

Migración vertical de fitoplancton en el lago de Atitlán, Guatemala

Vertical migration of phytoplankton in lake Atitlan

Ana Arriola de León Régil, Elsa Reyes Morales
Departamento de Investigación y Calidad Ambiental, Autoridad para el Manejo Sustentable de la Cuenca del lago de Atitlán y su Entorno (DICA-AMSCLAE).
manejodetul@amsclae.gob.gt dica@amsclae.gob.gt

Recibido: 25 de mayo 2017 Aceptado: 29 de agosto 2017

Resumen

La migración vertical es el movimiento que realiza el fitoplancton en la columna de agua como parte de su ciclo de vida o como resultado de condiciones medioambientales. En el presente estudio, se analizó la migración del fitoplancton durante julio del 2015 y febrero del 2017, para comprender el comportamiento del fitoplancton durante el día. Para esto, se realizaron muestreos de 24 h, registrando parámetros fisicoquímicos *in situ* y tomando muestras de fitoplancton a distintas profundidades (0, 5, 10, 15, 20 y 30 m) en diferentes momentos (5:00, 8:00, 12:00, 16:00, 19:00 y 22:00 h). Los grupos taxonómicos más diversos fueron las diatomeas (Bacillariophyta) y las algas verdes (Chlorophyta); y los géneros más abundantes fueron *Aulacoseira* sp. y *Ceratium* sp. Durante el 2015 se registraron 17 géneros pertenecientes a cinco grupos taxonómicos, se observó una disminución de las poblaciones de diatomeas en el tiempo y un aumento de cianobacterias alrededor de medio día y dinoflagelados en horas de la noche y en zonas más profundas. En el 2017 se registraron 20 géneros, con una dominancia mayor de 75% de diatomeas. Las abundancias de algas quebradizas, algas verdes y dinoflagelados permanecieron estables temporal y espacialmente y las cianobacterias presentaron una baja abundancia. En general, la variación espacio-temporal del fitoplancton en ambos años, se debe a las condiciones ambientales al momento del muestreo, siendo el fotoperiodo, la temperatura y la radiación solar las que determinaron su distribución.

Palabras clave: Bacillariophyta, condiciones medioambientales, abundancia, diversidad, *Aulacoseira* sp, *Ceratium* sp.

Abstract

The diel vertical migration of phytoplankton is the movement algae do in the water column as part of their lifecycle or as a result of environmental conditions. In this study we evaluate the diel vertical migration of phytoplankton in a 24-hour period in July 2015 and February 2017, to understand the vertical migration of phytoplankton in the lake. A 24-hour monitoring was carried out, recording *in situ* physicochemical parameters and collecting phytoplankton samples at different depths (0, 5, 10, 15, 20 and 30 m) and at different times of the day (5:00, 8:00, 12:00, 16:00, 19:00 and 22:00 hours). The most diverse taxonomic groups were diatoms (Bacillariophyta) and green algae (Chlorophytas), and the most abundant algae were *Aulacoseira sp.* and *Ceratium sp.* In July 2015, 17 genera were registered, belonging to five taxonomic groups. During the 24-hour period evaluation a decrease in the population of diatoms was registered, also an increase of cyanobacteria around midday and an increase in dinoflagellates in the evening and night at higher depths. In February 2017, 20 genera were registered, with a dominance above 75% of diatoms. The populations of Charophytes, green algae and dinoflagellates kept stable during the day and at different depths, and cyanobacteria presented a very low abundance. In general, the observed behavior of the phytoplankton in the sampled periods was due to existing environmental conditions, particularly the photoperiod, temperature and the radiation.

Keywords: Bacillariophyta, environmental conditions, abundance, diversity, *Aulacoseira sp.*, *Ceratium sp.*

Introducción

El lago de Atitlán se localiza en el departamento de Sololá, en el altiplano de Guatemala en las coordenadas 14° 42 N y 91° 12 O. El lago ocupa un área de aproximada de 137 km² y un volumen de 24 km³. Tiene una profundidad máxima de 327 m y promedio de 203 m. Su cuenca ocupa un área de 541 km² y es de tipo endorreica. Sus principales ríos tributarios son el río Quiscab y el río San Francisco. Aproximadamente 300,000 personas habitan en la cuenca del lago Atitlán en donde se unen tres grupos indígenas Kaqchiqueles, Tz'utujiles y K'iche's. Es un cuerpo de agua con una gran importancia ecológica, social y económica, además de ser catalogado como el lago más bello del mundo, es uno de los reservorios de agua dulce más

importantes en la región (Chandra et.al., 2013; Oliva et.al., 2009; Castellanos et. al., 2002). Sin embargo, el lago de Atitlán ha sufrido en los últimos años un proceso acelerado de contaminación provocado principalmente por el mal manejo de las aguas residuales y malas prácticas agrícolas dentro de la cuenca (Azurdía, 2014). Esto ha generado un aumento en la concentración de nutrientes en el agua y por ende una modificación del ecosistema, con las comunidades que habitan en él, incluido el ensamble de fitoplancton del lago.

