

## PHYTOPLANCTON DU LÉMAN

### THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2015

PAR

**Frédéric RIMET**

STATION D'HYDROBIOLOGIE LACUSTRE (INRA), BP 511, F - 74203 THONON LES BAINS Cedex

#### **RÉSUMÉ**

*En début de l'année 2015 ce sont les diatomées qui vont dominer le compartiment algal. Il s'agit de taxons indicateurs de milieux brassés et tolérant les faibles luminosités.*

*Ce qui caractérise surtout l'année 2015 c'est un développement massif et précoce d'une algue filamenteuse non-toxique, *Mougeotia gracillima*. Dès le mois de mai, les pêcheurs professionnels français se sont plaints du colmatage de leurs filets par cette algue. Les biomasses maximales sont atteintes le 29 juin. Cette espèce se développe d'habitude plutôt en fin d'été/automne. La précocité de son développement est probablement due à des conditions météorologiques plus clémentes dès le mois de mars. Ceci a favorisé une stratification rapide de la masse d'eau et a permis à *M. gracillima* d'y trouver sa niche écologique et de se développer tôt dans la saison. Cette algue se développe à des profondeurs de 15 m à l'interface entre l'épilimnion et le métalimnion. A partir du mois de juillet, la biomasse algale du phytoplancton et de *M. gracillima* va progressivement diminuer.*

*En fin d'année, plusieurs classes algales vont coexister (*Dinophycées*, *Chrysophycées*, *Cryptophycées*, *Cyanobactéries*), les biomasses de cette période sont proches de celles du début d'année.*

*Pour l'évolution interannuelle sur la période 1974-2015, on observe que 2014 et 2015 ont des biomasses nettement plus élevées (2633 µg/l et 2112 µg/l respectivement pour 2014 et 2015) que les années précédentes et dépassent l'objectif de 1000 µg/l (biomasse annuelle moyenne) fixée par la CIPEL pour le Léman. Bien que ces biomasses soient similaires en termes de quantité, leurs compositions en espèce est très différente. Les facteurs environnementaux expliquant ces différences sont, pour 2014 liés aux crues apportant des espèces caractéristiques de milieux littoraux de faibles profondeurs en zone pélagique, tandis que pour 2015 se sont les températures chaudes du début d'année qui ont favorisé le développement de *M. gracillima*.*

*Enfin, l'indice de Brettum qui évalue le niveau trophique du lac en se basant sur la composition en espèce du phytoplancton, permet de qualifier le lac en état écologique médiocre pour l'année 2015, alors que l'état moyen avec été atteint les années précédentes (classification selon intercalibration lake type).*

## **ABSTRACT**

*At the start of the year in 2015 it was the diatoms which would dominate the algal compartment. It is a matter of taxon indicators from the areas that are mixed and tolerant of low light levels.*

*What particularly distinguishes the year 2015 is a huge, early development of the non-toxic filamentous algae, *Mougeotia gracillima*. Since the month of May, professional French fishermen complained of their nets being clogged up with this algae. Maximum biomasses were reached on 29<sup>th</sup> June. This species normally develops more at the end of summer/in autumn. The precocity of its development should be seen in the context of the fairly mild start of the year and of high temperatures in the month of June. This promoted a rapid stratification of the water body and enabled *M. gracillima* to find its ecological niche within this and to develop early in the season. This algae develops at depths of 15 m at the interface between the epilimnion and the metalimnion. Starting from the month of July, the algal biomasses of phytoplankton and *M. gracillima* would progressively diminish.*

*At the end of the year, many algal classes would co-exist (Dinophyceae, Chrysophyceae, Cryptophyceae, and Cyanobacterias), the biomasses for this period are close to those for the beginning of the year.*

*In terms of interannual development for the period 1974-2015, it is apparent that 2014 and 2015 have biomasses that are clearly higher (263 µg/l and 2112 µg/l, respectively, for 2014 and 2015) than preceding years and exceed the target of 1000 µg/l (average annual biomass) set by CIPEL for Lake Geneva. Although these biomasses may be similar in terms of quantity, their species composition is very different. The environmental factors explaining the differences are, for 2014, associated with floods carrying species characteristic of the shallow littoral environments to the pelagic zone, while for 2015 it was the high temperatures at the beginning of the year which promoted the development of *M. gracillima*.*

