

ESTUDIO DEL FITOPLANCTON DE UN LAGO SOMERO Y OLIGOTRÓFICO: LOCH RUSKY (ESCOCIA)

por

SUSANA G. ROMO PÉREZ *

Resumen

ROMO PÉREZ, S. G. (1989). Estudio del fitoplancton de un lago somero y oligotrófico: Loch Rusky (Escocia). *Anales Jard. Bot. Madrid*. 46(1): 127-138.

Se ha estudiado la distribución estacional y en profundidad del fitoplancton de Loch Rusky, un lago de pequeñas dimensiones, somero y oligotrófico, situado en la región central de Escocia. Las diatomeas *Asterionella formosa* Hass. y *Melosira italica* Mull. dominan en primavera, cuando las condiciones de luz, turbulencia y riqueza de nutrientes favorecen su óptima distribución y crecimiento en la columna de agua. *Cryptomonas ovata* Ehr. y *Rhodomonas minuta* var. *nannoplantica* Skuja sustituyen a las diatomeas en verano, bajo condiciones de estratificación y escasez de nutrientes, y las cianofíceas coloniales dominan en otoño-invierno. Los valores mínimos de biomasa se registran en invierno (25.000 ind/ml) y los máximos en julio (700.000 ind/ml), concentrándose el 90 % de la biomasa en el primer metro superficial. Se identificaron un total de 85 especies fitoplanctónicas. El valor máximo de diversidad calculada con el índice de Shannon-Weaver se registró en enero (entre 3,9 y 4,6), y fue mínimo en julio (entre 0,2 y 0,3). La diversidad del fitoplancton calculada con este índice estuvo fuertemente influenciada por la relativa abundancia de unas pocas especies.

Palabras clave: Fitoplancton, ciclo anual, diversidad, continental, Escocia.

Abstract

ROMO PÉREZ, S. G. (1989). Study of the phytoplankton of a shallow oligotrophic lake: Loch Rusky (Scotland). *Anales Jard. Bot. Madrid*. 46(1): 127-138 (in Spanish).

The seasonal and depth distribution of phytoplankton in Loch Rusky, a shallow small oligotrophic lake in the central region of Scotland, is described. The diatoms *Asterionella formosa* Hass. and *Melosira italica* Mull. dominate the spring phytoplankton, under conditions of water turbulence, high nutrient levels and increasing light which facilitate their distribution and growth in the water column. *Cryptomonas ovata* Ehr. and *Rhodomonas minuta* var. *nannoplantica* Skuja replace the diatoms in summer, under depleted nutrient levels and water stratification, and colonial blue-green algae dominate the autumn-winter phytoplankton. The minimum biomass was recorded in winter (25.000 ind/ml) and the maximum in July (700.000 ind/ml), when 90 % of the total biomass was concentrated in the upper one meter. A total of 85 phytoplanktonic species were identified. The maximum phytoplankton diversity, calculated by the Shannon-Weaver index, was recorded in January (between 3,9 and 4,6) and the minimum in July (between 0,2 and 0,3). The diversity of the phytoplankton calculated by this index was strongly influenced by the relative abundance of a few species.

Key words: Phytoplankton, annual cycle, diversity, continental, Scotland.

* Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Valencia. 46100 Burjassot (Valencia).

INTRODUCCIÓN

El estudio y dinámica del fitoplancton de los lagos someros está escasamente documentado en Escocia. Con este trabajo se pretende determinar las variaciones estacionales y en profundidad de las principales especies del fitoplancton de Loch Rusky, en relación con los más relevantes parámetros físico-químicos, como temperatura y nutrientes, durante el período anual de 1985-86. La importante presencia en el lago de especies nanoplanctónicas flageladas (p.e.: *Cryptomonas*, *Rhodomonas*) aumenta el interés del estudio, puesto que la ecología de este grupo de algas se conoce muy imperfectamente y posee escasas referencias. Similar sucesión y composición fitoplanctónica a la de Loch Rusky ha sido descrita en otros lagos templados (KRISTIANSEN, 1971; MOSS, 1972).

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Loch Rusky está situado en la región central de Escocia (National Grid Reference NN615035), al sur de la gran falla que separa los Highlands y los Lowlands, en terrenos del Devónico. Está rodeado por un 86 % de bosques de coníferas y un 16 % de prados de pastoreo. Sus dimensiones son 500 m de ancho por 800 m de longitud y una profundidad media de 11 m, con una extensión de 20 Ha.

