

Modelación del perfil de biomasa de fitoplancton, expresado como clorofila - a (Chl a), en términos de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el Lago Atitlán (Guatemala)

Ovidio F. García-Oliva¹, Margaret A. Dix¹ y Fátima Reyes², ¹Centro de Estudios Atitlán, Universidad del Valle de Guatemala (CEA-UVG),

²Autoridad para el Manejo Sustentable de la Cuenca del lago de Atitlán y su Entorno (AMSCLAE)

ofgarciao@uvg.edu.gt

RESUMEN: Se proponen dos modelos teóricos basados en el crecimiento de biomasa según la ecuación de Monod con atenuación de la luz por decaimiento exponencial y atenuación de la luz según la ley de Beer-Lambert para la determinación de los perfiles de biomasa de fitoplancton, expresada como concentración de clorofila-a (Chl a) y radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el lago Atitlán. Los parámetros de ambos modelos se calcularon utilizando datos de febrero a julio de 2015. Se obtuvo un buen ajuste entre los modelos y el perfil de Chl a estudiado y una buena reproducibilidad de la cantidad de biomasa (porcentaje de error de aprox 0.25%). Ambos modelos reproducen significativamente la profundidad del máximo de Chl a durante el periodo de estudio y tienen el mismo grado de error asociado mostrando el mismo desempeño al reproducir los perfiles de Chl a. A pesar que la pendiente de los perfiles de PAR medidos y modelados es congruente desde los 5 a 50 m de profundidad, el ajuste de los perfiles de PAR es deficiente, esto podría ser por asumir la atenuación de la luz como uniforme con la profundidad. El alto grado de correlación entre la profundidad de atenuación, el coeficiente de atenuación y la profundidad del máximo de Chl a con la transparencia Secchi, sugiere que este último es un buen predictor de los parámetros del modelo. Mayor investigación es requerida y se sugiere la incorporación de otras variables en el modelo para obtener mejores resultados predictivos.

PALABRAS CLAVE: Fitoplancton, clorofila, radiación fotosintéticamente activa (PAR), lago Atitlán.

Phytoplankton biomass profile model, expressed as chlorophyll a (Chl a) in terms of photosynthetically active radiation (PAR) in Lake Atitlán (Guatemala)

ABSTRACT: We propose two theoretical models to determine phytoplankton biomass profiles in Lake Atitlán. These are based on biomass growth according to Monod's equation with exponential light decay and light attenuation following Beer-Lambert's Law. These profiles are expressed as chlorophyll a (Chl a) concentration and photosynthetically active radiation (PAR). For both models, the parameters were calculated using data obtained from February to July, 2015. The results of the modeling show a good adjustment between each model and the Chl a profile studied and good reproduction for biomass (percentage error approx. 0.25%). Both models reproduce significantly the maximum depth of Chl a concentration and have the same associated error (normalized residual square sum of approx. 5.11) showing the same performance in reproducing the Chl a profiles. Although the slope of the measured PAR profiles and the modelled profiles are congruent in most of the range from 5 to 50 m, the degree of similarity between both profiles is insufficient, due to the assumption that light attenuation is uniform with possibly due. The high correlation between the attenuation depth, the attenuation coefficient and the depth of the maximum of Chl a with the Secchi transparency, suggest that the latter is a good predictor of these model parameters. We suggest further studies that incorporate additional variables to the model in order to improve predictability.

KEYWORDS: Phytoplankton, chlorophyll, photosynthetically active radiation (PAR), Lake Atitlán.

Introducción

La distribución de fitoplancton en el lago Atitlán es altamente heterogénea, en escala temporal, espacial, tanto vertical como horizontalmente, en taxones presentes y en abundancia (DICA, 2015; Dix et al., 2014; Ochaeta, 2014; Toledo, 2013). Un indicador de la cantidad de fitoplancton en la columna de agua es la biomasa, que se determina a partir de la concentración de clorofila-a (Chl a). Se estima que aproximadamente el 1.5% del peso seco de fitoplancton corresponde al pigmento de Chl a, por lo que para calcular la biomasa de fitoplancton, se debe multiplicar por 67 la concentración de Chl a (Eaton et al., 2004). La falta de uniformidad en las condiciones que favorecen el crecimiento del fitoplancton resulta en una distribución vertical de fitoplancton heterogénea en la columna de agua (Wetzel, 2001).

Un factor clave en el crecimiento de fitoplancton en un cuerpo de agua, es la cantidad de luz disponible para realizar la fotosíntesis, esta cantidad de luz es llamada radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés). La disponibilidad de PAR en la columna de agua puede medirse directamente con un fotómetro de inmersión o indirectamente por medio de la transparencia Secchi (Wetzel, 2001). La cantidad de PAR puede ser un factor limitante para el crecimiento de fitoplancton (Huisman y Weissing, 1994; Reynolds, 2006) y se ve alterada por la turbidez, material en suspensión, por materia orgánica disuelta y la autosombra que el fitoplancton de capas superiores hace al de las capas inferiores (Scheffer, 2004; Priscu, 1983; Reynolds, 2006; Dobson y Frid, 2009).

Diferentes modelos han sido estudiados para entender la dependencia de la biomasa de fitoplancton en función de la luz. Entre la literatura, destacan los modelos inspirados en el trabajo de Tilman (1977 y 1982) (e.g. Huisman y Weissing, 1994; Yoshiyama et al., 2009; Klausmaier y Litchman, 2011; y Bengfort y Malchow, 2016). Estos modelos, con una alta carga teórica, permiten considerar la interacción simultánea de diferentes especies (o grupos funcionales) y diferentes nutrientes, además de la luz. La aplicación directa de este enfoque en ecosistemas acuáticos es complicada, en gran medida, por la gran cantidad de parámetros a determinar como lo hace notar Denman (2003). Sin embargo, modelos con este enfoque han sido validados y utilizados en entornos controlados (Kim et al., 2002; Quinn et al., 2011).

En este estudio se presentan dos modelos de perfiles de biomasa de fitoplancton inducidos por la distribución de PAR en la columna de agua en condiciones de poca turbulencia y sin considerar la evolución temporal, versiones simplificadas del trabajo de Klausmaier y Litchman (2011). Inicialmente, se desarrollan y discuten teóricamente los modelos propuestos para explicar la distribución de biomasa de fitoplancton, expresada como concentración de Chl a, y PAR en el lago Atitlán. Luego se calculan y comparan los valores de los parámetros de cada modelo con datos adquiridos entre febrero y julio de 2015. Las fortalezas y debilidades de los modelos se discuten con base en su poder predictivo, comparando los perfiles observados con los calculados por cada modelo. Finalmente se mencionan las

posibles fuentes de error en el desarrollo teórico y sus simplificaciones, comparando los modelos entre sí y sugiriendo nuevos parámetros para el planteamiento de modelos que describan mejor el fenómeno.

La importancia de la generación de modelos de este tipo radica en dos aspectos concretos: (1) tener una herramienta que permita la interpretación de la información de campo colectada; y (2) obtener un modelo que prediga el comportamiento del fitoplancton para identificar factores claves durante el desarrollo de florecimientos, los cuales tienen un gran impacto en la ecología y economía del lago Atitlán (Dix et al., 2014).

