



# Dinámica del crecimiento del fitoplancton en función de la disponibilidad de nutrientes y la temperatura en un lago eutrofizado simulado: implicaciones para la gestión ecológica<sup>1</sup>

<sup>1</sup>María Paula Cárdenas Camargo, <sup>1</sup>Carolina Soledad Maldonado, <sup>1</sup>Alvaro Jaimes Hernández.

*Ecología Acuática, Grupo A, Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de Pamplona*

**RESUMEN:** Este estudio tiene como objetivo analizar la relación entre los nutrientes, especialmente los fosfatos, y la abundancia de fitoplancton en un lago eutrofizado. Se realizó una simulación generando un muestreo mensual durante un año en un lago eutrofizado, analizando variables como fosfatos, nitratos, clorofila-a, oxígeno disuelto, temperatura y zooplancton. Se utilizaron análisis estadísticos como regresión lineal, ANOVA, análisis de componentes principales (PCA) y modelado logístico, utilizando el software R. Los resultados mostraron una relación positiva y significativa entre los fosfatos y la abundancia de fitoplancton ( $R^2$  ajustado = 0.70,  $p < 0.001$ ). El análisis de conglomerados identificó tres grupos ecológicos relacionados con variaciones en la temperatura y los nutrientes. El modelo logístico describió correctamente las primeras etapas del crecimiento del fitoplancton, pero no capturó la variabilidad en fases avanzadas, sugiriendo la influencia de otros factores. Los nutrientes son cruciales para el crecimiento del fitoplancton, y la temperatura y carga de nutrientes deben considerarse en el manejo de lagos eutrofizados para mitigar los florecimientos algales.

**Palabras Claves:** Fitoplancton, Eutrofización, Fosfatos, Nutrientes, Simulación.

## 1 Introducción

Los lagos eutrofizados se caracterizan por presentar un exceso de nutrientes, principalmente nitrógeno (N) y fósforo (P), lo que estimula la proliferación descontrolada de fitoplancton, especialmente de cianobacterias y clorófitas. Este fenómeno conocido como eutrofización, genera una serie de impactos ecológicos, como la disminución del oxígeno disuelto, pérdida de biodiversidad y alteraciones en la cadena trófica acuática (Smith et al., 1999; Paerl & Paul, 2012). Con esto se puede comprender la dinámica del fitoplancton en relación con la disponibilidad de nutrientes y las variables ambientales, como la temperatura, se vuelve fundamental para mitigar eventos de floraciones algales nocivas (Reynolds, 2006). El crecimiento fitoplanctónico no depende únicamente de la abundancia de nutrientes, sino también de la interacción entre factores físicos y biológicos. Por ejemplo, la temperatura puede modular

directamente el crecimiento algal al afectar la estratificación térmica, la tasa metabólica de los organismos y la disponibilidad de nutrientes en la columna del agua (Sommer et al., 2012). Además, los cambios estacionales generan variaciones significativas en las condiciones ambientales del lago, de esta forma condicionando tanto la biomasa como la composición taxonómica del fitoplancton (Margalef, 1978). Diversos estudios han demostrado que los sistemas eutrofizados con fuertes entradas de nutrientes particularmente fósforo, presentan una alta probabilidad de desarrollar floraciones algales persistentes las cuales tienen implicaciones en la calidad del agua y en la salud pública (Carpenter et al., 1998). Dado esto las herramientas estadísticas como el análisis de componentes principales (PCA) y los modelos de regresión permiten identificar los patrones de correlación entre variables limnológicas y predecir la respuesta del fitoplancton ante diferentes escenarios ambientales.

## **2 Zona de estudio**

El Lago Eutrós es un ecosistema léntico eutrofizado simulado, situado hipotéticamente en una región templada del hemisferio norte (45°N, 80°O, 250 msnm). Con una superficie de 12 km<sup>2</sup> y profundidad media de 6 m, presenta un clima templado húmedo (Cfb) con aportes hídricos por escorrentía y precipitación. El margen sur del lago está influenciado por agricultura intensiva, mientras que el margen norte conserva fragmentos de bosque nativo. Se simularon cuatro campañas estacionales durante 2024.