Se estudió el ciclo anual del fitoplancton desde octubre de 1985 a septiembre de 1986. La periodicidad de muestreo fue bimensual y las tomas se efectuaron en un punto de máxima profundidad tomando muestras a 0, 1, 3, 5 y 10 m bajo la superficie. Las poblaciones del fitoplancton se determinaron mediante conteo de células, usando la técnica de sedimentación con lugol y microscopio invertido (LUND, LE CREEN & KIPLING, 1958). Las colonias de *Coelosphaerium naegelianum* Unger se estimaron mediante conteo sobre papel GFA y luz reflejada, debido a que su flotabilidad no permitía una sedimentación total de las mismas. La diversidad de las especies del fitoplancton fue determinada mediante el índice de SHANNON-WEAVER (1963).

La temperatura y el oxígeno se determinaron en el campo mediante una sonda temperatura-oxígeno modelo Mackereth Mark II, y la luz, con un medidor Licor-Par de sensor esférico. El pH se midió electrométicamente en el laboratorio. Los fosfatos, bicarbonatos, silicatos y nitratos se analizaron de acuerdo con MACKERETH & al. (1978); estos dos últimos, electrofotométricamente. El amonio, usando el método descrito por ZADOROJNY & al. (1973), y la cantidad de materia orgánica (D.Q.O.), con el método de MACKERETH (1963).

RESULTADOS

Los principales parámetros físico-químicos estudiados en el lago durante el ciclo anual 1985-86, se presentan en las figuras 1 y 2 y en la tabla 1.

El lago se comporta como monomítico con un solo período de estratificación en verano, que abarca de mayo a septiembre. Durante este período se alcanzó la temperatura máxima de 20 °C en el epilimnion, y una temperatura más o menos constante, de 11 °C, en el hipolimnion. En invierno solo se observaron cortos períodos de cobertura con hielo, sin que nunca se llegase a formar una estratifica-

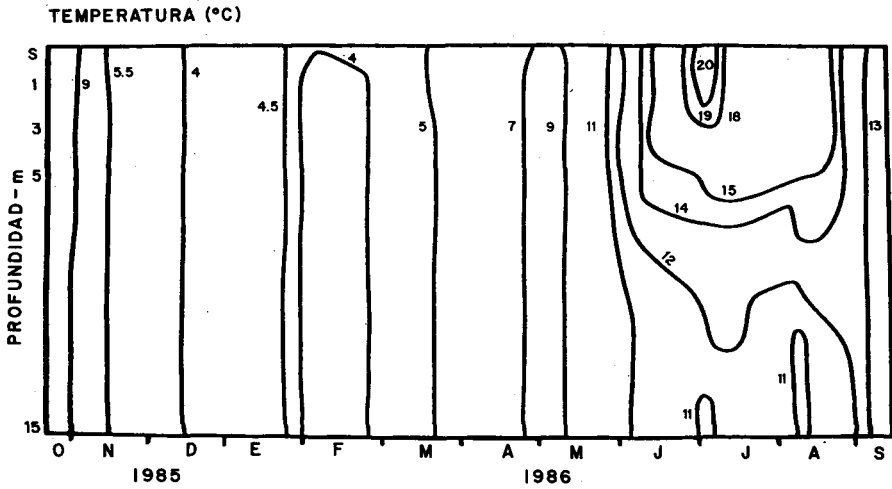


Fig. 1.—Distribución de isotermas en profundidad y tiempo en Loch Rusky desde octubre de 1985 hasta septiembre de 1986.