Materiales y métodos

Toma de datos de campo

El sitio de muestreo está localizado cerca del centro del lago Atitlán, en el sitio denominado Centro Weiss-G (coordenadas 14°44'39.48 N 91°10'36.64 O, profundidad aproximada de 320 m) (Dix et al., 2014). Los datos de PAR, Chl a, temperatura y turbidez fueron tomados con una sonda multiparamétrica marca Hydrolab modelo DS5 (Hach Company, 2006) durante los meses de febrero a julio de 2015, entre las 7:00 y 10:00 horas y a cada metro desde la superficie hasta los 198 m de profundidad. El medidor de PAR utilizado fue un fotómetro de integración esférica LI-COR LI-193, sin fotómetro de referencia, provisto de un detector de estado sólido con un difusor de acrílico y respuesta espectral plana en el rango de 400 a 700 nm (LI-COR Inc., 2006). La medición de clorofila a fue *in situ* con un sensor óptico de fluorescencia Hydrolab 0072002 con longitud de onda de excitación de 430 nm y de lectura de 640 nm (Hach Company, 2006). Los datos fueron suministrados por el Departamento de Investigación y Calidad Ambiental de la Autoridad de Manejo Sostenible de la Cuenca del lago de Atitlán y su Entorno (DICA-AMSCLAE) (DICA, 2015). Datos adicionales de clorofila a, temperatura y turbidez (dispersión a 880 nm) fueron tomados con una sonda RBR-Maestro (RBR Global, s.f.) una única vez durante el periodo de estudio. La profundidad máxima de toma de datos fue 198 m en todos los casos, llegándose a cubrir perfectamente la zona fótica, que está en los primeros 30 m de la columna de agua del lago Atitlán (Dix et al., 2014).

Modelos teóricos propuestos

Se considera que la columna de agua es unidimensional en un cuerpo de agua, donde la profundidad z (en m) está en el intervalo $0 \leq z \leq z_b$, donde $z = 0$ es la superficie y $z = z_b$ es el fondo. Los modelos consisten en un juego de ecuaciones para los perfiles de biomasa de fitoplancton (x expresado como $\mu\text{g L}^{-1}$ de Chl a) y PAR (expresado como $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

El cambio de la biomasa de fitoplancton a la profundidad z resulta de la combinación de tres procesos: crecimiento de fitoplancton, mortandad y movimiento. El crecimiento y la mortandad de biomasa pueden modelarse en combinación en un solo término que depende tanto de la biomasa como de una

función de la profundidad $f(z)$. Esta función expresa el efecto de las condiciones presentes a cada profundidad que promueven el crecimiento y la pérdida de biomasa de fitoplancton a una profundidad z . Entre los factores que promueven el crecimiento de fitoplancton pueden mencionarse la disponibilidad de nutrientes, la intensidad de luz y la temperatura. Los factores que promueven la mortandad de fitoplancton son la depredación, muerte natural y presencia de toxinas.

El movimiento de fitoplancton puede ser movimiento pasivo y/o activo. Se llama movimiento activo a aquel en el que el fitoplancton realiza con un gasto de energía para movilizarse, por lo tanto, en el movimiento pasivo no se consume energía de ningún tipo (Wetzel, 2001). El movimiento pasivo de fitoplancton es modelado por medio de la velocidad de sedimentación de la biomasa g (en $m\ s^{-1}$). El cambio de biomasa en el tiempo a una profundidad z es causado por el gradiente de biomasa en la columna de agua $\frac{\partial x}{\partial z}$. Para efectos del modelo, la velocidad de sedimentación se asumirá uniforme con la profundidad. Otra forma de movimiento pasivo es la difusión por turbulencia. Este fenómeno no fue considerado ya que se asumió que la columna de agua se mantiene estable y

con perturbaciones menores durante todo el proceso y que la velocidad de sedimentación era mucho mayor al coeficiente de difusión. Aunque algunas especies presentes en el fitoplancton tienen movimiento activo (e.g. especies móviles (dinoflagelados), flotación asistida (algunas especies de cianobacteria)); este fenómeno se dejó fuera del modelo.

Combinando los tres elementos descritos anteriormente se obtuvo la Ec. 1

$$\frac{\partial x}{\partial t} + g \frac{\partial x}{\partial z} = x f(z) \quad (1)$$

Para un estado estacionario (es decir $\frac{\partial x}{\partial t} = 0$) la solución de la Ec. 1 es inmediata, ya que se trata de una ecuación diferencial de primer orden respecto a z , separable, con solución general

$$x(z) = e^{\frac{1}{g} \int_0^z f(z') dz'} \quad (2)$$

En este caso, z' es una variable de integración (en m) que representa la fracción de la columna de agua encima de la

Cuadro 1. Simbología utilizada, significado, intervalo típico y referencias.

Parámetro	Significado (unidad)	Intervalo típico	Referencias
α	Atenuación de la luz por unidad de biomasa de fitoplancton ($L\ \mu g^{-1}\ m^{-1}$)	0.05-0.35	R
B	Biomasa por unidad de área ($mg\ m^{-2}$)	ND	**
C	Constante de integración. Depende de la concentración de clorofila-a en la superficie ($\mu g\ L^{-1}$)	0-1000	*
ϵ	Coefficiente de atenuación de fondo. Considera la atenuación de la luz causada por el agua, las partículas disueltas y las partículas en suspensión (m^{-1})	0.12-1.2	Hb, Ho, L
g	Velocidad de sedimentación ($m\ d^{-1}$)	0-3	Ha, Hb, K
ΔB_D	Diferencia porcentual de biomasa (%)	ND	**
I	Intensidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) en una profundidad determinada ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$)	0-8000	*
I_o	PAR irradiada sobre la superficie ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$)	0-8000	*
k	Constante de saturación media ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$). Es el valor de PAR en el que la velocidad de crecimiento es la mitad que el máximo.	0-100	R
m	Mortalidad de la comunidad fotosintética (d^{-1})	0-1	*
n	Constante de coeficiente de extinción total (adim)	1.5-2.1	W
r	Velocidad máxima de crecimiento (d^{-1})	0-1.5	R
s	Profundidad de transparencia Secchi (m)	1-15	D
S	Profundidad de atenuación (m^{-1})	1-10	*
SR	Suma de cuadrados de residuales normalizados (adim)	ND	**
t	Tiempo (d)	ND	**
T	Turbidez (NTU)	0-100	D
$x(z)$	Concentración de clorofila-a en una profundidad determinada ($\mu g\ L^{-1}$)	0-3	*
x_o	Concentración de clorofila-a en la superficie ($\mu g\ L^{-1}$)	0-1	*
z	Profundidad desde la superficie (m)	0-100	*
z_{max}	Profundidad del máximo de clorofila-a en la columna de agua (m)	0-50	*

ND = No existe intervalo típico; ** = Variable definida en este estudio; * = Intervalo estimado de los datos obtenidos en este estudio; D = Dix et al, 2014; Ha = Huisman et al, 2002; Hb = Huisman y Sommeijer, 2002; Ho = Horne y Goldman, 1994; K = King y Devol, 1979; R = Reynolds, 2006; W = Wetzel, 2001

profundidad z . La interpretación inmediata de esta forma funcional es que la biomasa (x) presente a la profundidad z depende de la tasa de crecimiento y mortandad de biomasa (representada por $f(z)$) que sucede por encima de las capas superiores a z .