Durante el 2016, en el lago de Atitlán se registraron 21 géneros de fitoplancton distribuidos en cinco grupos taxonómicos. El ensamble de fitoplancton, durante ese año estuvo dominado por diatomeas, siendo *Fragilaria sp.* y *Aulacoseira sp.* las más

abundantes (Reyes et al., 2017). Además de analizar la dinámica del fitoplancton a lo largo del año, es importante conocer los patrones de migración diaria de este importante componente del ecosistema, ya que no se cuenta con suficiente información sobre la migración espacial del fitoplancton.

La migración vertical del fitoplancton es el movimiento realizado por las algas como parte de su ciclo de vida o como un efecto a ciertos factores medioambientales como la radiación solar, la temperatura o la disponibilidad de nutrientes (e. g. fosfatos y nitratos) (Jephson & Carlsson, 2009). El objetivo del presente estudio fue evaluar los patrones de migración del fitoplancton en el lago de Atitlán para comprender su comportamiento, pues no existe suficiente información sobre este tema. Durante julio del 2015 y febrero del 2017, se analizó la variación espacio-temporal del ensamble fitoplanctónico a lo largo de 24 h en los primeros 30 m de la columna de agua, con base en la metodología para el establecimiento del Estado Ecológico según la Directiva MARCO del Agua para lagos profundos (Vicente et. al., 2005).

Materiales y métodos

Área de estudio

El lago se encuentra ubicado a una altitud de 1,556.65 m.s.n.m, bajo la jurisdicción del departamento de Sololá, en la región occidental de Guatemala. El sitio de muestreo se ubica frente al municipio de Panajachel (figura 1), en las coordenadas 14°44'0.2760" N y 91°10'7.2084" O. Debido a que este estudio fue un análisis exploratorio del comportamiento de la migración del fitoplancton, solo se seleccionó un sitio de muestreo que fuera accesible para la toma y procesamiento de muestras.

Muestreo

Se realizaron dos muestreos para evaluar la migración de fitoplancton a lo largo del día, el primero se realizó en julio 2015 y el segundo en febrero 2017. Las horas de muestreo fueron 5, 8, 12, 16, 19 y 22 h. En cada hora de muestreo se midieron, a lo largo de toda la columna de agua, la temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad, sólidos disueltos totales, clorofila y radiación fotosintéticamente activa, mediante una sonda multiparamétrica HydroLab DS5. Adicionalmente, se registró la transparencia medida con un disco de Secchi.

Las muestras de fitoplancton se tomaron a 0, 5, 10, 15, 20 y 30 m de profundidad. Para tomar las muestras de fitoplancton, se recolectaron muestras de agua con una botella Van Dorn de 3.2 L, que posteriormente se filtraron a través de una red de fitoplancton de 20 μ m. Las muestras fueron fijadas con una solución de lugol y almacenadas en botes de plástico de 120 ml para su posterior identificación y conteo.

Con base en la metodología para el establecimiento del estado ecológico según la Directiva MARCO del agua, las muestras se almacenaron a temperatura ambiente en un lugar sin luz para que las algas sedimentaran en el fondo. Previo a la identificación se realizó una concentración de las muestras, dejando que reposaran en probetas de 100 ml durante 24 h, después se extrajo el sobrenadante y se almacenó la muestra concentrada para ser analizada al microscopio (Vicente et. al., 2005).

Por muestra se analizaron cuatro submuestras y en cada una se contaron 100 organismos, para un total de 400. El conteo de algas se realizó en una cámara de Sedgewick Rafter. Las algas se identificaron a nivel de género mediante un microscopio óptico y guías de