*So, the Brettum index which assesses the trophic level of the lake based on the species composition of phytoplankton, makes it possible to classify the lake as being in a mediocre ecological state for the year 2015, whereas an average state had been reached in preceding years (classification according to lake type intercalibration).*

## **1. INTRODUCTION**

Le compartiment phytoplanctonique a fait l'objet d'un suivi durant l'année 2015 à la station SHL2 localisée au centre du Grand Lac entre Evian et Lausanne. Cette étude comporte l'analyse de l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. Différentes métriques, telles que la diversité (indice de Shannon, Weaver & Shannon 1949), les groupes fonctionnels de Reynolds et al. (2002), ainsi que l'indice trophique de Brettum (1989), ont été calculés sur toute la série chronologique (1974-2015). Les concentrations en chlorophylle *a* et la production phytoplanctonique font l'objet d'un chapitre séparé.

## **2. METHODES**

Pour le Grand Lac, le phytoplancton a été récolté de janvier à décembre 2015 dans les 18 premiers mètres de la colonne d'eau à l'aide d'une cloche intégratrice d'eau brute (Pelletier & Orand 1978 a et b). Ces prélèvements ont été effectués une fois par mois en janvier, février, juillet, septembre, novembre et deux fois par mois pour les autres mois de l'année. Au final, 19 campagnes ont été menées en 2015.

Les échantillons d'eau brute sont fixés au Lugol ; puis des sous-échantillons d'un volume de 25 mL sont prélevés et mis à sédimenter. Les examens qualitatifs et quantitatifs se font au microscope inversé selon la technique Utermöhl (1958), méthode maintenant normalisée au niveau français et européen (Afnor 2006). Les résultats des biomasses algales sont exprimés en µg/L. Le détail des protocoles est donné dans Druart & Rimet (2008), il est téléchargeable sur le site <http://www.dijon.inra.fr/thonon>.

Différentes métriques ont été calculées à partir des listes floristiques :

- la biomasse des classes algales (sensus Bourelly 1972, 1981, 1985),
- la biomasse des taxons dominants, la biomasse des classes de tailles (micro et nanophytoplancton),
- la diversité phytoplanctonique (indice de Shannon),
- les groupes fonctionnels (ou guildes écologiques) selon Reynolds *et al.* (2002),
- un indice de qualité trophique (Indice de Brettum calculé selon Kaiblinger *et al.*, 2009).