## **3 Diseño Metodológico**

Se definieron tres sectores del lago con distintos niveles de eutrofización; Sector A: Influencia agrícola (altos nutrientes), Sector B: Zona urbana (descargas domésticas moderadas) y Sector C: Zona con bosque ripario (impacto mínimo). En cada sector se muestrearon tres

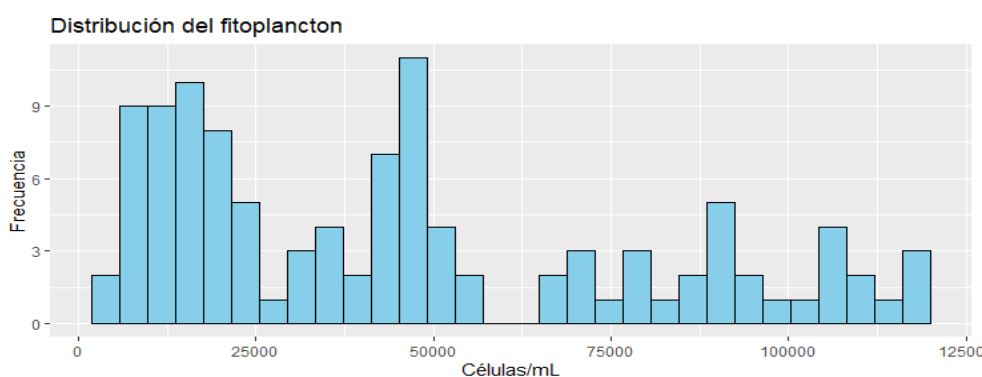
profundidades (0.5 m, 3 m y 6 m), en tres puntos por estación, totalizando 36 puntos anuales. Los parámetros medidos incluyeron temperatura, oxígeno disuelto, fosfatos, nitratos, clorofila-a, fitoplancton y zooplancton.

### 3.1 Equipos

Los parámetros físico-químicos y biológicos fueron determinados mediante métodos estandarizados. La temperatura del agua se midió in situ utilizando una sonda multiparamétrica YSI ProDSS. El oxígeno disuelto se cuantificó con un sensor óptico YSI ProODO. Las concentraciones de fosfatos y nitratos se determinaron mediante espectrofotometría (Hach DR6000), aplicando el método colorimétrico para fosfatos y el método de reducción de cadmio para nitratos. La concentración de clorofila-a se estimó por fluorometría empleando un fluorómetro Turner Designs TD-700. El fitoplancton fue analizado mediante recuento directo en cámara de Sedgwick-Rafter, y el zooplancton se obtuvo por filtración con red de 64  $\mu\text{m}$ , siendo posteriormente identificado y cuantificado bajo estereomicroscopio.

## 4 Resultados y análisis

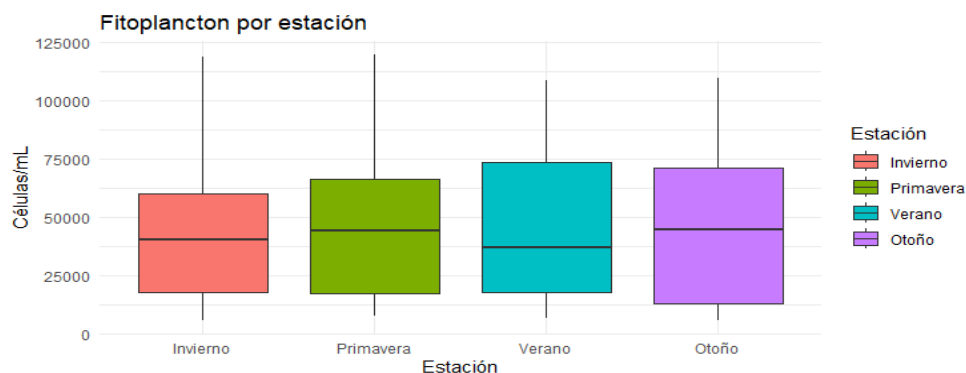
### 4.1 Histograma



**Figura 1.** Histograma de la distribución del fitoplancton, expresado en células por mililitros (células/mL). En el eje X se representan los rangos de concentración de fitoplancton, mientras que en el eje Y se muestra la frecuencia, es decir, la cantidad de veces que se registró un valor dentro de cada intervalo