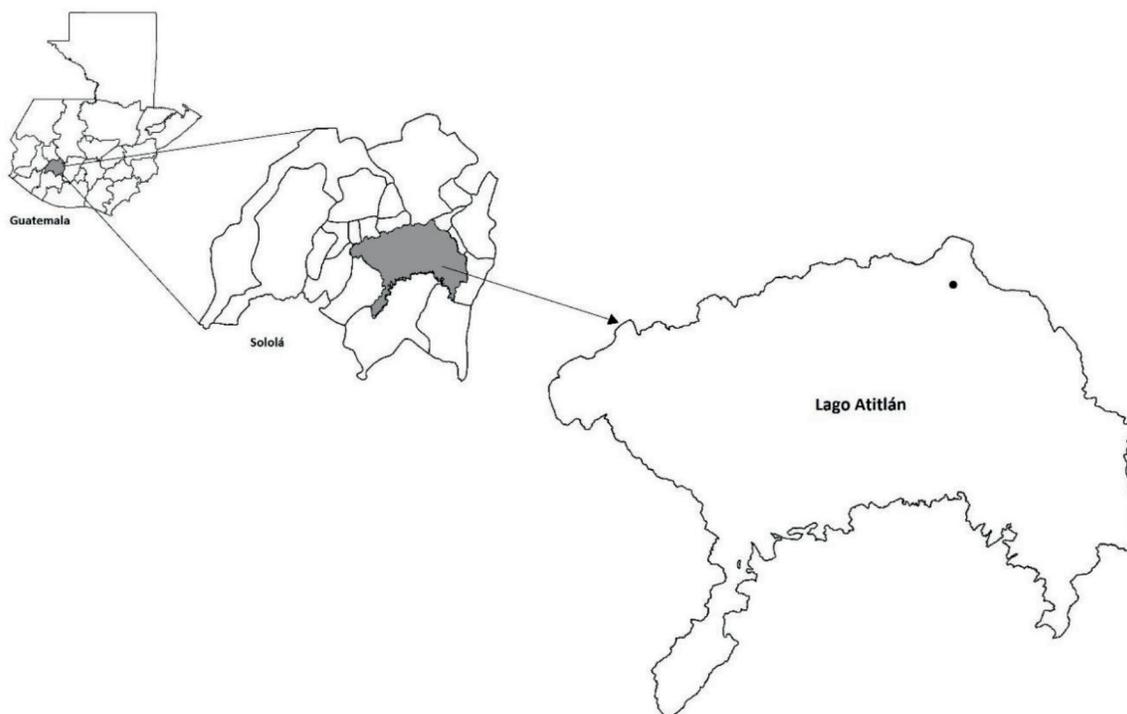


Figura 1. Ubicación del sitio de muestreo (DICA-AMSCLAE, 2017).

campo (Belcher & Swale, 1976; Wehr & Sheath, 2003; Huynh & Serediak, 2006; United National Educational Scientific and Cultural Organization [UNESCO], 2009; Bellinger & Sigee, 2010).

Resultados

Parámetros fisicoquímicos

En la tabla 1, se muestran los resultados de las mediciones de los parámetros fisicoquímicos *in situ* registrados durante los muestreos. Estos datos son promedios de las mediciones registradas en los primeros 30 m de profundidad ya que en esta porción de la columna de agua fue donde se colectaron las muestras de fitoplancton.

Abundancia relativa y diversidad

En el 2015, se registraron 17 géneros distribuidos en cinco grupos taxonómicos. Bacillariophyceae (diatomeas), Charophyceae (algas quebradizas), Chlorophyceae (algas verdes), Cyanophyceae (cianobacterias) y Dinophyceae (dinoflagelados) (tabla 2). Los grupos taxonómicos más diversos fueron las diatomeas y las algas verdes con seis géneros cada uno. Los géneros más abundantes fueron *Aulacoseira* (Bacillariophyceae) y *Ceratium* (Dinophyceae).

En el 2017, se registraron 20 géneros distribuidos en los mismos cinco grupos taxonómicos (tabla 2). Las algas verdes y las diatomeas fueron las más diversas con siete y cinco géneros, respectivamente. Durante el muestreo del 2017, dominó *Aulacoseira* sp. por arriba del 75%.

Migración de fitoplancton

En la figura 2, se observa que en el 2015 hubo una disminución de diatomeas a partir de las 12 h y un considerable aumento de los dinoflagelados después de las 16 h. La

abundancia de algas verdes y quebradizas, se mantiene estable a lo largo del día, aunque se aprecia un ligero aumento de algas verdes entre las 12 y 16 h; y se observa un aumento de cianobacterias a las 12 h a 0 m de profundidad y a las 5 h a 30 m de profundidad.

Tabla 1. Promedio de los primeros 30 m de profundidad de Oxígeno disuelto (OD), Temperatura (Temp), Radiación fotosintéticamente activa (PAR), Clorofila a (Chl), Potencial de hidrógeno (pH), Sólidos disueltos totales (TDS) y Conductividad (Cond)

Variable	Año	Hora de muestreo					
		05:00	08:00	12:00	16:00	19:00	22:00
OD (mg L ⁻¹)	2015	7.14	7.13	7.25	7.23	7.10	7.03
	2017	6.33	6.27	6.15	6.91	6.63	6.54
Temp. (°C)	2015	23.0	22.9	23.1	23.0	22.8	22.8
	2017	20.6	20.6	20.6	20.7	20.7	20.7
PAR (μE m ⁻² s ⁻¹)	2015	8.06	213.3	721.1	99.2	8.0	8.0
	2017	7.96	321.2	568.3	103.5	10.6	7.9
Chl (mg L ⁻¹)	2015	0.86	0.80	0.64	0.93	0.99	0.95
	2017	1.64	1.56	1.53	2.06	2.05	1.93
pH	2015	8.63	8.68	8.70	8.67	8.68	8.69
	2017	7.89	8.02	7.98	8.14	8.17	8.20
TDS (mg L ⁻¹)	2015	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
	2017	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
Cond. (μS cm ⁻¹)	2015	478.9	478.6	477.1	477.8	477.8	477.8
	2017	492.8	491.4	491.3	491.3	491.5	491.5

Nota: DICA, 2017

En el 2017 (figura 3), se observa que la abundancia de diatomeas fluctúa a lo largo del día, sin embargo, domina en el ensamble fitoplanctónico espacial y temporalmente.