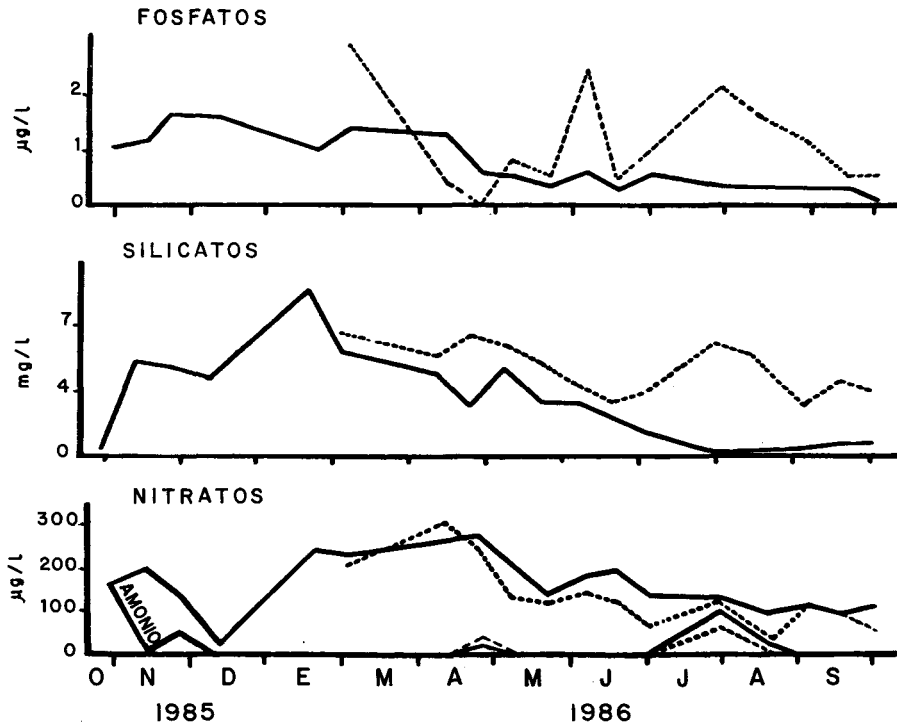


Fig. 2.—Distribución estacional en Loch Rusky (—) y en el principal afluyente del lago, Letter Burn (---), de las concentraciones de silicatos, fosfatos, nitratos y amonio desde octubre de 1985 hasta septiembre de 1986. En ordenadas, las concentraciones de fosfatos, nitratos y amonio se expresan en $\mu\text{g/l}$, y las de silicatos, en mg/l .

TABLA 1

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA

Valor	t (°C)	O ₂ (%)	Luz (μeinstein) (superficie)	pH	PO ₃ (μg/l)	NO ₃ (μg/l)	SiO ₃ (mg/l)	D.Q.O. (mg/l)
Máximo	20	135	700	6,9	3,75	265	6,72	18,86
Mínimo	3,5	21	180	5,6	1,00	15	0,08	7,63
Media	8,7	98	442	6,1	0,62	147	2,09	11,30

ción de la columna de agua estable. Durante el resto del año prevalecieron las condiciones isotérmicas, con temperaturas que oscilaron entre 13 y 3,5 °C (fig. 1).

La distribución vertical del oxígeno disuelto fue uniforme bajo régimen de turbulencia, oscilando los valores entre 135 y 80% de saturación de oxígeno. Durante la estratificación térmica de verano, los niveles de oxígeno descendieron gradualmente en el hipolimnion, alcanzando en agosto valores por debajo del 21% de saturación, mientras en el epilimnion se mantuvieron valores de sobresaturación.

Las medidas realizadas de penetración luminosa en las diferentes estaciones, delimitaron una zona eufótica máxima de 4 m de profundidad. El alto contenido de compuestos húmicos en el lago confiere al agua una característica coloración marrón oscura, que dificulta en gran medida la penetración de la luz.

Los valores del pH se situaron en un rango ácido de 5,6 a 6,9 con un progresivo incremento estacional en primavera-verano, probablemente asociado al aumento de actividad fotosintética.

Las concentraciones estacionales de fosfatos, nitratos y silicatos se relacionaron de forma inversa a los cambios de biomasa fitoplanctónica; alcanzando niveles máximos en otoño-invierno y mínimos en primavera-verano. Los altos niveles de saturación de oxígeno favorecieron una rápida nitrificación del amonio, observándose durante la mayor parte del año concentraciones por debajo de las detectables (fig. 2).

El aporte alóctono de materia orgánica al lago fue importante en las estaciones de máximas precipitaciones (otoño-primavera). En este tiempo, los valores de D.Q.O. oscilaron entre 18 y 12 mg O₂/l, descendiendo en verano a 7 mg O₂/l.

En las figuras 3 y 4 se muestran las variaciones estacionales y de profundidad de las principales especies del fitoplancton de Loch Rusky. En la tabla 2 se presentan las frecuencias y la abundancia relativa de las 85 especies de algas identificadas en el lago.

Las diatomeas *Melosira italica* Mull. y *Asterionella formosa* Hass. dominaron en el fitoplancton en primavera (fig. 3). *A. formosa* presenta un máximo de población ($1,3 \times 10^5$ colonias/l) mayor y posterior al de *M. italica* (7×10^4 colonias/l), observándose una sucesión primaveral de dominancia entre ambas especies. *Tabellaria fenestrata* (Lygnb.) Kütz. y *Synedra acus* Kütz (tabla 2) presentaron una abundancia inferior a las diatomeas anteriores con densidades de población por debajo de 1×10^3 colonias/l durante todo el año, siendo otoño-invierno y otoño-primavera las estaciones de máximo crecimiento, respectivamente.