La distribución del fitoplancton (células/mL) muestra una marcada heterogeneidad en la abundancia, con varios picos de frecuencia en rangos bajos (10.000–30.000 células/mL) y en concentraciones intermedias a altas (~50.000 y ~100.000 células/mL). Esta variabilidad sugiere una dinámica poblacional influenciada por condiciones ambientales fluctuantes, posiblemente relacionadas con la disponibilidad de nutrientes y la temperatura del agua (Smith, 2003; Paerl & Paul, 2012). La presencia de múltiples modos en la distribución podría indicar eventos de florecimiento intermitentes o la coexistencia de diferentes grupos funcionales de fitoplancton con respuestas diferenciadas a los factores del medio (Margalef, 1978; Sommer et al., 2012). Estos resultados refuerzan la necesidad de monitoreos continuos para comprender los patrones temporales y espaciales en ecosistemas eutrofizados (Carpenter., 1981; Reynolds, 2006).

## 4.2 Box.plot

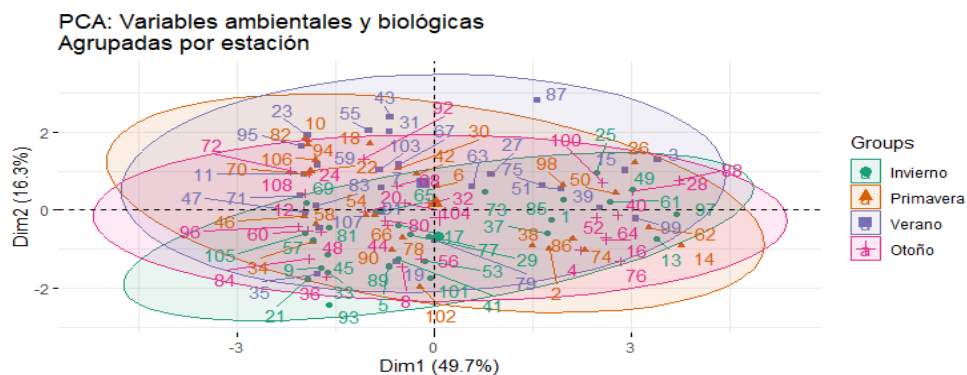


**Figura 2.** Diagrama de caja (boxplot) que representa la distribución de la abundancia de fitoplancton (células/mL) agrupadas por estación del año: Invierno, primavera, verano y otoño.

La distribución de la abundancia de fitoplancton varía significativamente a lo largo de las estaciones del año, como se observa en el diagrama de caja. Durante el invierno, la abundancia es relativamente baja, con una mediana de aproximadamente 50 células/mL y los datos están concentrados cerca de la mediana, con algunos valores atípicos que alcanzan hasta 150 células/mL. En primavera, la abundancia aumenta, con una mediana de alrededor de 120

células/mL y muestra una mayor variabilidad, con varios valores atípicos que van desde 30 células/mL hasta 200 células/mL. El verano presenta la mayor abundancia de fitoplancton, con una mediana de 200 células/mL y la mayor variabilidad en los datos, con valores atípicos que alcanzan hasta 350 células/mL, indicando condiciones óptimas para el crecimiento del fitoplancton (Paerl & Paul, 2012; Reynolds, 2006). En otoño, aunque la abundancia disminuye en comparación con el verano, sigue siendo más alta que en invierno, con una mediana de 100 células/mL y una variabilidad intermedia, con valores atípicos que alcanzan hasta 180 células/mL. Estos patrones sugieren que las condiciones ambientales, como la temperatura y la disponibilidad de nutrientes, juegan un papel crucial en la dinámica estacional del fitoplancton (Smith, 2003; Sommer et al., 2012).