A continuación, se presentan dos modelos teóricos basados en el crecimiento de biomasa según la ecuación de Monod con atenuación de la luz por decaimiento exponencial (modelo A) y atenuación de la luz según la ley de Beer-Lambert (modelo D) utilizados para comparar el perfil de biomasa de fitoplancton, expresados como el perfil de Chl a en términos de PAR en el lago Atitlán. La simbología y el significado de los parámetros utilizados se presentan en el Cuadro 1.

Modelo A: Intensidad de luz con un decaimiento exponencial

Como primera aproximación, se asumió que el crecimiento de la biomasa depende de la intensidad de luz según la ecuación de Monod (1955), con una velocidad máxima de crecimiento r y constante de saturación media k . Si la intensidad de luz es el único factor que limita el crecimiento a una profundidad determinada, se puede suponer que la pérdida de biomasa es proporcional a la biomasa presente, con una constante de proporcionalidad m . El perfil de luz en la columna de agua se toma con decaimiento exponencial, con profundidad de atenuación S e irradiación sobre la superficie I_0 (Wetzel, 2001). La velocidad de sedimentación g se supuso constante. Bajo estas condiciones, para un estado estacionario, se obtuvo el siguiente sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dz} = \frac{x}{g} \left(r \frac{I}{I+k} - m \right) \\ I(z) = I_0 e^{-z/S} \end{cases} \quad (3)$$

Aplicando la solución general a la primera ecuación del sistema 3 se obtuvo

$$x(z) = C e^{\frac{z(r-m)}{g}} (I_0 + k e^{z/S})^{-rS/g} \quad (4)$$

Algunos aspectos característicos de la Ec. 4 son:

(i) Existe un máximo de biomasa bajo la superficie a la profundidad $z_{max} = S \ln \left(\frac{I_0 (r-m)}{km} \right)$ si se cumplen las condiciones $r > m$ y $I_0 (r-m) > km$. La primera, se da porque el argumento de un logaritmo, por definición, no puede ser negativo, lo cual sucede cuando $m > r$. En el caso de la segunda condicionante, si $\left(\frac{I_0 (r-m)}{km} \right) < 1$ el argumento del logaritmo es un número menor a 1, lo cual

genera un logaritmo negativo, por lo que el máximo de Chl a estaría sobre la superficie, situación imposible en este caso.

(ii) El cálculo de este modelo depende del conocimiento de seis parámetros, cuatro del fitoplancton ($r, m, g, y k$) y dos del medio (I_0 y S), y de una constante de integración (C).

(iii) La profundidad de atenuación S está relacionado con la profundidad de transparencia Secchi (s).

Modelo D: Atenuación de la luz según la ley de Beer-Lambert con autosombra de fitoplancton

Se asumieron las mismas condiciones del modelo A, excepto que se aplicó la ley de Beer-Lambert para calcular el perfil de luz considerando el efecto de autosombra que tiene el fitoplancton en el perfil de luz en la columna de agua. La ley de Beer-Lambert relaciona la intensidad de luz entrante en un medio con la intensidad saliente después de que en dicho medio se produzca absorción (Skoog et al., 2003). Las constantes ϵ y α representan la atenuación de la luz en la columna de agua, la primera causada por el agua, las partículas disueltas y las partículas en suspensión, y la segunda por la biomasa de fitoplancton. Bajo estas consideraciones, el modelo se expresa con el siguiente sistema

$$\begin{cases} \frac{dx}{dz} = \frac{x}{g} \left(r \frac{I}{I+k} - m \right) \\ \frac{dI}{dz} = -I(\epsilon + \alpha x) \end{cases} \quad (5)$$

Algunas características importantes de este modelo son:

(i) El máximo de biomasa existe bajo la superficie, en z_{max} , cuando $I(z_{max}) = \frac{km}{r-m}$. La existencia de este máximo está sujeta a la condición $r > m$. En el caso de ser $m > r$ el máximo de biomasa está en una profundidad donde el valor de PAR es negativo, lo cual no es posible. Por otro lado, si $m=r$ la expresión $\frac{km}{r-m}$ se indefiniría por ser una división con denominador cero.

(ii) El cálculo de este modelo depende del conocimiento de seis parámetros, cinco del fitoplancton (r, m, g, k y ϵ) y uno del medio (α), además de dos condiciones iniciales $x_0 = x(0)$ y $I_0 = I(0)$.

(iii) El sistema 5 no tiene solución analítica, pero puede ser resuelto por métodos numéricos, en este caso se utilizó el método de Euler (Zill, 2009).

Análisis de datos

Ajuste de parámetros:

Los parámetros de cada modelo se determinaron por medio del método de "Búsqueda Tabú" (Glover y Martí, 2006). La función

objetivo a optimizar es la suma de cuadrados de residuales normalizada, definida por

$$SR_A(v) = \frac{\sum_{z=0}^{z=z_b} (x_A(v,z) - x_R(z))^2}{\sum_{z=0}^{z=z_b} x_R(z)} \quad (6)$$

Donde v es un vector 7-dimensional definido según el caso: $v = \{r, m, g, k, I_0, S, C\}$ para el modelo A y $v = \{r, m, g, k, a, x_0, I_0\}$ para el modelo D. En este caso, el espacio de búsqueda, es decir todos los posibles valores de v , está formado por la intersección del intervalo típico de cada variable (Cuadro 1). De manera general, el algoritmo utilizado se muestra en el Cuadro 2. Los valores iniciales de v fueron asignados aleatoriamente dentro del espacio de búsqueda. La selección inicial de los parámetros no tuvo influencia en la convergencia de la solución y las soluciones se mantienen acotadas dentro de un dominio del espacio de búsqueda relacionado con una solución cercana a la óptima (Blum y Roli, 2003), siempre y cuando se mantengan las condiciones $SR_A(v) < 0.05$ y $n > 1000$, mencionadas en el Cuadro 2. Este comportamiento era el que se esperaba de un método de optimización metaheurístico numérico, no exacto, pero robusto y sencillo de aplicar (Blum y Roli, 2003; Glover y Martí, 2006).

El cálculo de los perfiles de Chl a y PAR se realizó valuando el valor de la profundidad en las Ec. 3 y 4 para el modelo A, o por el método de Euler (Zill, 2009) con tamaño de paso 0.1 m para el sistema 5 para el modelo D. Tanto el algoritmo del cuadro 2 como la implementación del método de Euler para el cálculo de perfiles se realizaron en Python (Python Software Foundation, 2016).

Análisis de error

Como parte del análisis de error se consideraron dos indicadores: la suma de cuadrados de residuales normalizada (definida en la Ec. 6) y la diferencia porcentual de biomasa definida por

$$\Delta B_A = 100 \frac{\sum_{z=0}^{z=z_b} x_R(z) - \sum_{z=0}^{z=z_b} x_A(z)}{\sum_{z=0}^{z=z_b} x_R(z)} \quad (7)$$

Un intervalo de confianza se construyó tomando en cuenta la variabilidad del detector utilizado como el $\pm 3\%$ de la lectura de Chl a y ± 1 unidad de PAR (Hach Company, 2006).