Cryptomonas ovata Ehr. (fig. 4) fue la especie con mayor ocurrencia en el lago, estando presente durante todo el año. Su máxima población (2×10^4 ind/l) fue

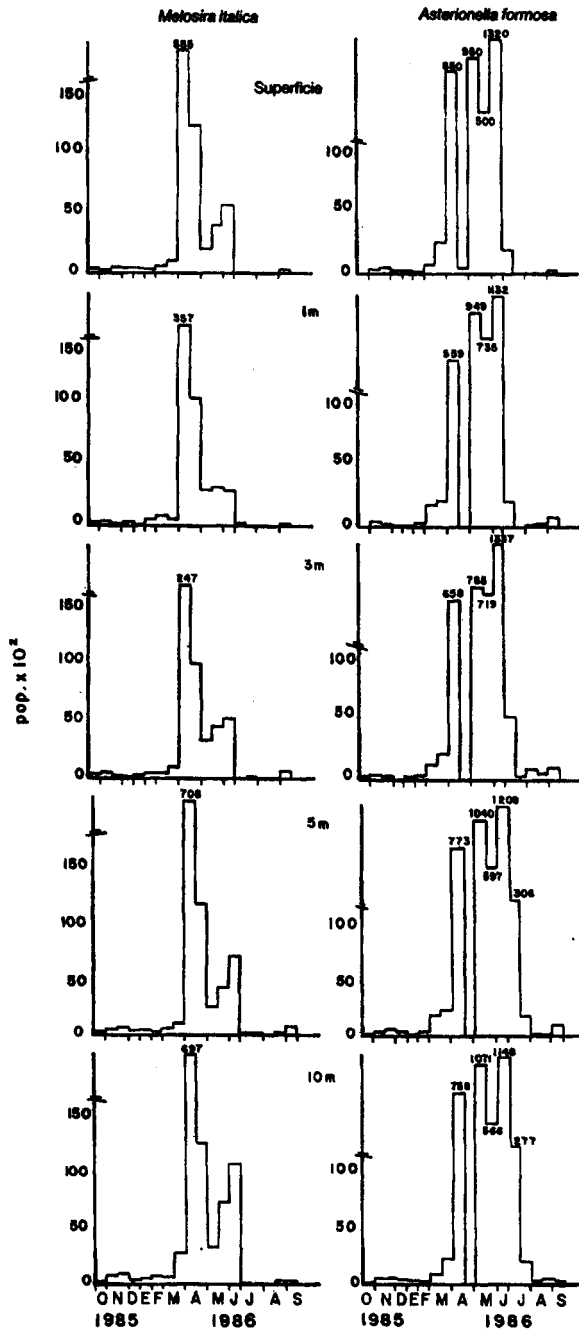


Fig. 3.—Distribución estacional y en profundidad de *Asterionella formosa* Hass. y *Melosira italica* Mull. en Loch Rusky desde octubre de 1985 hasta septiembre de 1986. En ordenadas, la población se expresa en colonias por litro.