La abundancia de algas verdes, es constante, al igual que dinoflagelados, y se registró una baja abundancia de cianobacterias de forma general.

Tabla 2. Listado taxonómico y abundancia del ensamble fitoplanctónico del lago de Atitlán.

Clase/Género	2015	2017	Clase/Género	2015	2017
Bacillariophyceae			Chlorophyceae		
<i>Aulacoseira</i> sp.	6,010	11,335	<i>Oocystis</i> sp.	1095	
<i>Aulacoseira</i> sp.		19	<i>Pediastrum</i> sp.	93	277
<i>Cymbella</i> sp.	6		<i>Sphaerocystis</i> sp.		1
<i>Diatoma</i> sp.	39	1	<i>Staurastrum</i> sp.	1,458	100
<i>Fragilaria</i> sp.	2,093	3,856	<i>Volvox</i> sp.	22	13
<i>Nitzschia</i> sp.	16	215	Cyanophyceae		
<i>Synedra</i> sp.	356	2	<i>Aphanizomenon</i> sp.	21	
Charophyceae			<i>Aphanocapsa</i> sp.		2
<i>Closterium</i> sp.		273	<i>Dolichospermum</i> sp.		1
<i>Mougeotia</i> sp.	335	627	<i>Limnoraphis</i> sp.	36	26
Chlorophyceae			<i>Microcystis</i> sp.	5305	
<i>Botryococcus</i> sp.	319	2	Dinophyceae		
<i>Coelastrum</i> sp.	25	14	<i>Ceratium</i> sp.	2,932	187

