. Pérez-Carrascal, O. M., Y. Terrat, A. Giani, N. Fortin, C.W. Greer, N. Tromas y B.J. Shapiro. 2019. Coherencia de especies de *Microcystis* revelada mediante genómica poblacional. The ISME Journal. 13 (12): 2887-2900.
 85. Rajanna, G. A., V. K. Singh and P. K. Upadhyay. 2025. Green Energy Based Agricultural Productivity. In Modern Technology for Sustainable Agriculture (pp. 169-185). Cham: Springer Nature Switzerland.
 86. Ramakrishnan, B., Maddela, N. R., Venkateswarlu, K., & Megharaj, M. 2023. Potential of microalgae and cyanobacteria to improve soil health and agricultural productivity: A critical view. Environmental Science: Advances. 2: 586-611.
 87. Ramírez-Moreno, L., and R. Olvera-Ramírez. 2006. Uso tradicional y actual de *Spirulina* sp. (*Arthrospira* sp.). Interciencia. 31(9), 657-663.
 88. Rastogi, R. P., and D. P. Hader 2021. Ecophysiology and biochemistry of Cyanobacteria. Berlin/Heidelberg, Germany: Springer. Singapur.
 89. Reinl, K. L., T.D. Harris, R.L. North, P. Almela, S.A. Berger, M. Bizic and K. Yokota. 2023. Blooms also like it cold. Limnology and Oceanography Letters. 8(4): 546-564.
 90. Riehle, E., D.G. Beach, S. Multrus, T.P. Parmar, D. Martin-Creuzburg y D.R. Dietrich. 2024. Destino de las toxinas derivadas de *Planktothrix* en las redes tróficas acuáticas: Un estudio de caso en el lago Mindelsee (Alemania). Ecotoxicología y Seguridad Ambiental. 273: 116154.

91. Robati, S.M. 2024. Cyanobacteria: A Promising Future for Sustainable Agriculture. Insights Into Algae-Fundamentals, Culture Techniques and Biotechnological Uses of Microalgae and Cyanobacteria: Fundamentals, Culture Techniques and Biotechnological Uses of Microalgae and Cyanobacteria. 77.
92. Rocha, F., M. Borja, P. Pereira and M. Muñoz-Rojas. 2020. Cyanobacteria as a nature-based biotechnological tool for restoring salt-affected soils. *Agronomy*. 10(9): 1321.
93. Rouhiainen, L., T. Vakkilainen, BL. Siemer, W. Buikema, R. Haselkorn y K. Sivonen. 2004. Genes Coding for Hepatotoxic Heptapeptides (Microcystins) in the Cyanobacterium *Anabaena* Strain 90 App. *Environ. Microbiol.* 70 (2): 686-692.
94. Ruiz Herrera, B. L., J.A. Campos, and N. Barba Behrens. 2008. Cofactor FeMco (M= Mo, V, Fe) en la nitrogenasa. *Educación química*, 19(1): 34-41.
95. Salmeán, G. G., L.H.F. Castillo and G. Chamorro-Cevallos. 2015. Nutritional and toxicological aspects of *Spirulina* (*Arthrospira*). *Nutrición hospitalaria: Órgano oficial de la Sociedad Española de Nutrición Clínica y Metabolismo (SENPE)*, 32(1), 34-40.
96. Santiago, G.A., M. N. Trujillo, E. Ramírez. 2025. Cianobacterias como alternativa de fertilización biológica para el cultivo de maíz. *Biotecnia*. 27: 1-11.
97. Sarasa Buisán, C. 2022. Caracterización funcional del regulador FurC en *Anabaena* sp. PCC7120: bases moleculares, definición del regulón y consecuencias de su sobreexpresión en el exoproteoma y exometaboloma. Tesis Doctoral en bioquímica y biología molecular. Universidad de Zaragoza, Escuela de doctorado. España.
98. Schinquel, V., R. Murialdo. y C. Daga. 2018. Cianobacterias edáficas en un relicto de monte nativo de la Provincia de Córdoba. *Rev. Fac. Cs. Exs, Fcas. y Nats.* 5(1): 1.
99. Sergeeva, E., A. Liaimer, and B. Bergman. 2002. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria. *Planta*. 215(2): 229-238.
100. Shao, W., R. Ebaid, M. El-Sheekh, A. Abomohra and H. Eladel. 2019. Pharmaceutical applications and consequent environmental impacts of *Spirulina* (*Arthrospira*): An overview. *Grasas y Aceites*. 70(1): 292-292.