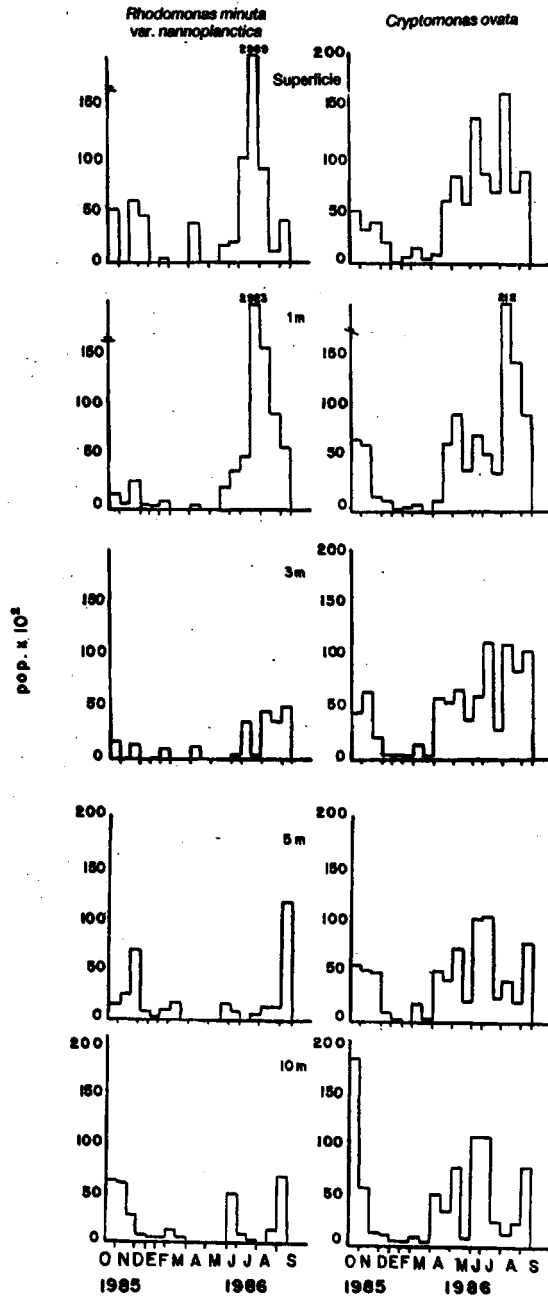


Fig. 4.—Distribución estacional y en profundidad de *Cryptomonas ovata* Ehr. y *Rhodomonas minuta* var. *nanoplantica* Skuja en Loch Rusky desde octubre de 1985 hasta septiembre de 1986. En ordenadas, la población se expresa en individuos por litro.

TABLA 2

DISTINTAS ESPECIES DEL FITOPLANCTON DE LOCH RUSKY

	Ocurr.	Rel. abund.
División <i>CHRYSTOPHYTA</i>		
1. Clase <i>BACILLARIOPHYCEAE</i>		
<i>Achnanthes lanceolata</i> de Brebisson	-	-
<i>Amphora ovalis</i> Kütz.	+	-
<i>Amphora veneta</i> Kütz.	-	-
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	+++	...
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+	.
<i>Cyclotella comta</i> Kütz.	-	-
<i>Cymbella</i> sp.	-	-
<i>Denticula tenuis</i> Kütz.	-	-
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehr.) Grun.	+	.
<i>Eunotia pectinalis</i> var. <i>minor</i> (Kütz.) Rabh.	++	.
<i>Eunotia pectinalis</i> var. <i>rostrata</i> (Kütz.) Rabh.	+	-
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	+	.
<i>Fragilaria virescens</i> Ralfs	-	-
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) de Toni	-	-
<i>Gomphonema acuminatum</i> var. <i>coronata</i> Ehr.	-	-
<i>Gomphonema angustatum</i> (Kütz.) Rabh.	+	.
<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs	+	.
<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Mull.	+++	...
<i>Navicula cuspidata</i> Kütz.	-	-
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	+	.
<i>Navicula flagilarioides</i> Krasske	-	.
<i>Navicula subtilissima</i> Cleve	-	-
<i>Navicula</i> sp.	-	-
<i>Nitzschia linearis</i> W. Smith	-	-
<i>Pinnularia gibba</i> Ehr.	-	-
<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehr.) Cleve	-	-
<i>Stephanodiscus</i> sp.	-	-
<i>Surirella elegans</i> Ehr.	-	.
<i>Synedra acus</i> Kütz.	++	.
<i>Synedra affinis</i> (C. Ag.) Kütz.	-	.
<i>Synedra ulna</i> (Nitsch) Ehr.	-	-
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lygnb) Kütz.	++	.
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	++	.
2. Clase <i>CHRYSTOPHYCEAE</i>		
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof	-	.
<i>Mallomonas caudata</i> Imhof	-	.
<i>Mallomonas urnaformis</i> Prescott	-	-
3. Clase <i>XANTHOPHYCEAE</i>		
<i>Tribonema bombycinum</i> (Rerbes) Solier	-	-
División <i>CHLOROPHYTA</i>		
1. Clase <i>CHLOROPHYCEAE</i>		
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	-	-
<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	-

TABLA 2 (Continuación)