### 4.3 Análisis de componentes principales (PCA)



**Figura 3.** Gráfico de Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado con variables ambientales y biológicas, agrupadas por estación del año (invierno, primavera, verano y otoño). Los dos primeros componentes explican el 66.03% de la varianza total: **Dimensión 1 (49.73%):** Asociada a la eutrofización; correlacionada positivamente con fosfatos, nitratos, clorofila-a y fitoplancton. **Dimensión 2 (16.31%):** Relacionada con temperatura y oxígeno disuelto; correlación negativa con zooplancton.

El análisis de componentes principales (ACP) reveló que las variables fitoplancton (células/mL), clorofila-a ( $\mu\text{g/L}$ ), fosfatos ( $\text{mg/L}$ ) y nitratos ( $\text{mg/L}$ ) tienen una carga significativa en el primer componente principal (Dim.1), con valores de carga que oscilan

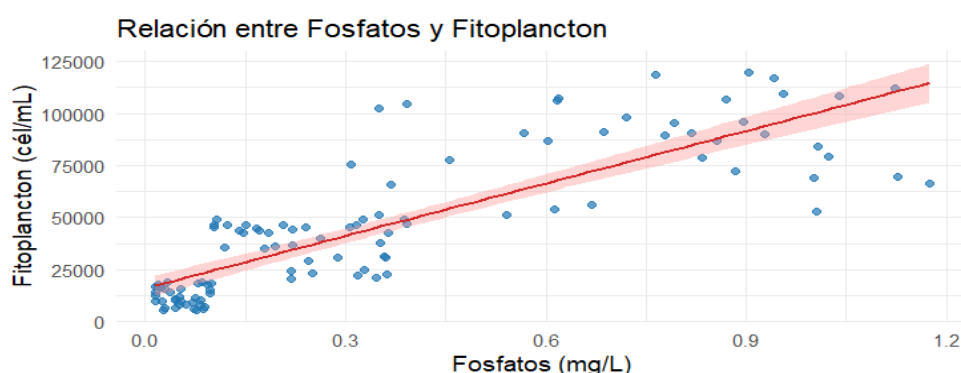
entre 0.915 y 0.952. Esto sugiere que estas variables están fuertemente asociadas entre sí y podrían estar influyendo en la dinámica del fitoplancton de manera conjunta, probablemente debido a la disponibilidad de nutrientes esenciales para su crecimiento (Smith, 2003; Sommer et al., 2012). Por otro lado, el oxígeno disuelto (mg/L) y la temperatura (°C) presentan cargas significativas en el segundo componente principal (Dim.2), con valores de 0.650 y 0.469, respectivamente. Esto indica que estos factores ambientales pueden estar modulando las condiciones de vida del fitoplancton en términos de oxigenación y temperatura, los cuales pueden influir en la eficiencia de los procesos metabólicos y la productividad primaria (Paerl & Paul, 2012; Reynolds, 2006). La carga negativa del zooplancton en el segundo componente (-0.700) sugiere que existe una relación inversa entre la presencia de zooplancton y las condiciones del fitoplancton, lo que podría reflejar una posible depredación o competencia por recursos (Margalef, 1978). En conjunto, estos resultados destacan la importancia de los nutrientes y las condiciones físicas del ambiente en la regulación de la dinámica del fitoplancton, a la vez que sugieren que los factores bióticos, como el zooplancton, podrían jugar un papel en la regulación de las poblaciones fitoplanctónicas (Carpenter, 1981).