101. Shariatmadari, Z., & Riahi, H. (2012). A taxonomic study on soil taxa of *cylindrospermum kützing* ex bornet & flahault (*nostocaceae*) in iran.18(1): 130-140.
102. Sharma, N. 2025. Cyanobacteria: Characteristics, classification, applications [en línea] < <https://microbenotes.com/cyanobacteria/>> [Consulta: 16 de Septiembre 2025].
103. Sierra, C. 2024. Impacto de la aplicación de fosforo y selección del fertilizante [en línea]. Red Agrícola. <<https://redagricola.com/impacto-de-la-aplicacion-de-fosforo-y-seleccion-del-fertilizante/>> [Consulta: 03 de Septiembre 2025].
104. Sili, C., G. Torzillo, and A. Vonshak. 2012. *Arthrospira (spirulina)*. In Ecology of cyanobacteria II: their diversity in space and time. Dordrecht: Springer Netherlands. Reino Unido.
105. Silva, L.I.D., M.C. Pereira, A. M. Carvalho, V. H. Buttrós, M. Pasqual, and J. Dória. 2023. Phosphorus-solubilizing microorganisms: a key to sustainable agriculture. Agriculture. 13(2): 462.
106. Singh, J.S., A. Kumar, A.N Rai and D.P. Singh. 2016. Cyanobacteria: a precious bio-resource in agriculture, ecosystem, and environmental sustainability. Front. Microbiol. 7: 529.
107. Singh, P. K., A. Kumar, V. K. Singh and A. K. Shrivistava. 2020. Advances in cyanobacterial biology. Academic Press. India.
108. Singh, S., H. Kaur, H. Assefa, D.S. Dhanjal, J. Dhiman, J. Singh and P.C. Ramamurthy. 2025. Recent Biotechnological Interventions for Sustainable Treatment of Industrial Wastewater Following Membrane-based Methods. pp: 94-122. In: Malik, T. and M.P. Shah (Eds.). Recent Trends in Industrial Wastewater Treatment. London.
109. Skinner, S., and T.J. Entwisle. 2001. Non-marine algae of Australia: 1. Survey of colonial gelatinous blue-green macroalgae (Cyanobacteria). Telopea. 9(3): 573-599.
110. Solovchenko, A., O. Gorelova, O. Karpova, I. Selyakh, L. Semenova, O. Chivkunova and E. Lobakova. 2020. Phosphorus feast and famine in cyanobacteria: is luxury uptake of the nutrient just a consequence of acclimation to its shortage?. Cells. 9(9): 1933.
111. Spät, P., V. Krauspe, W. R. Hess, B. Macek and N. Nalpas. 2023. Deep proteogenomics of a photosynthetic cyanobacterium. Journal of Proteome

Research. 22(6): 1969-1983.

112. Toribio, A. J., F. Suárez-Estrella, M.M. Jurado, M.J. López, J.A López-González and J. Moreno. 2020. Prospection of cyanobacteria producing bioactive substances and their application as potential phytostimulating agents. *Biotechnol. Rep.* 26: 449.
113. Toribio, A. J., M. M. Jurado, F. Suárez-Estrella, J. A. López-González, M. R. Martínez-Gallardo and M. J. López. 2021. Application of sonicated extracts of cyanobacteria and microalgae for the mitigation of bacterial canker in tomato seedlings. *J. App. Phycol.* 33(6): 3817-3829.
114. Uniyal, S., M. Bhandari, P. Singh, R. K. Singh, and S. P. Tiwari. 2022. Cytokinin biosynthesis in cyanobacteria: Insights for crop improvement. *Front. Genetics.* 13: 933226.
115. Van De Meene, A. M., Hohmann-Marriott, M. F., Vermaas, W. F., & Roberson, R. W. (2006). The three-dimensional structure of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Archives Microbiol.* 184(5): 259-270.
116. Vermaas, W. 1996. Molecular genetics of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803: principles and possible biotechnology applications. *J. App Phycol.* 8(4): 263-273.
117. Wacklin, P., L. Hoffmann and J. Komárek. 2009. Nomenclatural validation of the genetically revised cyanobacterial genus *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) comb. nova. *Fottea.* 9(1): 59-64.
118. Wang, M., Y. Zhan, C. Wang, X. Song, L. Gan, H. Lu, and L. Yang. 2025. Nitrogen-removed organic matters from cyanobacterial decomposition promote the release of nitrogen from lake sediment. *Environ. Sci. Pollution Res.* 48 (9): 1-12.
119. Yancey, C.E., E.A. Kiledal, S. R. Chaganti, V.J. Denef, R.M. Errera, J.T. Evans and G.J. Dick. 2023. La colección de cultivos del oeste del lago Erie: un recurso prometedor para evaluar la diversidad fisiológica y genética de *Microcystis* y su microbioma asociado. *Harmful Algae.* 126: 102440.
120. Yerko, E. 2022. Estudio de las propiedades biopesticidas contra el hongo fitopatógeno *botrytis cinerea* pers. (*sclerotiniaceae*) de una cianobacteria de la familia nostocaceae. Seminario de título. Universidad de Concepción, Fac. Cs. Nats. y Ocs., Depto de Botánica. Concepción, Chile.

121. Zhang, S., and D. A. Bryant. 2011. The tricarboxylic acid cycle in cyanobacteria. *Science*. 334(6062): 1551-1553.
122. Żymańczyk-Duda, E., S.O. Samson, M. Brzezińska-Rodak and M. Klimek-Ochab. 2022. Versatile applications of cyanobacteria in biotechnology. *Microorganisms*. 10(12): 2318.