DISTINTAS ESPECIES DEL FITOPLANCTON DE LOCH RUSKY

	Ocurr.	Rel. abund.
<i>Coelastrum microporum</i> Naegeli	+	.
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	-	-
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> Wille	+	.
<i>Oedogonium</i> sp. 1	-	-
<i>Oedogonium</i> sp. 2	-	-
<i>Oocystis crassa</i> Wittrock	-	-
<i>Phaerocystis schroeteri</i> Chodat	-	-
<i>Quadrigula closterioides</i> (Bohlin) Printz	-	.
<i>Scenedesmus bijuga</i> (Turp.) Lagerheim	-	-
<i>Stigeoclonium</i> sp.	-	..
2. Clase ZYGNEMAPHYCEAE		
Orden ZYGNEMATALES		
<i>Netrium digitus</i> (Ehr.) Itz-Roth.	-	-
Orden DESMIDIALES		
<i>Closterium acutum</i> Bréb.	-	-
<i>Closterium diana</i> Ehr.	-	-
<i>Closterium toxon</i> W. West.	-	-
<i>Cosmarium praemorsum</i> Bréb.	-	-
<i>Cosmarium punctulatum</i> Bréb.	-	-
<i>Gonatozygen monotaenium</i> De Bary	-	-
<i>Micrasterias rotata</i> (Grev.) Ralfs	-	-
<i>Pleurotaenium coronatum</i> (Bréb.) Rabh.	-	-
<i>Staurastrum grande</i> Bulnh.	-	-
<i>Staurastrum pingue</i> Teiling	-	-
<i>Xanthidium antilopeum</i> (Bréb.) Kütz.	-	-
División EUGLENOPHYTA		
Clase EUGLENOPHYCEAE		
<i>Euglena</i> sp.	-	-
<i>Phacus</i> sp.	-	-
División RHODOPHYTA		
Clase RHODOPHYCEAE		
<i>Porphyridium cruentum</i> Naegeli	-	-
<i>Asterocystis smaragdina</i> (Reinsch) Forti	-	-
División CRYPTOPHYTA		
Orden CRYPTOMONADALES		
<i>Rhodomonas minuta</i> var. <i>nannoplanctica</i> Skuja	++	...
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.	+++	...
Clase DINOPHYCEAE		
<i>Ceratium hirundirella</i> (Müll.) Dujardin	-	-
División CYANOBACTERIA		
<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.	-	-
<i>Aphanothece nidulans</i> Richter	-	-

TABLA 2 (Continuación)

DISTINTAS ESPECIES DEL FITOPLANCTON DE LOCH RUSKY

	Ocurr.	Rel. abund.
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	-	.
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissl.) Lemmerm.	++	..
<i>Chroococcus prescottii</i> Drouet	-	-
<i>Coelosphaerium naegelianum</i> Unger	+++	.
<i>Gloeocapsa aeruginosa</i> (Carm.) Kütz.	-	-
<i>Lyngbya</i> sp.	-	-
<i>Merismopedia elegans</i> var. <i>major</i> Smith	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz.	-	-
<i>Oscillatoria tenuis</i> (C. Agardh) D. C.	-	-
<i>Phormidium tenue</i> (Menegh.) Gomont	-	-
<i>Spirulina nordstedtii</i> Gomont	-	-
<i>Synechococcus aeruginosus</i> Naegeli	-	-
Blue-green algae bacteria (inidentificada)	-	...

Ocurrencia: +++ , 100-75%; ++ , 75-50%; + , 50-25%; - , <25%. Relativa abundancia: ... , 50-10%; .. , 10-1%; . , 1-0,1%; - , <0,1%.

alcanzada en agosto, concentrándose en los primeros 3 m bajo la superficie. Su distribución en la columna de agua fue uniforme durante el resto del período de estudio. *Rhodomonas minuta* var. *nannoplantica* Skuja alcanzó el máximo anual de densidad en julio (3×10^5 ind/l), concentrándose en el primer metro de agua. Durante el resto del año se mantuvo uniformemente distribuida en la columna de agua y con densidades por debajo de las de *C. ovata*.

Las cianofíceas estuvieron principalmente representadas, aunque con bajas poblaciones, por *Chroococcus dispersus* (Keissl.) Lemmerm. y *Coelosphaerium naegelianum* Unger, en profundidades medias durante el verano, y por una cianofícea colonial no identificada (denominada Blue-green algae), que presentó una masiva densidad de población ($1,6 \times 10^4$ cel/l) en aguas profundas durante noviembre-diciembre. La clase de las clorofíceas fue numéricamente muy escasa. Formas filamentosas, como *Stigeoclonium* sp. y *Oedogonium* sp., fueron abundantes por debajo de los 5 m en diciembre, y *Coelastrum microporum* Naegeli, en aguas superficiales, en julio.