Análisis estadísticos

Se realizó una prueba t de Student pareada entre los máximos de Chl a medidos y calculados por cada modelo con el fin de evaluar si cada modelo reproducía de una manera significativa (95% de confianza) la profundidad del máximo de Chl a en la columna de agua. Se evaluó si existían diferencias estadísticamente

Cuadro 2. Algoritmo de optimización

No.	Instrucción
1	Asignar aleatoriamente del valor inicial de v
2	Inicio de repetición:
3	Generar del perfil del modelo $x_A(v, z)$
4	Calcular de $SR_A(v)$
5	Si $SR_A(v) < 0.05$ o $n > 1000$ detener repetición
6	$n = n + 1$
7	Añadir v a lista de tabu
8	Calcular nuevo valor de v en el espacio de búsqueda
9	Mostrar el perfil $x_A(z)$, $I_A(z)$, $SR_A(v)$ y v

significativas en el desempeño en la predicción del perfil de Chl a entre modelos por medio de pruebas t de Student pareadas de la suma de cuadrados de residuales normalizada (Ec. 6) y la diferencia porcentual de biomasa (Ec. 7). Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete de funciones estándar de R (R Core Team, 2016).

Resultados y discusión

El Cuadro 3 presenta los parámetros calculados para los modelos A y D, así como otras variables relevantes para el período de estudio. En la Figura 1 se comparan los perfiles medidos en campo con los calculados según los modelos A y D para los meses de febrero, mayo y junio de 2015. En estos perfiles se aprecia el alto grado de similitud de los dos modelos con el perfil observado de Chl a. En el caso del mes de febrero (Figura 1a) se alcanza un buen ajuste con ambos modelos, obteniendo sumas de residuales normalizados de $SR_A = 2.69$ y $SR_D = 2.55$ y buena reproducibilidad de cantidad de biomasa, con diferencias porcentuales de 0.06% y 0.12% entre la biomasa medida y la calculada por los modelos A y D, respectivamente. La posición de los máximos coincidió entre ambos modelos y el perfil medido. El mes de febrero presentó la menor profundidad de atenuación y el mayor coeficiente de atenuación de fondo ($S = 2.7 \text{ m y } \epsilon = 0.196 \text{ L } \mu\text{g}^{-1} \text{ m}^{-1}$). Este hecho fue congruente al ser febrero el mes con la menor transparencia Secchi de todos los perfiles utilizados ($s = 4.9 \text{ m}$), con el máximo de Chl a menos profundo ($z_{\text{max}} = 14 \text{ m}$) y con mayor concentración de Chl a en la superficie ($0.474 \mu\text{g L}^{-1}$). El perfil de temperatura durante febrero no mostró estratificación térmica (gráfica 1a, línea punteada) y la distribución vertical de oxígeno disuelto fue uniforme, con valores entre 6.24 y 6.30 mg L^{-1} desde la superficie hasta los 200 m. Estas situaciones evidencian que el lago pudo mezclarse hasta el fondo causando que los sedimentos resuspendidos interfirieran con la transmisión de la luz en la superficie (Priscu, 1983).

Por otra parte, en el mes de mayo (Figura 1b) el ajuste de los modelos A y D, en general, fue bueno ($SR_A = 3.01$ y $SR_D = 3.01$), sin embargo, en el intervalo de 29 a 45 m el ajuste fue

Cuadro 3. Parámetros calculados para los modelos A, D y otras variables de interés de los perfiles de febrero a julio de 2015 en el lago Atitlán. (B=Bacillariophyta, C=Chlorophyta, D=Dinophyta)

Variable y unidad	Feb-15	Mar-15	Abr-15	May-15	Jun-15	Jul-15	Promedio	Desviación	
MODELO A									
z_{max} m	15.19	28.79	27.00	30.70	31.64	32.70	27.67	6.44	
S m	2.7	4.5	6.0	6.0	6.0	6.7	5.3	1.5	
I_o $\mu E m^{-2} s^{-1}$	2500	4000	3000	5000	2600	4100	3533	991	
k $\mu E m^{-2} s^{-1}$	1	10	50	15	20	50	24	21	
r d^{-1}	0.30	0.50	0.50	0.30	0.50	0.40	0.42	0.10	
m d^{-1}	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.15	0.20	0.04	
g $m s^{-1}$	1.5	2.5	3.0	2.5	2.5	3.0	2.5	0.5	
C $\mu g L^{-1}$	340	750	400	160	530	250	405	211	
B $mg m^{-2}$	162.32	183.32	29.42	37.72	21.12	44.95	79.81	72.79	
SR_A %	2.69	18.25	2.23	3.01	1.35	3.58	5.18	6.45	
ΔB_A %	-0.06	0.03	-0.31	-0.21	0.90	0.21	0.09	0.43	
MODELO D									
z_{max} m	15	28	33	31	30	33	28	7	
a $L \mu g^{-1} m^{-1}$	0.025	0.025	0.025	0.025	0.025	0.025	0.025	0.000	
ϵ m^{-1}	0.196	0.150	0.120	0.140	0.160	0.130	0.149	0.027	
x_o $\mu g L^{-1}$	4.861	0.458	0.080	0.330	0.051	0.154	0.989	1.903	
B $mg m^{-2}$	162.03	183.26	29.44	37.79	21.27	45.15	79.83	72.66	
SR_D %	2.55	18.22	2.23	3.01	0.77	3.44	5.04	6.52	
ΔB_D %	0.12	0.06	-0.31	-0.21	0.17	-0.22	-0.06	0.20	
PARÁMETROS LIMNOLÓGICOS OBSERVADOS									
z_{max} m	13	27	37	32	28, 32	39	29.7	9.3	
s m	4.9	7.0	9.7	9.9	7.5	11	8.1	2.5	
B $mg m^{-2}$	162.23	183.37	29.33	37.64	21.31	45.05	.	.	
n adim	1.81	1.56	1.64	1.65	1.25	1.64	1.59	0.19	
T NTU	3	3	2	.	3	3	2.8	0.45	
Taxones dominantes por biomasa	C, B	B	C, D	C, D	C, D	B, D	.	.	

deficiente ya que el perfil tiene dos picos de alta concentración de Chl a en los 29 y 32 m de profundidad que ninguno de los dos modelos es capaz de reproducir. La posición del ajuste anómalo fue en la parte baja del metalimnio. Es posible que en esta zona las suposiciones y simplificaciones realizadas en los modelos no sean las adecuadas. Por ejemplo, Klausmeier y Litchman (2001) explican este comportamiento incluyendo en su modelo la dependencia del crecimiento no solo de la intensidad de luz, sino también de la concentración de nutrientes. Otra posibilidad es que la estratificación, la cual es bastante fuerte durante este mes, creó un metalimnio rico en nutrientes que generó un entorno favorable para la proliferación de fitoplancton, tal como lo hace notar Marti et al. (2016). Es importante agregar

que dos taxones (Chlorophyta y Dinophyta) presentaron condiciones de codominancia durante este mes, pudiendo pertenecer cada máximo observado a cada una de estos taxones.