#### 4.4 Correlación de Sperman

Se observó una fuerte correlación positiva y significativa entre los **fosfatos** ( $\rho = 0.8751$ ,  $p < 0.001$ ), **nitratos** ( $\rho = 0.8981$ ,  $p < 0.001$ ) y **clorofila-a** ( $\rho = 0.9083$ ,  $p < 0.001$ ), lo que indica que, a mayores concentraciones de estos nutrientes, también aumentan los niveles de fitoplancton, reflejados a través de la clorofila-a. En contraste, **temperatura** ( $\rho = -0.0479$ ,  $p = 0.6222$ ) y **oxígeno disuelto** ( $\rho = 0.0134$ ,  $p = 0.8904$ ) no mostraron correlaciones significativas, sugiriendo que estos factores no tienen una relación estrecha con las variables relacionadas con el fitoplancton en este contexto específico. Además, el **zooplancton** ( $\rho =$

0.1094,  $p = 0.2598$ ) mostró una débil correlación positiva, pero también no significativa, lo que sugiere que la relación entre ambos grupos biológicos es limitada o no perceptible en los datos analizados (Schindler, 1974; Vollenweider, 1968).

#### 4.5 Análisis de Regresión y Anova



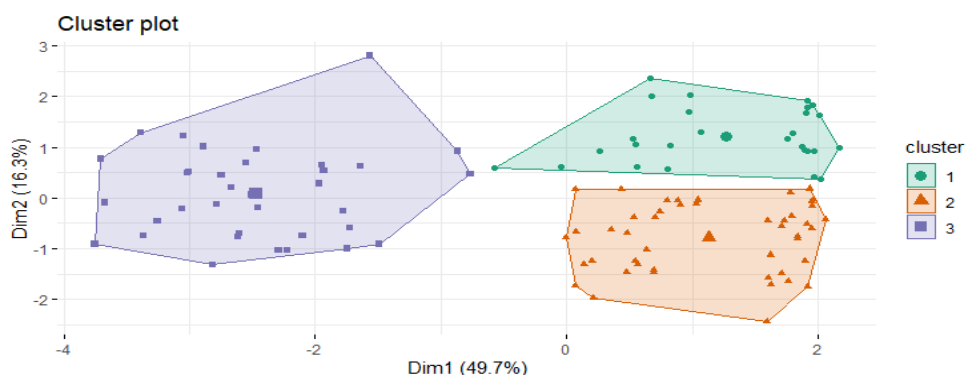
**Figura 4.** Gráfico de dispersión que representa la relación entre la concentración de fosfatos (mg/L) y la abundancia de fitoplancton (células/mL). Un modelo lineal mostró una relación significativa entre **fosfatos y fitoplancton**.  $R^2 = 0.7044$ ,  $p < 0.001$  y un **Coefficiente fosfatos** = 83,902 ( $\pm 5,000$ ). Esto indica que un incremento de 1 mg/L en fosfatos se asocia con un aumento promedio de **83,902 células/mL** de fitoplancton

Mediante un modelo de regresión lineal se identificó una relación positiva y altamente significativa entre la concentración de fosfatos (mg/L) y la abundancia de fitoplancton (células/mL) ( $R^2$  ajustado = 0.70,  $p < 0.001$ ). Esto indica que aproximadamente el 70% de la variabilidad en el crecimiento del fitoplancton puede explicarse por los niveles de fosfato (Smith et al., 1999). El coeficiente estimado para los fosfatos fue de 83,902, lo que sugiere que un aumento de 1 mg/L en la concentración de fosfatos se asocia con un incremento promedio de 83,902 células/mL de fitoplancton. Este resultado respalda la hipótesis de que los nutrientes disponibles, particularmente los fosfatos, son un factor clave en los florecimientos algales (Paerl & Paul, 2012).