### 3. RESULTATS

#### 3.1 EVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2015

##### 3.1.A. Evolution des classes d'algues et des taxons dominants

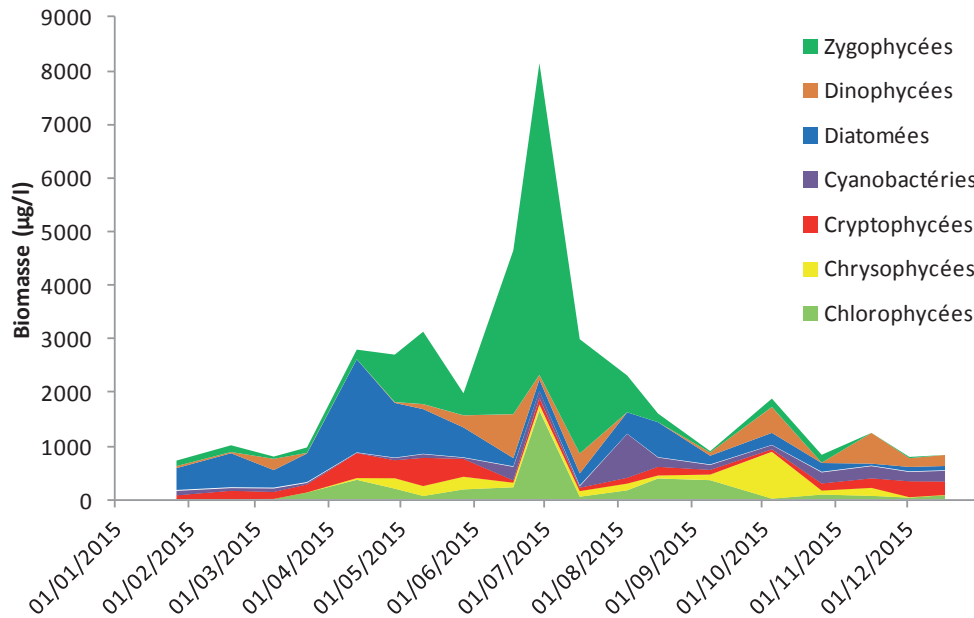


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensus Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2015.

Figure 1 : Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensus Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva (SHL 2) during 2015.

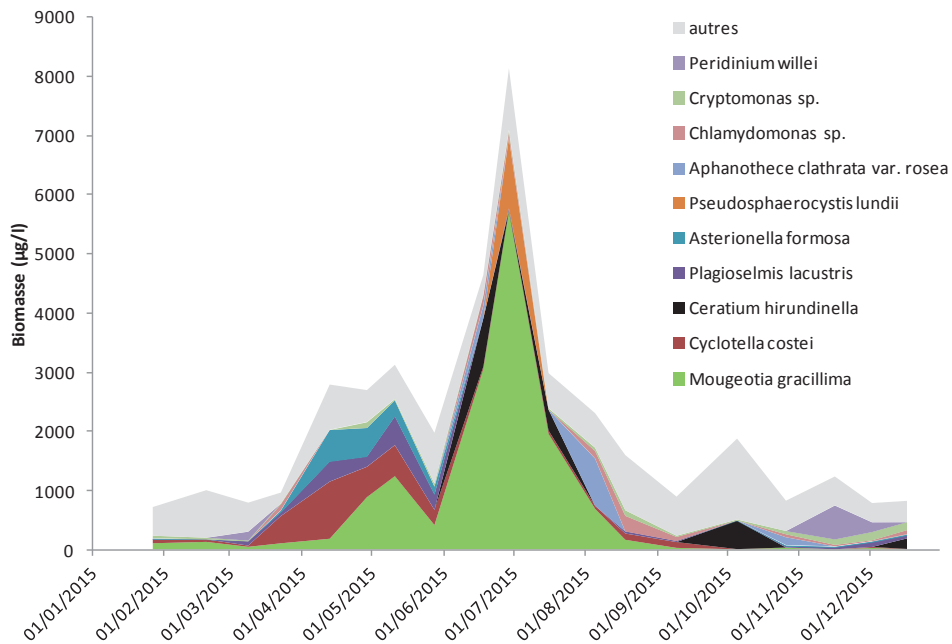


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2015.

Figure 2 : Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva (SHL 2) during 2015.

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2015 (figures 1 et 2) :

- Une phase hivernale (27 janvier au 23 mars), avec des biomasses faibles, dominées par les diatomées. Plusieurs espèces de diatomées sont dominantes à cette période : des centriques (*Cyclotella costei*, *Stephanodiscus neoastraea*), des centriques filamenteuses (*Aulacoseira islandica* spp. *helvetica*) indicatrices de milieux brassés et tolérant les faibles intensités lumineuses et également des pennées formant des colonies en zig-zag (*Tabellaria flocculosa*) classiquement observée en période hivernale (Rimet et al. 2009).
- Une phase printanière (13 avril au 28 mai) : la biomasse algale augmente fortement entre la phase hivernale et la phase printanière (la biomasse double, voire triple). En début de cette phase, ce sont les diatomées centriques (*Cyclotella costei*) qui dominent le compartiment, il s'agit d'une espèce indicatrice de milieux brassés et relativement pauvre en nutriments.

La biomasse de cette espèce décroît en faveur de *Mougeotia gracillima*. Il s'agit d'une Zygothécée filamenteuse qui en règles générales, dans le Léman, se développe plutôt en fin d'été/automne à des profondeurs de 15 m (Tapolczai et al. 2015). Pour l'année 2015, le développement est précoce, et des plaintes des pêcheurs professionnels français ont été collectées dès le mois de mars puisque leurs filets étaient colmatés par cette algue. Ce colmatage entraîne une gêne importante puisque les captures de poissons sont fortement réduites.