Las variaciones estacionales y en profundidad de la diversidad de fitoplancton se muestran en la figura 5. El mayor índice de diversidad se alcanza en invierno, con valores entre 2,5 y 4,5 bits de especies por litro. Diversidades por debajo de 2 se dieron en primavera y en los meses de máximo crecimiento algal, siendo 0,5 a 3 y 10 m en noviembre-diciembre e inferior a 0,5 m, en aguas superficiales, en julio.

DISCUSIÓN

El modelo de sucesión anual del fitoplancton observado en Loch Rusky, con una dominancia primaveral de diatomeas seguida por una sucesión hacia especies flageladas en verano (*Cryptomonadales*) y cianofíceas en otoño-invierno, es simi-

lar al descrito en otros lagos de regiones templadas (KRISTIANSEN, 1971; MOSS, 1972). Sin embargo, existen ciertas características del lago, como su coloración marrón oscura por ácidos húmicos y un rango de pH ácido, que, junto a las condiciones muy oligotróficas que se dan en verano, lo aproximan a algunos lagos someros polihúmicos de Noruega (ARVOLA, 1980), donde existe predominio de especies flageladas.

El crecimiento estacional en Loch Rusky comienza en abril, tras un incremento de radiación solar, que constituye el factor limitante de crecimiento en invierno (LUND, 1965). La dominancia de *A. formosa* y *M. italica* durante este período coincide con un incremento de radiación solar, alto nivel de nutrientes (LUND, 1950, 1954) y un régimen de turbulencia indispensable para su suspensión en la zona iluminada (REYNOLDS, 1973). La rápida sedimentación de estas dos especies en aguas estratificadas, como se pone de manifiesto por su mayor concentración en el hipolimnion y un insuficiente nivel de silicatos, por debajo de 0,5 mg/l (PEARSALL, 1932; LUND, 1950) desde junio hasta noviembre, parecen haber condicionado el mantenimiento de las poblaciones de estas especies en verano y otoño.

La sucesión fitoplanctónica hacia *C. ovata* y *R. minuta* podría venir dada por una mejor utilización de nutrientes en un medio empobrecido debido a su alto cociente superficie/volumen (FINDENEGG, 1966) y a la posibilidad de una cierta movilidad, que les permite optimizar su localización en relación a la luz y nutrientes (REYNOLDS, 1973). Acorde con la distribución vertical observada por REYNOLDS (1976) y MOSS (1972) para *C. ovata*, ésta se concentró en el límite inferior de la termoclina durante los primeros meses de verano, aunque más tarde mostró una pauta similar a *R. minuta*, con un desarrollo de máximo crecimiento en el epilimnion condicionado por la escasa profundidad de la zona eufótica (RAMBERG, 1979; ILMAVIRTA, 1980).

Las cianofíceas se presentaron en general como un grupo esporádico con un solo período importante de crecimiento en otoño, coincidiendo en el tiempo con los mayores niveles de entrada de materia orgánica al lago, aunque no se pudo

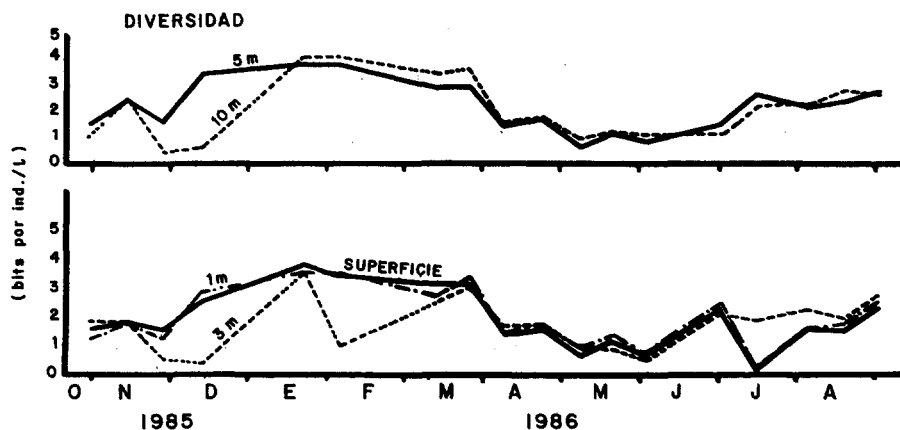


Fig. 5.—Cambios estacionales y en profundidad de la diversidad del fitoplancton. En abscisas, ciclo anual desde octubre de 1985 a septiembre de 1986. En ordenadas, diversidad expresada en bits de especies por litro.

demostrar una correlación de dependencia (PEARSALL, 1932; HUTCHINSON, 1967) entre ambas.