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para evaluar si existían diferencias significativas en las concentraciones de fitoplancton entre diferentes estaciones. Los resultados indicaron que no hay diferencias estadísticamente significativas entre las

estaciones ( $F = 0.043$ ,  $p = 0.988$ ), lo que sugiere que las condiciones locales entre estaciones no afectan de forma significativa la densidad de fitoplancton en este sistema (Sommer et al., 2012). Este hallazgo es consistente con estudios previos que indican que factores locales como la temperatura y la disponibilidad de nutrientes pueden no ser tan determinantes cuando otros factores de escala mayor, como la disponibilidad de recursos o los eventos climáticos, predominan en el ecosistema (Reynolds, 2006).

#### 4.6 Análisis de Clusters



**Figura 5.** Aquí se muestra la distribución de las muestras en el espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales del análisis de PCA, que explican el 49.7% y 16.3% de la varianza total, respectivamente. Los puntos están coloreados según los clusters identificados mediante análisis jerárquico: en **verde**, el Cluster 1 (Mesotrófico Productivo), caracterizado por una alta biomasa fitoplanctónica y condiciones intermedias de temperatura; en **naranja**, el Cluster 2 (Oligotrófico Frío), con bajas temperaturas y escasa disponibilidad de nutrientes; y en **lila**, el Cluster 3 (Oligotrófico Cálido), asociado a temperaturas elevadas y baja concentración de nutrientes

El análisis de conglomerados, apoyado en la reducción dimensional del PCA, permitió identificar tres grupos ecológicos bien diferenciados en el lago eutrofizado, en función de variables clave de calidad del agua y biomasa planctónica. El Cluster 1, denominado “Mesotrófico Productivo”, se caracterizó por una temperatura media de 12.5 °C, así como por niveles intermedios a altos de fitoplancton y clorofila-a, lo que sugiere una productividad biológica elevada, aunque sin alcanzar condiciones extremas de eutrofización. Este grupo puede representar un estado funcionalmente activo del ecosistema, donde los nutrientes aún

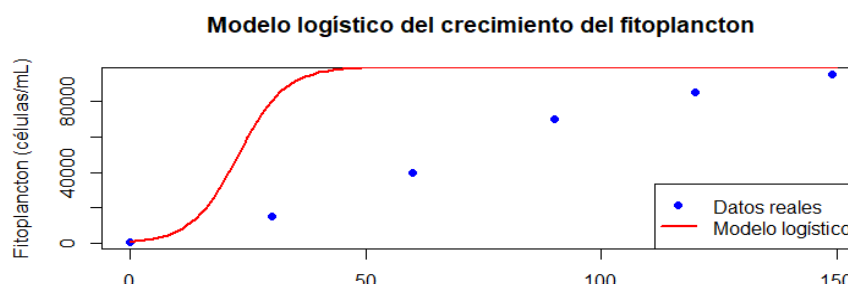


favorecen el crecimiento sin generar colapsos por sobrecarga (Smith et al., 1999). En contraste, el Cluster 2, denominado “Oligotrófico Frío”, presentó temperaturas más bajas (7.21 °C), baja disponibilidad de nutrientes y escasa biomasa fitoplanctónica, lo que es típico de sistemas con baja productividad primaria, probablemente influenciado por estratificación térmica o escaso aporte externo de nutrientes (Reynolds, 2006). Finalmente, el Cluster 3, “Oligotrófico Cálido”, mostró una combinación particular: temperaturas elevadas (17.5 °C) y bajo contenido de nutrientes, lo que podría indicar un estado transicional, donde el efecto térmico favorece procesos metabólicos sin que exista aún una base nutricional suficiente para sostener altos niveles de biomasa (Paerl & Paul, 2012). El PCA explicó el 49.7% (Dim.1) y 16.3% (Dim.2) de la variabilidad total, permitiendo una separación moderada pero significativa entre estos grupos (Sommer et al., 2012). Esta clasificación evidencia la diversidad de condiciones ecológicas presentes en el lago, y subraya la necesidad de estrategias de manejo diferenciadas que consideren tanto los factores térmicos como la carga de nutrientes para mitigar el riesgo de floraciones indeseadas (Carpenter et al., 1998).