El mes de junio de 2015 (Figura 1c) tuvo un metalimnio muy amplio al igual que el mes de mayo. En este perfil no hubo picos y el ajuste de los modelos fue bastante bueno ($SR_A = 1.35$ y $SR_D = 0.77$) al contrario de lo observado en mayo. Esta observación deja abierta la posibilidad para explorar y considerar otros tipos de modelos para describir el perfil de biomasa de fitoplancton. El cuadro 3 muestra los parámetros calculados para los modelos A, D y otras variables de interés de los perfiles de febrero a julio de 2015. Las condiciones limnológicas durante marzo y abril fueron similares a las de mayo, por lo que el análisis

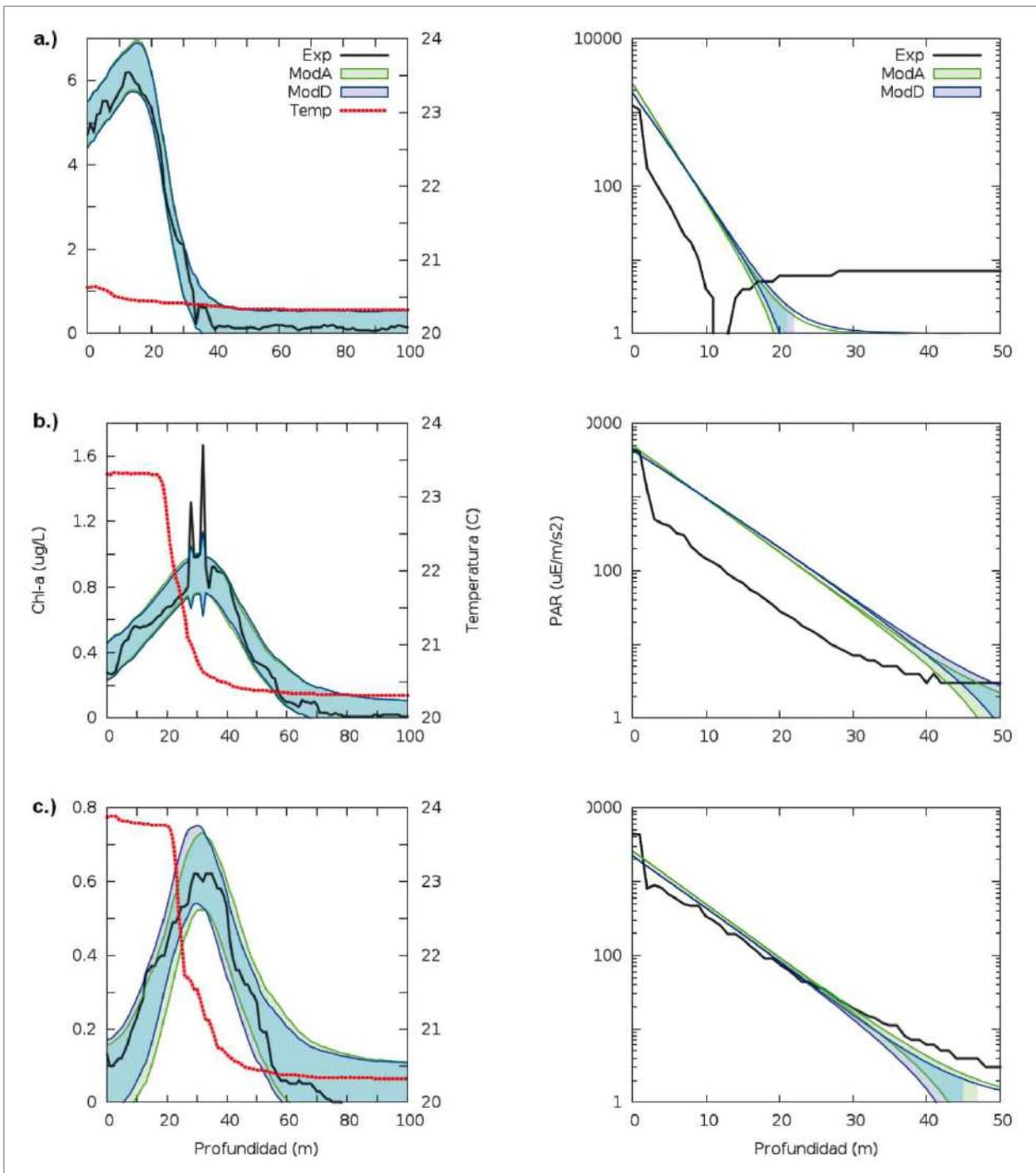


Figura 1 a-c. Comparación entre perfiles de Chl a (gráficas a la izquierda) y PAR (gráficas a la derecha) medidos en campo (línea sólida negra), intervalo de confianza del Modelo A (verde) e intervalo de confianza del Modelo D (azul) para los meses de febrero (a), mayo (b) y junio (c) de 2015. En el eje secundario, con líneas punteadas se muestran los perfiles de temperatura (línea roja punteada °C).

detallado de estos meses se omite. Lo mismo puede decirse entre junio y julio.

Los perfiles de PAR modelados tuvieron un ajuste deficiente con los perfiles medidos (Figura 1), sin embargo, la pendiente de los tres perfiles son congruentes en la mayor parte del intervalo

de 5 a 50 m. La deficiencia de los dos modelos para reproducir los perfiles de PAR puede deberse a las simplificaciones durante el planteamiento, la más inmediata es la consideración de la atenuación de la luz uniforme respecto a la profundidad, una hipótesis bastante débil si se considera que las gráficas de PAR en escala logarítmica deberían ser líneas rectas si así fuera el

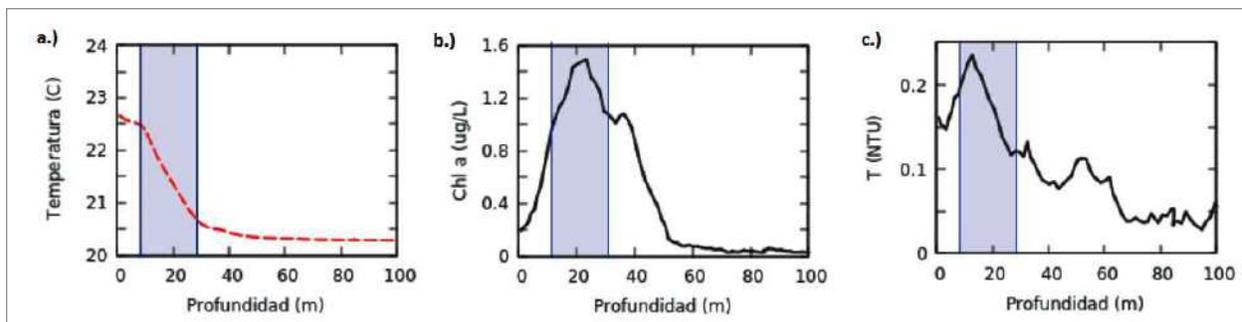


Figura 2. Perfiles de temperatura (a), clorofila a (b) y turbidez (c) el 17 de abril de 2015. El área sombreada es la zona del metalimnio.

caso. Esta simplificación, ampliamente aceptada en la literatura (Wetzel, 2011), es incompatible con los datos de campo de PAR observados en el presente estudio.