Nota: DICA-AMSCLAE, 2017

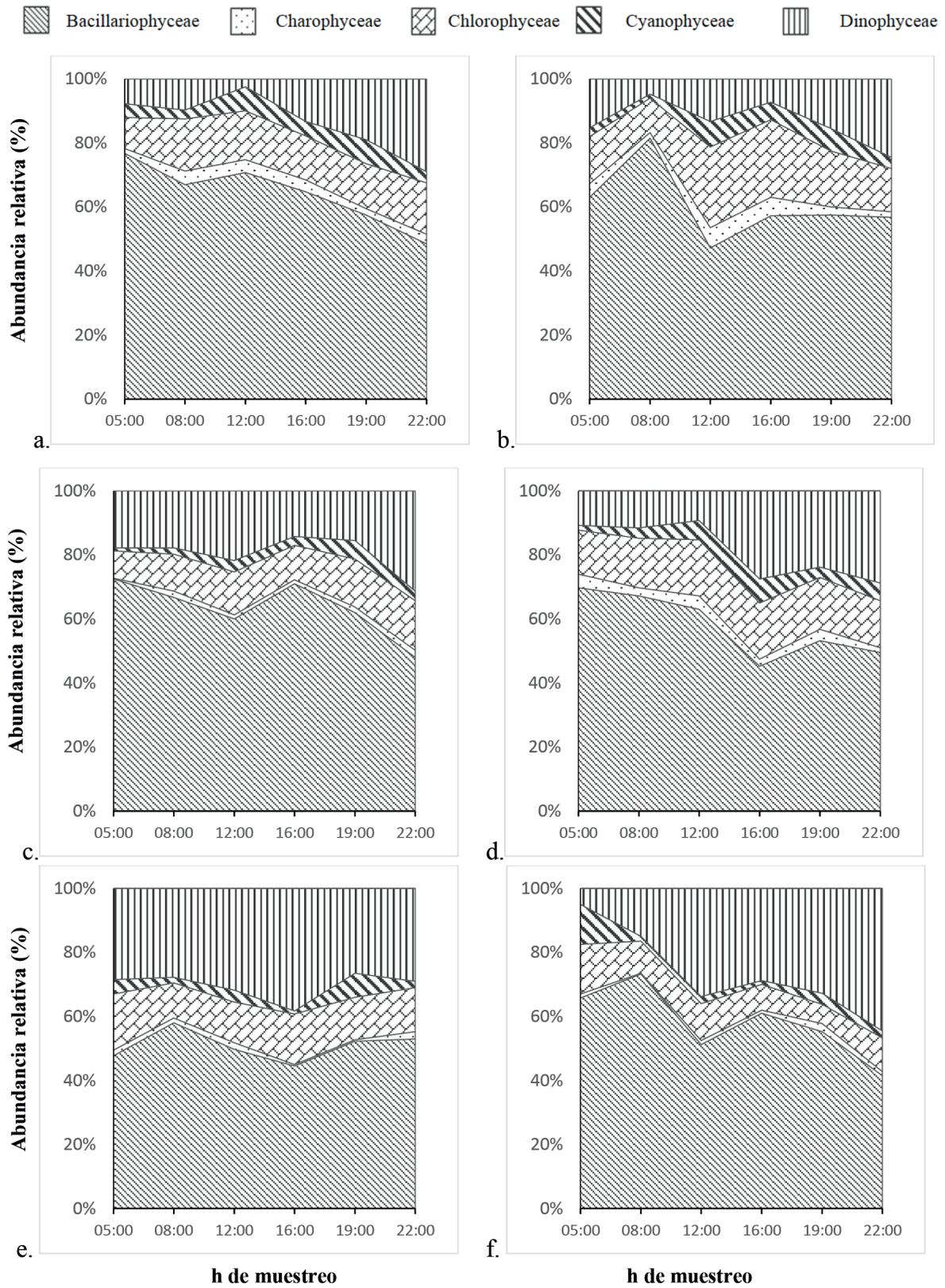


Figura 2. Variación espacio-temporal del ensamble de fitoplancton en el lago de Atitlán. a. 0 m; b. 5 m; c. 10 m; d. 15 m; e. 20 m; f. 30 m. (DICA, 2015)

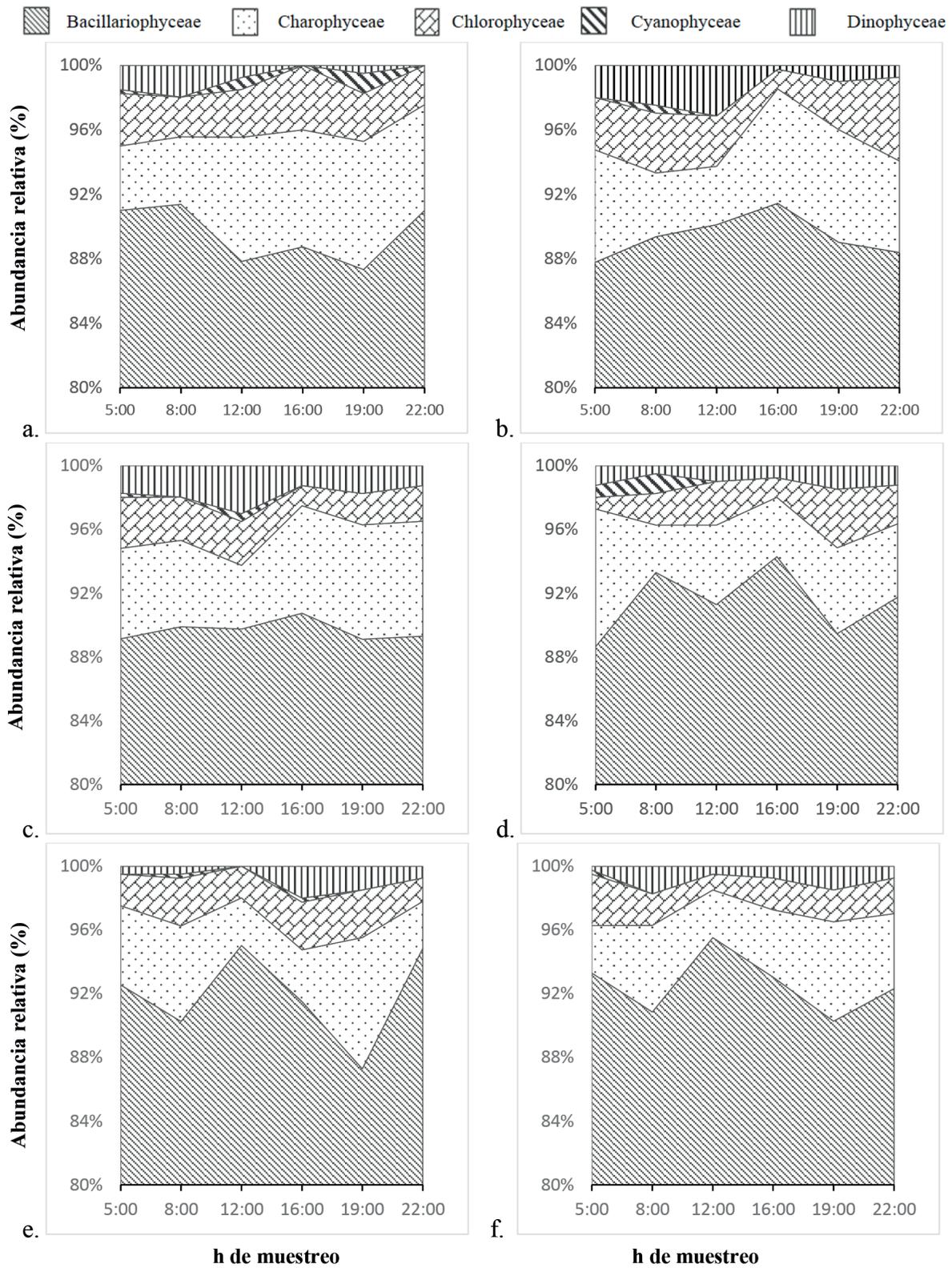


Figura 3. Variación espacio-temporal del ensamble de fitoplancton en el lago de Atitlán. a. 0 m; b. 5 m; c. 10 m; d. 15 m; e. 20 m; f. 30 m. (DICA, 2017).