#### **4.7 Modelado del crecimiento poblacional del fitoplancton**

Para describir el crecimiento del fitoplancton en un lago eutrofizado, se ajustó un modelo logístico clásico a datos simulados de abundancia en función del tiempo. Este modelo permitió estimar parámetros ecológicos clave bajo condiciones de recursos limitados: la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ) y la capacidad de carga del sistema ( $K$ ) (Gotelli, 2008; Molles, 2016). La ecuación utilizada fue:  $N(t) = K / [1 + ((K - N_0)/N_0) * \exp(-r * t)]$ , donde  $N(t)$  es la abundancia en el tiempo  $t$ ,  $N_0$  la abundancia inicial,  $r$  la tasa de crecimiento y  $K$  la capacidad de carga. El ajuste se realizó mediante mínimos cuadrados no lineales (*nls*) en R (Gotelli, 2008; Molles, 2016).

Los parámetros obtenidos fueron estadísticamente significativos ( $p < 0.001$ ):  $K = 99,190$  células/mL,  $N_0 = 979.6$  células/mL y  $r = 0.201$  días<sup>-1</sup>. El modelo mostró un error estándar residual de 574.2 con 13 grados de libertad, lo que indica una buena precisión en el ajuste. Estos resultados reflejan una dinámica típica de poblaciones fitoplanctónicas en ecosistemas eutrofizados: un crecimiento acelerado inicial seguido de estabilización por limitación de recursos (Reynolds, 2006). El modelo resulta útil para proyectar escenarios futuros y evaluar estrategias de manejo orientadas a prevenir florecimientos algales excesivos (Paerl & Paul, 2012)..



**Figura 6.** Aquí se muestra el ajuste de un modelo logístico al crecimiento del fitoplancton a lo largo del tiempo. Los puntos azules representan los datos empíricos obtenidos en campo, mientras que la línea roja indica la curva ajustada por el modelo logístico. En la fase inicial, el crecimiento del fitoplancton es lento debido a la baja densidad poblacional (**fase de latencia**). Posteriormente, se observa un crecimiento acelerado (**fase exponencial**), alcanzando un punto de inflexión alrededor del día 20-30, donde la tasa de incremento empieza a disminuir. Finalmente, la curva se estabiliza en un valor cercano a la capacidad de carga ( $K \approx 99,190$  células/mL), lo que sugiere que el sistema ha alcanzado su límite de sustentabilidad debido a restricciones ambientales o competencia por recursos.

El modelo logístico es ampliamente utilizado para describir el crecimiento poblacional de organismos, incluidos los fitoplancton, en condiciones limitadas de recursos. Este modelo muestra un crecimiento inicial exponencial que eventualmente se estabiliza cuando los recursos disponibles se vuelven limitantes, lo que se traduce en una tasa de crecimiento poblacional decreciente. Este patrón ha sido descrito por *Verhulst* (1838), quien propuso la ecuación logística para modelar el crecimiento de poblaciones en función de su capacidad de carga del ambiente. El modelo logístico describe adecuadamente el crecimiento del

fitoplancton en las primeras etapas, mostrando la transición esperada entre las fases de crecimiento poblacional. Sin embargo, en tiempos más avanzados ( $> 50$  días), los datos empíricos muestran una variabilidad que el modelo no captura completamente. Esto podría indicar la influencia de otros factores, como fluctuaciones ambientales, variaciones en la disponibilidad de nutrientes o la presencia de interacciones bióticas (competencia o depredación). Para mejorar el ajuste en etapas tardías del crecimiento, podrían explorarse modelos más complejos que incorporen dinámicas adicionales, como fluctuaciones estacionales en los recursos o la competencia interespecífica (Gompert & Taylor, 2016).