Se identifican tres zonas en los perfiles de PAR en la zona fótica, más o menos identificables por medio del coeficiente de atenuación (i.e. la pendiente en escala logarítmica de los perfiles de PAR). Por ejemplo, en la Figura 1a se observan tres pendientes diferentes: la primera corresponde a la zona superficial (hasta los 3 m); la segunda se extiende hasta unos metros antes del máximo de clorofila (desde 4 a los 9 m); y la tercera que llega hasta los 55 m. Una pequeña porción con PAR cero se encuentra entre los 11 y 13 m de profundidad, asociada a la incertidumbre en la medición. Estos valores no fueron tomados en cuenta para el ajuste del modelo. La zona afótica puede identificarse desde los 55 m hasta el fondo, pero ésta ya no es de interés en este estudio, ya que la fotosíntesis no es posible por ausencia de luz. La misma zonificación puede identificarse en las Figuras 1b, 1c, con variaciones congruentes con la posición del máximo de Chl a y de la termoclina. Aunque el modelo D toma en cuenta explícitamente el efecto de la atenuación de la luz por el fitoplancton, la variación respecto al modelo A es muy pequeña a las concentraciones de Chl a trabajadas y prácticamente ambos modelos reproducen el mismo perfil de PAR.

Buiteveld (1995) presenta coeficientes experimentales para los aportes que hacen la Chl a, detritos y sólidos inorgánicos suspendidos al coeficiente de atenuación en un modelo lineal. Según este modelo, el aporte que los sólidos inorgánicos suspendidos hacen al coeficiente de atenuación es 40% mayor que el de la Chl a. Resultados similares han sido obtenidos por Swift et al. (2006), Devlin et al. (2008) y Terrel et al. (2012), demostrando que los sólidos suspendidos inorgánicos en conjunto con el fitoplancton (i.e. el material particulado en suspensión) son los parámetros que más aportan al coeficiente de atenuación y a la disminución de la profundidad de transparencia Secchi. La falta de uniformidad de estos parámetros en la columna de agua podría explicar el comportamiento de zonificación encontrado en el coeficiente de atenuación, y en consecuencia, la forma de los perfiles del PAR.

En la Figura 2 se observan perfiles de temperatura, Chl a y turbidez para los primeros 100 m de profundidad para el 17 de abril de 2017. En la Figura 2a se hace evidente la estratificación térmica típica de la época y se observa que el máximo de turbidez está un poco antes que el máximo de Chl a y ambos coinciden en la región del metalimnio (zona sombreada). En la Figura 2c se aprecia la falta de uniformidad de la turbidez respecto a la profundidad y la no correspondencia entre los perfiles de Chl a y turbidez. Esto sugiere que, si bien el fitoplancton tiene un aporte importante en la turbidez de un cuerpo de agua (Prisco, 1983; Wetzel 2011), bajo las condiciones ecológicas del lago Atitlán durante esta observación (bajas concentraciones de Chl a), este aporte es bajo. En este caso deberían considerarse los aportes de otros materiales en suspensión en la columna de agua para explicar el perfil de turbidez. Considerando que la turbidez es una medida indirecta de la concentración de material en suspensión (Eaton, et al., 2004), esta observación apoya la zonificación del coeficiente de atenuación propuesta anteriormente.

Los perfiles de Chl a cuantifican la biomasa de fitoplancton de una manera adecuada, pero no expresa nada sobre la identidad de los taxones presentes en la columna de agua. Considerando que cada especie tiene sus propias características ecológicas expresables en parámetros del modelo (e. g. la forma y tamaño de diferentes especies de diatomea determinan su velocidad de sedimentación [Reynolds, 2006; Huisman y Sommeijer, 2002]), debería entenderse que el perfil de Chl a es la suma de los perfiles de cada especie presente en la columna de agua. Esta generalización complica el modelo ampliamente, multiplicando el número de parámetros por el número de especies presentes, una situación impráctica, considerando que en el lago Atitlán coexisten entre 11 y 14 géneros fitoplancton simultáneamente (Datos, Centro de Estudios Atitlán 2015).

El poder de predicción de los modelos A y D se evaluó por medio de una prueba t de Student, emparejando la profundidad del máximo de Chl a (z_{max}) modelada respecto a la medida. Con un valor de $t = 1.68$, nivel de confianza del 95% y 5 grados de libertad ambos modelos reproducen adecuadamente este parámetro ($t_{crit} = 2.57$). Además, las diferencias entre la efectividad