Discusión

Abundancia y diversidad de fitoplancton

Las diatomeas o bacilariofitas, son las algas más importantes del plancton de muchos lagos (González, 1988). Su éxito en colonizar y dominar una gran variedad de hábitats acuáticos se debe principalmente a su diversidad genética, con aproximadamente 285 géneros y unas 10 a 12 mil especies descritas a nivel mundial. Las diatomeas, también se pueden encontrar tanto en la zona planctónica como en la zona bentónica de los ecosistemas, donde pueden formar un alto porcentaje de la biomasa algal y contribuir significativamente a la productividad primaria (Bellinger & Sigeo, 2010). Además, las diatomeas pueden reproducirse tanto vegetativamente o por división celular, como sexualmente a través de auxosporas (Roldán & Ramírez, 2008).

Las algas verdes o clorofitas, constituyen un amplio y variado grupo de algas (González, 1988). Son el grupo de algas más diverso con aproximadamente 17 mil especies descritas a nivel mundial. Su diversidad se ve reflejada, principalmente, en la variedad morfológica de las algas que integran este grupo (Bellinger & Sigeo, 2010). Debido a que pueden tolerar una amplia gama de condiciones medioambientales, pueden utilizarse como bioindicadores de contaminación (Roldán & Ramírez, 2008).

Aulacoseira tiene una amplia distribución a nivel mundial, encontrándose en aguas continentales lénticas y lólicas; según literatura, se han reportado aproximadamente 60 especies dentro de este género (Bicudo et al., 2016). En el 2015 y 2017, *Aulacoseira* sp. dominó arriba de 75% la comunidad fitoplanctónica, lo que puede estar asociado a las condiciones climáticas y del agua registradas para el día de

muestreo (tabla 1). La alta abundancia de este género en el ensamble fitoplanctónico puede ser el resultado de la temperatura de agua que osciló entre los 20.7° C en los primeros 30 m y al comportamiento del viento que registró velocidades de 1.6 y 25.7 km/h (DICA, 2017). Las diatomeas en general se ven favorecidas por vientos fuertes y bajas temperaturas de agua (Ochaeta, 2014).

Migración de fitoplancton

En el 2015, se puede observar de forma general, una disminución de diatomeas a lo largo de la columna de agua. Al estar este grupo taxonómico favorecido por vientos fuertes (Ochaeta, 2014), puede que estén presentes en la superficie de la columna de agua, en donde existe una mayor influencia del viento. También se evidenció una disminución en tiempo, lo que puede estar asociado al aumento de algas de otros grupos taxonómicos, que compiten por nutrientes y luz (González, 1988). Esto puede darse, probablemente a que el movimiento del agua modifica constantemente las condiciones del entorno, las abundancias y densidades de grupos taxonómicos, ocasionando una exclusión competitiva, en donde, el ensamble fitoplanctónico nunca llega a un equilibrio y ninguna sola especie se ve favorecida (Hutchinson, 1961; Roldán & Ramírez, 2008).

El aumento de clorofitas entre las 12 y 16 h en los primeros 15 m de profundidad, durante el 2015, podría deberse a que se ven favorecidas por altas temperaturas, intensidad de la luz, estratificación de la columna de agua y mayores concentraciones de nutrientes (Ochaeta, 2014), ya que el aumento se tuvo en las horas de mayor radiación solar. Algunas cianofíceas fotoinhiben a intensidades luminosas menores que las clorofíceas (Richardson, Beardall, & Raven, 1983). A intensidades de luz elevadas

las cianofíceas producen alrededor de un 25% menos que las clorofíceas; a intensidades bajas, aproximadamente lo mismo (Weissman, Eisenberg, & Benemann, 1978), por esta razón pudo deberse que las clorofitas fueran más abundantes durante las horas donde hubo mayor intensidad de luz en comparación al resto de algas.

Las cianobacterias se ven influenciadas por altas temperaturas de agua, lluvia, poco viento y estratificación en la columna de agua (Ochaeta, 2014). Además, presentan algunas adaptaciones que les permiten migrar en la columna de agua hacia zonas que contienen nutrientes esenciales para su desarrollo y luego hacia la superficie para obtener energía lumínica. Algunas cianobacterias también presentan dos tipos de células especializadas: heterocistos que les permiten fijar nitrógeno atmosférico; y acinetos que son células engrosadas más resistentes y les permiten sobrevivir en condiciones extremas (Bellinger & Sigee, 2010). El aumento de cianobacterias en algunas hs de muestreo a nivel superficial registrado, puede deberse también al aumento de la temperatura del agua como a la alta radiación solar en esta zona.