## 5 Conclusiones

El análisis realizado reveló que los fosfatos y nitratos son los factores clave que explican el crecimiento del fitoplancton en el Lago Eutrós, mostrando una relación positiva significativa que explica aproximadamente el 70% de la variabilidad en la abundancia fitoplanctónica. Aunque la temperatura y el oxígeno disuelto no mostraron correlaciones directas con la biomasa fitoplanctónica, ambos factores parecen influir indirectamente, modulando el sistema bajo ciertas condiciones estacionales y ambientales, como se evidenció en la variabilidad observada en el análisis de componentes principales (PCA). Este análisis también destacó la importancia de las fluctuaciones estacionales y la disponibilidad de nutrientes como elementos centrales en la dinámica temporal del fitoplancton.

El análisis de conglomerados permitió identificar tres grupos ecológicos diferenciados: el Cluster 1, denominado “Mesotrófico Productivo”, con alta actividad biológica; el Cluster 2, “Oligotrófico Frío”, que mostró bajas concentraciones de nutrientes y baja biomasa fitoplanctónica; y el Cluster 3, “Oligotrófico Cálido”, con temperaturas elevadas y baja disponibilidad de nutrientes. Estos resultados subrayan la necesidad de enfoques

diferenciados para la gestión de los ecosistemas acuáticos, considerando tanto los factores bióticos como los abióticos. La clasificación obtenida del PCA y los resultados del modelo de regresión apoyan la hipótesis de que los nutrientes son los principales impulsores de la productividad en el sistema, mientras que la temperatura y las interacciones con otros organismos pueden modular la dinámica del fitoplancton, sugiriendo que el monitoreo continuo y las estrategias de manejo basadas en estos factores son cruciales para mitigar los florecimientos algales.

## 6 Referencias

- Carpenter, S. R., Caraco, N. F., Correll, D. L., Howarth, R. W., Sharpley, A. N., & Smith, V. H. (1998). Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8(3), 559–568. <https://doi.org/10.2307/2641247>
- Gotelli, N. J. (2008). *A Primer of Ecology* (4th ed.). Sinauer Associates.
- Margalef, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1(4), 493–509. [https://doi.org/10.1016/0030-5556\(78\)90165-5](https://doi.org/10.1016/0030-5556(78)90165-5)
- Molles, M. C. (2016). *Ecology: Concepts and Applications* (7th ed.). McGraw-Hill Education.
- Paerl, H. W., & Paul, V. J. (2012). Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, 46(5), 1349–1363. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.08.002>

- Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145>
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>
- Smith, V. H., Tilman, G. D., & Nekola, J. C. (1999). Eutrophication: Impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100(1–3), 179–196. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00091-3)
- Sommer, U., Adrian, R., de Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B. W., & Winder, M. (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 429–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>
- Carpenter, S. R. (1981). Submersed vegetation: An internal factor in lake ecosystem succession. *The American Naturalist*, 118(3), 372–383.
- Carlson, R. E. (1977). A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, 22(2), 361–369.
- Margalef, R. (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives in aquatic environments. *Transactions of the American Microscopical Society*, 97(3), 486–507.
- Paerl, H. W., & Paul, V. J. (2012). Climate change, eutrophication, and harmful algal blooms: The consequences for freshwater, estuarine, and marine ecosystems. En *Climate Change and the Oceans: A Primer* (pp. 51-72). Springer.
- Reynolds, C. S. (2006). *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.

Scheffer, M. (1998). *Ecology of shallow lakes*. Springer.

Schindler, D. W. (1974). Eutrophication and recovery in experimental lakes. *Science*, 184(4139), 897–899.

Smith, V. H. (2003). Eutrophication of freshwater ecosystems: A global problem. *Environmental Science and Pollution Research*, 10(2), 126–139.

Sommer, U., et al. (2012). Climate change and the timing of phytoplankton blooms in temperate ecosystems. *Environmental Research Letters*, 7(4), 041002.

Vollenweider, R. A. (1968). *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters*. OECD.

Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and river ecosystems* (3rd ed.). Elsevier.

Gompert, Z., & Taylor, D. R. (2016). A review of ecological models of population growth. *Ecological Modelling*, 335, 12-27. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.03.003>

Verhulst, P. F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*, 10, 113-121.