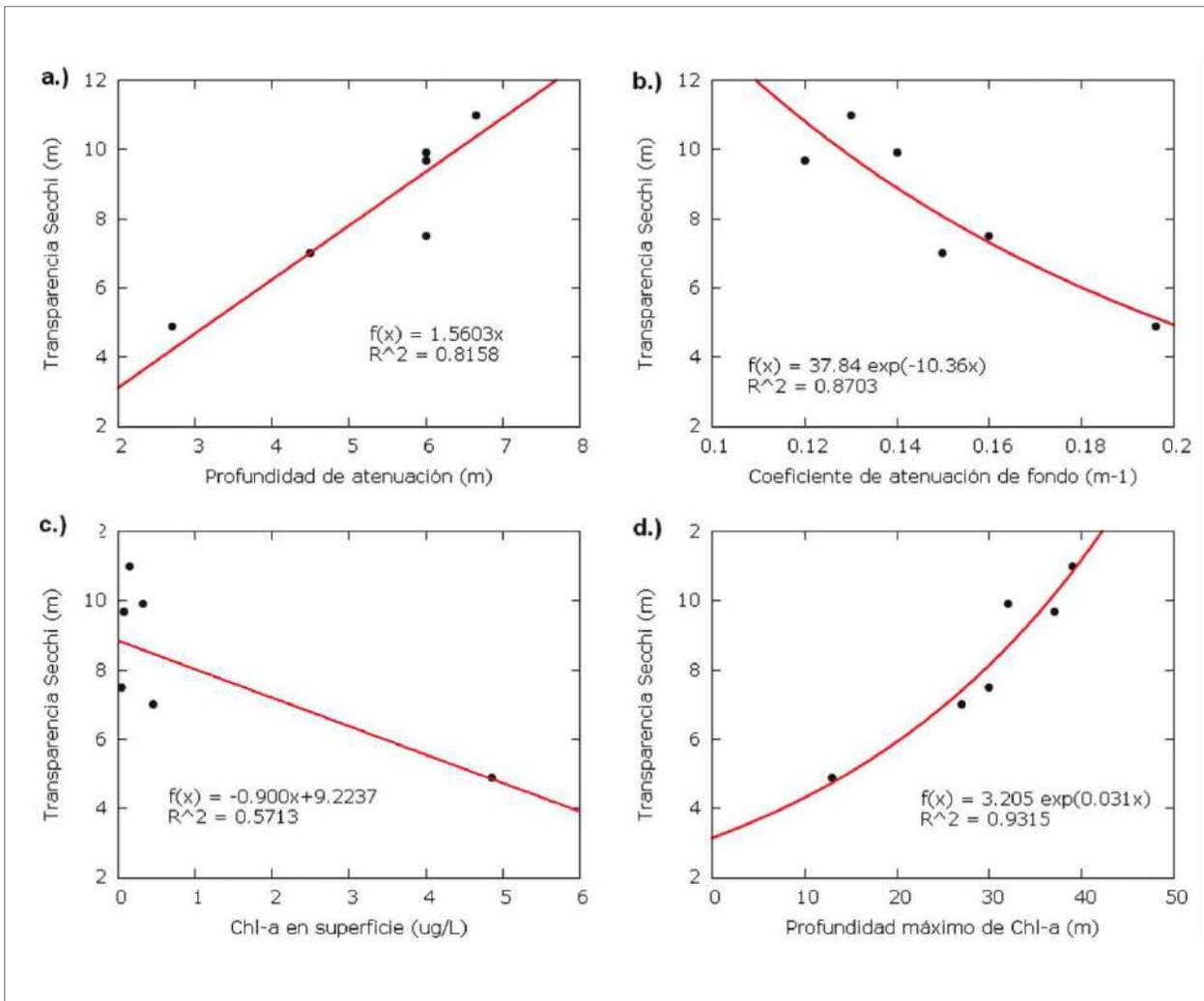


Figura 3 a-d. Graficas de relación entre transparencia Secchi y (a) profundidad de atenuación; (b) coeficiente de atenuación de fondo; (c) concentración de Chl a en superficie; y (d) profundidad del máximo de Chl a.

de los modelos para predecir el perfil de Chl a fue evaluada por medio de una prueba t de Student pareada entre la suma de residuales normalizada (SR) y la diferencia porcentual de biomasa (ΔB). Con un valor de $t = 2.09$, nivel de confianza del 95% y 5 grados de libertad no existen diferencias significativas entre la SR de ambos modelos. De igual manera, con un valor de $t = 0.45$, nivel de confianza del 95% y 5 grados de libertad no existen diferencias significativas entre la ΔB de ambos modelos ($t_{crit} = 2.57$, en ambos casos). Estos resultados indican que no existen diferencias en el desempeño de cada modelo.

Utilizando la profundidad de atenuación (S) y la transparencia Secchi (s) se calculó la constante del coeficiente de extinción total n , para los meses de febrero a julio de 2015. El valor de la pendiente de la Figura 3a es $n = 1.56 \pm 0.07$, rango que cubre

el reportado por la literatura para aguas continentales ($n = 1.7$) (Wetzel, 2011; Scheffer, 2004). Aunque el ajuste de los datos con la recta de regresión es bastante bueno (coeficiente de correlación $R^2 = 0.8158$) es recomendable la incorporación de más datos para obtener un valor más representativo. De forma alternativa se calculó la constante del coeficiente de extinción total n para cada uno de los meses por separado (Cuadro 3) dando como resultando un valor promedio de $n = 1.59 \pm 0.19$, acorde a lo reportado por Wetzel (2011) y el valor obtenido con el método de la pendiente. Una mejor aproximación debe calcularse considerando variaciones estacionales y otros factores que influyen en la atenuación de la luz, como la atenuación causada por los sólidos inorgánicos suspendidos y materia orgánica (detritos) (Prisco, 1983, Scheffer 2004).

En la Figura 3b se muestra la relación de la transparencia Secchi con el valor del coeficiente de atenuación de fondo (ϵ). La relación es exponencial, con un coeficiente de correlación de $R^2=0.8703$, lo cual sugiere que, para un valor de Secchi alto, el coeficiente de atenuación de fondo es bajo. Considerando que el coeficiente de atenuación de fondo se ve afectado por diversos factores (Priscu, 1983; Buitevelt 1995), es importante ver la relación de ϵ con la turbidez (Cuadro 3). En este caso no existe relación alguna entre estos dos parámetros. Debe notarse que, una medición de turbidez puntual (5 m de profundidad) no es representativa de las condiciones de toda la columna de agua, como se puede observar en la Figura 2c. El coeficiente de atenuación de fondo (ϵ) es un parámetro en el que intervienen dos procesos: la dispersión y la adsorción (Scheffer, 2004). Debido a que la adsorción se da a todas profundidades (Ec. 5), se debe considerar la incorporación de perfiles de turbidez, y no una medición puntual, para robustecer el modelo y hacerlo más rico y apegado a la realidad. En consecuencia, se interpreta que un valor aislado de turbidez cerca de la superficie no permite encontrar una relación significativa entre este parámetro y el coeficiente de atenuación.

La profundidad de transparencia Secchi no está relacionada con la concentración de Chl a en la superficie (Figura 3c), esto se refleja en la baja correlación de estas variables ($R^2=0.5713$). Los resultados anteriores sugieren que el origen de la atenuación de la luz, es diferente a la concentración de Chl a en la superficie ($z=0$ m). Pese a esta independencia, la Figura 3d indica que hay una fuerte correlación ($R^2=0.9315$) entre la profundidad del máximo de Chl a y la transparencia Secchi, es decir, transparencias mayores sugieren que, de existir, el máximo de Chl a en la columna de agua se encuentra más profundo.

Conclusiones

El modelo A y el modelo D son buenas aproximaciones para describir el perfil general de biomasa de fitoplancton expresado como concentración de Chl a en la columna de agua y predicen de una manera estadísticamente significativa la posición del máximo de Chl a. Aunque el ajuste de los modelos a los perfiles de PAR es deficiente, podría mejorarse el modelo suponiendo una profundidad de atenuación definida por partes, como una función de la profundidad o como una función que incorpore los aportes de los diferentes materiales presentes en el lago. En este caso, la solución del modelo A, que es una expresión algebraica (Ec. 4), facilita el cálculo de parámetros y evita el uso de métodos numéricos. Esta característica permite extraer conclusiones analíticas directas respecto a la forma del perfil de Chl a. Por otro lado, el modelo D resulta más complejo de calcular, sin aportar mejores resultados en el modelaje. Esto último se deduce de la comparación de la suma de cuadrados normalizada, la diferencia porcentual de biomasa y de la predicción de la profundidad de máximo de Chl a, donde ambos modelos tienen desempeños estadísticamente iguales.

La profundidad de transparencia Secchi tiene relación directa con la profundidad de atenuación, el coeficiente de atenuación de fondo y la profundidad del máximo de Chl a. Este hecho establece un punto de partida para el cálculo de estos parámetros, además de poner de manifiesto la importancia que la luz y su atenuación tiene en la distribución vertical de Chl a en el lago Atitlán.

La constante del coeficiente de extinción tiene un valor congruente con el reportado por la literatura. Este valor debe considerarse como una aproximación, ya que los datos utilizados corresponden solamente a una pequeña muestra de un periodo muy corto de tiempo (6 meses consecutivos).

Como comentario final, se deja abierta la posibilidad de incorporar otras variables de interés al modelo (difusión por turbulencia; movimiento activo de fitoplancton; concentración, consumo y transporte de nutrientes; dependencia de la temperatura) que amplíen su aplicabilidad en el caso de florecimientos.