El aumento de dinoflagelados temporal (a partir de las 16 h) y espacialmente (a partir de los 15 m), puede deberse a las condiciones físicas y bióticas del entorno. La migración de zonas profundas hacia la superficie durante las horas de la noche, puede deberse a que durante esas horas son menos susceptibles a ser depredados por zooplancton o peces y/o a su ciclo reproductivo. Al igual que las cianobacterias, los dinoflagelados presentan ciertas adaptaciones que les dan ventajas frente a otros grupos de algas, tales como proyecciones o cuernos que les ayudan a mantenerse a flote debido al aumento de la relación área/volumen;

estas proyecciones también les ayudan a evitar ser depredados (Bellinger & Sigee, 2010; Moyá & Ramón, 1984), además, tienen dos flagelos que les permiten moverse en la columna de agua (Arocena et al., 1999). Algunos dinoflagelados sintetizan ADN durante la noche, y la división celular en la salida del sol (Garcés, Delgado, Maso, & Camp, 1998; Pizay et al., 2009), por lo que la migración hacia aguas cálidas en la superficie puede favorecer este proceso de reproducción.

En el 2017, la migración de fitoplancton en la columna de agua, no es tan evidente como en el 2015, ya que aproximadamente el 75% del ensamble de fitoplancton estaba compuesto por diatomeas. Las algas verdes y los dinoflagelados presentaron una estabilidad evidente en la columna de agua a lo largo del día, y en general se registraron pocas cianobacterias. En ecología, se describe como competencia a una interacción entre dos especies en la que el aumento de una, causa la caída de la otra. Esto se da en un ecosistema, en el que ambas especies compiten por un recurso común (e.g. espacio, comida, luz, y otros) (Hutchinson, 1961; Soberón, 1989).

En el caso de este estudio, el aumento en la densidad de una especie, trajo consigo una disminución de otras; lo que puede explicar el que la dominancia de *Aulacoseira* sp. haya disminuido la presencia de otras algas en el 2017. La dominancia de *Aulacoseira* sp. puede ser el resultado de una serie de factores fisicoquímicos, (la temperatura promedio de los primeros 30 m de agua en el 2015 fue de 22.9 °C) mientras que en el 2017 fue de 20.6 °C, esta diferencia de temperaturas pudo influir en la alta presencia de *Aulacoseira* sp. en el segundo muestreo.

La distribución vertical del fitoplancton depende en gran medida de los periodos de mezcla y estratificación de la columna de agua. La intensidad y disponibilidad de luz, la concentración de nutrientes y gases, y la formación de termo y pycnoclinas influyen fuertemente en la disposición y migración del fitoplancton (González, 1988). También la disponibilidad de micronutrientes como carbonato de calcio y sílice va a determinar la presencia y abundancia de ciertos grupos de algas que requieren estos componentes en sus estructuras celulares (Reynolds, 2006). Cabe mencionar, que la migración del fitoplancton también va a influir directamente en la migración del zooplancton, determinando la composición de este grupo funcional (González, 1988).

En el presente estudio se pudo determinar que existe una migración del fitoplancton en la columna de agua aunque el patrón de migración no fue el mismo para ambos muestreos. En general, las poblaciones de algas quebradizas, cianobacterias y algas verdes, se mantienen estables en tiempo y lugar (variación espacio-temporal), sin embargo, existe un ligero aumento de las poblaciones de dinoflagelados en zonas más profundas. Aunque parece evidente, que son las variables ambientales (e.g., períodos de luz y oscuridad, distribución vertical de la luz, turbulencia, radiación solar, fotoinhibición y temperatura) las que determinan la distribución y la composición del fitoplancton en la columna de agua, se recomienda incrementar el número de sitios de muestreo y frecuencia. También incluir la estacionalidad y la medición de otros parámetros físicos y químicos, para poder establecer cuáles son las condiciones medioambientales que están determinando la migración del fitoplancton en la columna de agua.

Agradecimientos

AMSCLAE por hacer posible la realización de los proyectos de investigación. También se agradece a María Sicay y a Alejandro Chavajay quienes apoyaron de una u otra forma en el desarrollo de esta investigación para que llegara a término.

References

- Arocena, R., Aubriot, L., Bonilla, S., Chalar, G., Conde, D., Daners, G., ... Scasso, F. (1999). *Métodos en ecología de aguas continentales*. Montevideo: Universidad de la República de Uruguay.
- Azurdia, I. (septiembre, 2014). *Estado actual del lago de Atitlán*. Memorias I Simposio de Investigaciones Científicas y Tecnológicas en la Cuenca del Lago Atitlán, Sololá.
- Belcher, H. & Swale, E. (1976). *A beginner's guide to freshwater algae*. London: Crown.
- Bellinger, E. & Sigeo, D. (2010). *Freshwater algae identification and use as bioindicators*. Chippenham UK: Wiley-Blackwell.
- Bicudo, D., Tremarin, P., Almeida, P., Zorzal-almeida, S., Wengrat, S., Faustino, S., ... Morales, E. (2016). Ecology and distribution of Aulacoseira species (Bacillariophyta) in tropical reservoirs from Brazil. *Diatom Research*, 31(3), 199 -215. doi: 10.1080/0269249X.2016.1227376
- Castellanos, E., Girón, N., Álvarez, M., López, M., & España, M. (2002). *Diagnóstico de la calidad del agua del Lago*