- Une phase estivale (18 juin au 16 juillet), largement dominé par *Mougeotia gracillima*. Des biomasses maximales ont été observées le 29 juin, avec 8125 µg/l, dont 5719 µg/l composé uniquement de *M. gracillima*. Cette biomasse est la 11ème plus élevée enregistrée sur toute la chronique pour *M. gracillima*. On peut donc qualifier ce développement de bloom. Ce qui caractérise le bloom de *M. gracillima* pour l'année 2015 c'est sa précocité.

Cette algue filamenteuse non-toxique, présente régulièrement des développements massifs dans le Léman (2001, 2007, 2009, cf. Tapolczai et al. 2015). Les raisons de ses forts développements sont liées à plusieurs facteurs environnementaux. Il faut tout d'abord que la masse d'eau soit bien stratifiée thermiquement, ensuite que les couches de surface (entre 0 et 10 mètres soient bien transparentes) et que les couches d'eau plus profondes (en dessous de 10-15 mètres) soient riches en nutriments. *Mougeotia gracillima* se développe alors à l'interface de ces deux couches, entre 10 et 15 mètres de profondeur.

Ces conditions sont habituellement rencontrées en fin d'été, début d'automne. Mais pour l'année 2015, ce croisement de facteurs s'est réuni de manière très précoce. En effet, le printemps cléments ainsi que le mois de juin chaud ont favorisés une bonne stratification de la masse d'eau (cf. rapport physico-chimie et profil de température au 29/06/2015).

- Une phase de fin d'été (5 août au 9 septembre) : la biomasse du phytoplancton et de *Mougeotia gracillima* diminuent fortement à cette période. On note des biomasses importantes d'*Achnanthes catenatum*, diatomées indicatrice de milieu de profondeur à cette période, ainsi que d'*Aphanotece clathrata* var. *rosea*, Cyanobactérie non-toxique formant des colonies mucilagineuses.
- Une phase automnale (5 octobre au 17 décembre) : la biomasse à cette période est assez homogène et proche de celle du début de l'année. Plusieurs classes algales vont co-dominer la biomasse du compartiment algal : les Dinophycées (25% de la biomasse en moyenne), les Chrysophycées (20%), les Cryptophycées (16%) et les Cyanobactéries (16%).

### 3.1.B. Evolution du micro et du nanophytoplancton

Les taxons nanophytoplanctoniques ont une longueur inférieure à 20  $\mu\text{m}$  et un biovolume inférieur à 10 000  $\mu\text{m}^3$ , ceux du microphytoplancton une longueur supérieure à 20  $\mu\text{m}$  et/ou un biovolume supérieur à 10 000  $\mu\text{m}^3$ .

La figure 3 présente la dynamique de ces deux compartiments dans le Grand Lac pour l'année 2015.

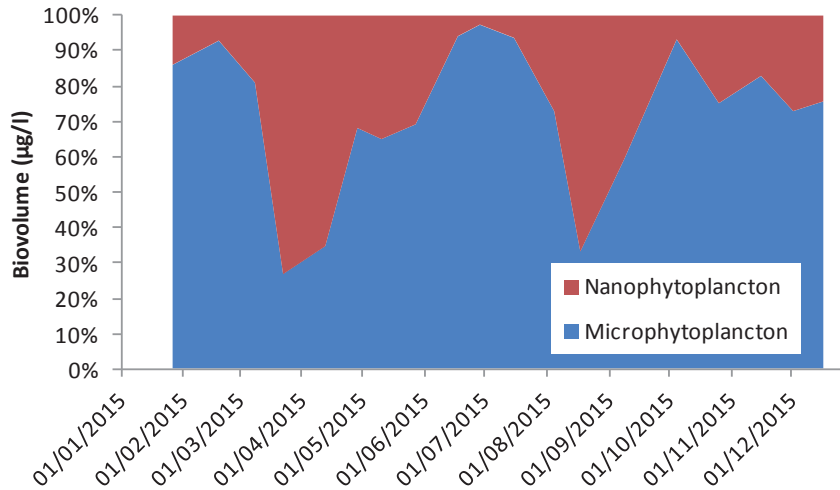


Figure 3 : Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2015.