Agradecimientos

Al equipo de DICA-AMSCLAE por el trabajo de campo, la recolección y manejo general de las bases de datos utilizadas en este estudio. A Alicia Toledo (UVG) por los conteos de fitoplancton durante el periodo de estudio. A Michael Dix por sus comentarios y observaciones a las diversas versiones de este documento. A Irene Aguilar (UVG), Cristina Martínez (AMSCLAE) y Omar Chanta (USAC) por sus comentarios y sugerencias al manuscrito original. Este trabajo fue financiado por la Universidad del Valle de Guatemala y AMSCLAE durante el año 2015.

Bibliografía

- Bengfort, M., Malchow, H. (2016) *Vertical mixing and hysteresis in the competition of buoyant and non-buoyant plankton prey species in a shallow lake* Ecological Modelling 323: 51-60.
- Blum, C., Roli, A. (2003) *Metaheuristics in combinatorial optimization: Overview and conceptual comparison* ACM Computing Surveys: 35 (3): 268-308.
- Buiteveld, H. (1995) *A model for calculation of diffuse light attenuation (PAR) and Secchi depth* Netherland Journal of Aquatic Ecology 29 (1): 55-65.
- Denman, K.L. (2003) *Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity* Progress in Oceanography 57: 429-452.
- Devlin, M.J., Barry, J., Mills, D.K., Gowen, R.J., Foden, J., Sivyer, D., Tett, P. (2008) *Relationships between suspended particulate material, light attenuation and Secchi depth in UK marine waters* Estuarine, Coastal and Shelf Science 79 (3): 429-439.
- Dix, M.A., van Tuylen, S., Ochaeta, G., Bocel, E., Dix, M., Orozco, M., Toledo, A., García, O., Coroxón, D., Nitahara, R. (2014) *Estado físico, químico y biológico del lago Atitlán y su cuenca 2012* Centro de Estudios Atitlán, Instituto de Investigaciones, Universidad del Valle de Guatemala, 57 pp.
- DICA (2015) *Monitoreo Limnológico 2015* Disponible en: amsclae.gob.gt/descargas/informesdica2015/limnologico.pdf
- Dobson, M., Frid, C. (2009) *Ecology of Aquatic Systems* 2da edición, Oxford University Press.

- Eaton, A.D., Clesceri, L.S., Rice, E.W., Greenberg, A.E. (2004) *Standard Method for the examination of water & wastewater 2005* 21st ed. American Public Health Association, USA.
- Glover, F., Martí, R. (2006) *Tabu Search En: Metaheuristic Procedures for Training Neural Networks* (Alba, E., Martí, R. Ed.) Springer Science & Business Media.
- Hach Company (2006) *Hydrolab DS5X, DS5 and MS5 Water Quality Multiprobes User Manual* 3ra edición.
- Horne, A.J., Goldman, C.R. (1994) *Limnology* 2nd edition McGraw-Hill Co. New York, New York, USA.
- Huisman, J., Weissing, F.J. (1994) *Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: an elementary model* Ecology 75: 507-520.
- Huisman, J., Arrayás, M., Ebert, U., Sommeijer, B. (2002) *How do sinking phytoplankton species manage to persist?* The American Naturalist 159 (3): 245-254.
- Huisman, J., Sommeijer, B. (2002) *Maximal sustainable sinking velocity of phytoplankton* Marine Ecology Progress Series 244: 39-48.
- Kim, N.J., Suh, I.S., Hur, B.K., Lee, C.G. (2002) *Simple Monodimensional Model for Linear Growth Rate of Photosynthetic Microorganisms in Flat-Plate Photobioreactors* Journal of Microbiology and Biotechnology 12 (6): 962-971.
- King, F.D., Devol, A.H. (1979) *Estimates of vertical eddy diffusion through the thermocline from phytoplankton nitrate uptake rates in the mixed layer of the eastern tropical Pacific* Limnology and Oceanography 24 (4): 645-651.
- Klausmeier, C.A., Litchman, E. (2001) *Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns.* Limnology and Oceanography 46 (8): 1998-2007.
- LI-COR Inc. (2006) *LI-COR Underwater Radiation Sensors Instructor Manual*, Germany.
- Marti, C.L., Imberger, J., Garibaldi, L., Leoni, B. (2016) *Using time scales to characterize phytoplankton assemblages in a deep subalpine lake during the thermal stratification period: Lake Iseo, Italy* Water Resources Research 52: 1762-1780.
- Monod, J. (1955) *Recherches sur la Croissance des Cultures Bactériennes.* Exp. Ann. Biochim. Méd. série XVII, p. 195, Paris: Masson et Cie.
- Ochaeta, G.R. (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* Universidad de San Carlos de Guatemala, Trabajo de graduación presentada para optar al grado de Licenciado en Biología, Guatemala, 2014.
- Priscu, J.C. (1983) *Suspensoid characteristics in subalpine Castle Lake, California II. Optical properties* Archiv für Hydrobiologie 97(4): 425-433.
- Python Software Foundation (2016) *Python Language Reference, version 2.7* Disponible en: <http://www.python.org>
- Quinn, J., de Winter, L., Bradley, T. (2011) *Microalgae bulk growth model with application to industrial scale systems* Bioresource Technology 102: 5083-5092.
- R Core Team 2016 *R: A Language and Environment for Statistical Computing* R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- RBR Global. s.f. *RBR Maestro Instruction Manual*.
- Reynolds, C. (2006) *Ecology of phytoplankton* Cambridge University.
- Scheffer, M. (2004) *The abiotic environment En: Ecology of Shallow Lakes Population and Community Biology Series, Vol 22.* Springer, Dordrecht.
- Skoog, D.A., West, D.M., Holler, J., Crouch, S.R. (2003) *Fundamentals of Analytical Chemistry*, 8th Ed.
- Swift, T.J., Perez-Losada, J., Schladow, S.G., Reuter, J.E., Jassby, A.D., Charles, G.R. (2006) *Water clarity modeling in Lake Tahoe: Linking suspended matter characteristics to Secchi depth* Aquatic Sciences 68 (1): 1-15.
- Terrel, M.M., Fukushima, T., Matsushita, B., Yoshimura, K., Imai, A. (2002) *Long-term light environment variability in Lake Biwa and Lake Kasumigaura, Japan: modeling approach* Limnology 13 (2): 237-252.
- Tilman, D. (1977) *Resources competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach* Ecology 58: 338-348.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure* Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Toledo, M.A. (2013) *Dinámicas de fitoplancton y su relación con factores fisicoquímicos en el Centro-Weiss G, Lago Atitlán desde abril 2010 hasta abril 2012* Universidad del Valle de Guatemala, trabajo de graduación presentado para optar al grado de Licenciada en Bioquímica y Microbiología, Guatemala.
- Yoshiyama, K., Mellard, J.P., Litchman, E., Klausmeier, C.A. (2009) *Phytoplankton Competition for Nutrients and Light in a Stratified Water Column* The American Naturalist, 174 (2): 190-203.
- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology. Lake and river ecosystems* 3rd. Ed. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Zill, D.G. (2009) *Ecuaciones diferenciales con aplicaciones de modelado* 9na edición, Editorial Cenace Learning México, 362 pp.