- Atitlán: Proyecto volcanes de Atitlán.* Guatemala: The United States Agency for International Development. USAID
- Chandra, S., Rejmánková, E., Dix, M., Girón, N., Mosquera, V., Komárek, J., ... Castle, S. (2013). *Estado del lago Atitlán Informe 2013.* Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala
- Departamento de Investigación y Calidad Ambiental. (2017). Panajachel febrero 2017 [Base de datos]. Autoridad para el Manejo Sustentable de la Cuenca del Lago de Atitlán y su Entorno.
- Garcés, E., Delgado, M., Masó, M., & Camp, J. (1998). Life history and in situ growth rates of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae, Pyrrophyta). *Journal of phycology*, 34(5), 880-887.
- González, A. (1988). *El plancton de las aguas continentales.* Washington D.C.: Secretaría General de la Organización Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Hutchinson, G.E. (1961). The Paradox of the Plankton. *American Naturalist*, 95(882), 137-145.
- Huynh, M., & Serediak, N. (2006). *Algae identification field guide.* Ontario: Agriculture and Agri-Food Canada.
- Jephson, T., & Carlsson, P. (2009). Species and stratification dependent diel vertical migration behaviour of three dinoflagellate species in a laboratory study. *Journal of Plankton Research*, 31(11), 1353-1362.
- McNeill, J., Turland, N.J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, ... Weirsema, J.H. (2012). International association for plant taxonomy. Vienna: *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Recuperado de <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php?page=title>
- Ministerio de Medio Ambiente. Confederación Hidrográfica del Ebro. (2005). *Metodología para el establecimiento del estado ecológico según la directiva MARCO del Agua. Protocolos de muestreo y análisis para fitoplancton.* Zaragoza: Autor.
- Moyá, G., & Ramón, G. (1984). Variación espacio temporal de *Ceratium hirundinella*, en los embalses de Cuber y Gorgblau (Mallorca). *Limnética*, 1, 285-290.
- Ochaeta, G. (2014). *Análisis temporal y espacial de la comunidad de fitoplancton en los puntos Panajachel, Centro Weiss G y Santiago en el Lago Atitlán, Sololá, Guatemala, durante el año 2013.* (Tesis de licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.
- Oliva, B., Pérez, J., del Cid, M., Gaitán, M., Valladares, B., Martínez, F., ... Hernández, E. (2009). *Estudio de contaminantes ecotóxicos en agua y organismos acuáticos del Lago de Atitlán.* (INF-2009-064). Guatemala: Universidad de San Carlos de Guatemala, Dirección General de Investigación.

- Pizay, M. D., Lemée, R., Simon, N., Cras, A., Laugier, J., & Dolan, J. R. (2009). Night and Day Morphologies in a Planktonic Dinoflagellate, *Protist*, 160(4),565-75. doi:10.1016/j.protis.2009.04.003
- Reyes, F., Barreno, F., Arriola, I., Martínez, M., Martínez, C., Xamínez, N., ... Ujpán, D. (2017). *Monitoreo Limnológico 2016*. (Informe). Sololá: Autoridad para el Manejo Sustentable de la Cuenca del Lago de Atitlán y su Entorno.
- Reynolds, C. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. New York: Cambridge University Press
- Richardson, K., Beardall, J., & Raven, J.A. (1983). Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytologist*, 93(2), 157-191.
- Roldán, G., & Ramírez, J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical*. Antioquia: Universidad de Antioquia.
- Soberón, J. (1989). *Ecología de poblaciones*. México D.F.: Fondo de cultura económico.
- Ministerio de Medio Ambiente. Confederación Hidrográfica del Ebro. (2005). *Metodología para el establecimiento del estado ecológico según la directiva MARCO del Agua. Protocolos de muestreo y análisis para fitoplancton*. Zaragoza: Autor.
- Wehr, J.D., & Sheath, R.G. (2003). *Freshwater algae of North America ecology and classification*. San Diego: Academic Press.
- Weissman, J.C., Eisenberg, D.M., & Benemann, J. R. (enero, 1978). *Cultivation of nitrogen-fixing blue-green algae on ammonia-depleted effluents from sewage oxidation ponds*. En el Simposio de Biotechnology and Bioengineering, University of California, Berkeley. Recuperado de <https://www.osti.gov/scitech/biblio/5690463>
- United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. (2009). *Cianobacterias planctónicas del Uruguay. Manual para la identificación y medidas de gestión*. (Documento técnico PHI-LAC, No. 16). Montevideo: Autor.