La diversidad de las especies fitoplanctónicas estuvo fuertemente influenciada por la relativa abundancia de unas pocas especies dominantes (SAGER & HASLER, 1969), dándose una relación inversa entre los períodos de máximo incremento de biomasa y diversidad. Los altos índices de diversidad encontrados en el hipolimnion durante el verano, semejantes a los registrados en otros lagos escoceses con estratificación estival (Loch Awe, Loch Lomond), ratificarían la suposición de un incremento de complejidad ambiental y riqueza de especies bajo condiciones de estratificación (RICHERSON, ARMSTRONG & GOLDMAN, 1970).

AGRADECIMIENTOS

Desearía expresar mi agradecimiento al doctor R. Tippett, de la Universidad de Glasgow, por su ayuda en la realización de este estudio, y a J. Soria, de la Universidad de Valencia, por su colaboración en la elaboración de los datos sobre diversidad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARVOLA, L. (1980). Primary production and phytoplankton in two small, polyhumic forest lakes in southern Finland. *Hydrobiologia* 101: 105-110.
- FINDENEGG, I. (1966). Factors controlling primary productivity especially with regard to water replenishment, stratification and mixing. Primary Productivity in Aquatic Enviroments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 suppl.: 105-119.
- HUTCHINSON, G. E. (1967). Introduction to lake Biology and the Limnoplankton. *A Treatise on Limnology*. II. New York.
- ILMAVIRTA, V. (1980). Phytoplankton in 35 finnish brown-water lakes of different trophic status. In: M. Dokulil, H. Metz & D. Jewson (Eds.), *Dev. hydrobiol.*, pp. 121-130, Junk, The Hague.
- KRISTIANSEN, J. (1971). Phytoplankton of two Danish lakes, with special reference to seasonal cycles of the nannoplankton. *Mitt. Int. Verein. Limnol.* 19: 253-265.
- LUND, J. W. G. (1950). Studies on *Asterionella formosa* Hass. Nutrient depletion and the spring maximum. *J. Ecol.* 38: 1-35.
- LUND, J. W. G. (1954). The seasonal cycle of the planktonic diatom *Melosira italica* (Ehr.) Kùth. subsp. subartica O. Mull. *J. Ecol.* 42: 151-179.
- LUND, J. W. G. (1965). The Ecology of the freshwater phytoplankton. *Biol. Rev.* 40: 231-293.
- LUND, J. W. G., C. KIPLING & E. D. LE CREN (1958). The inverted microscope of estimation algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* II: 143-170.
- MACKERETH, F. J. H. (1963). Some methods of water analysis for limnologists. *Freshwater Biol. Scientific Publication* 21.
- MACKERETH, F. J. H., J. HERON & J. F. TALLING (1978). Water Analysis: Some revised methods for limnologists. *Freshwater Biol.* 36.
- MOSS, B. (1972). Studies on Gull Lake, Michigan. I. Seasonal and depth distribution of phytoplankton. *Freshwat. Biol.* 2: 289-307.
- PEARSALL, W. H. (1932). Phytoplankton in the English Lakes. II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. *J. Ecol.* 20: 241-262.
- RAMBERG, L. (1979). Relations between phytoplankton and light climate in two Swedish forest lakes. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 64: 749-782.
- REYNOLDS, C. S. (1973). The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 3: 89-110.
- REYNOLDS, C. S. (1976). Sucesion and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in lowland Mere with special reference to nutrient availability. *J. Ecol.* 64: 529-551.
- RICHERSON, P., R. ARMSTRONG & C. R. GOLDMAN (1970). Contemporaneous Desequilibrium, a new hypothesis to explain the "Paradox of Plankton". *Proceedings National Academy Sciences.* 67: 1710-1714.

- SAGER, P. E. & A. D. HASLER (1969). Species diversity in lacustrine phytoplankton I. The component of the index of diversity from Shannon-Weaver formula. *Amer. Naturalist* 103: 51-60.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER (1963). *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- ZADOROJNY, C., S. SAXON & R. FINGER (1973). Spectrophotometric determination of ammonia. *J. Water Pollut Control Fed.* 45: 906-912.

Aceptado para publicación: 17-VI-1988