Figure 3 : Changes in biomass per size class in the Lake Geneva (SHL 2) in 2015.

Pour l'année 2015, le microphytoplancton domine largement la biomasse toute l'année (en général plus de 70% de la biomasse), sauf du 23 mars au 13 avril, ainsi que le 18 août.

### 3.2 EVOLUTION INTERANNUELLE

#### 3.2.A. Evolution des classes d'algues

La figure 4 présente l'évolution interannuelle des principales classes d'algues (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac.

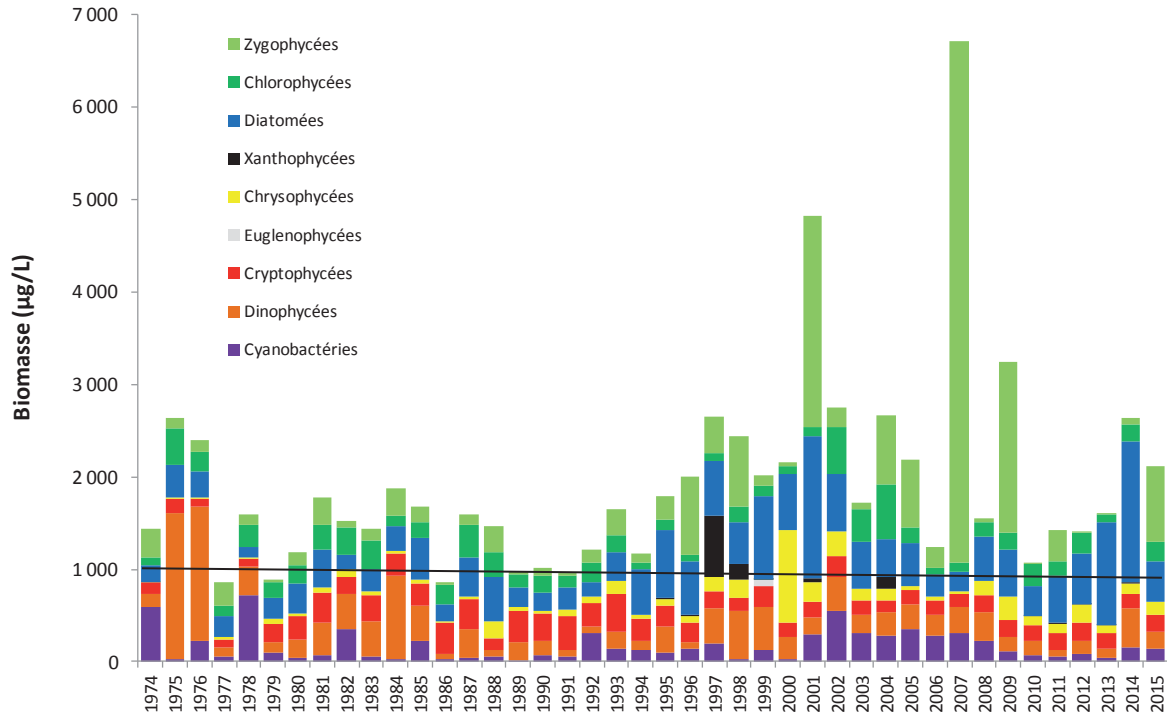


Figure 4 : Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac. La CIPEL a fixé à 1000 µg/l la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser pour le Léman.

Figure 4 : Inter-annual change in annual mean biomass of phytoplankton groups in Upper Lake Geneva. The CIPEL aimed not exceed the average annual biomass of 1000 µg/l in the Léman.

Pour le Grand Lac, l'année 2015 présente des biomasses proches de 2014 et nettement supérieures à celles des années précédentes (2010-2013). Il faut souligner que, même si les biomasses sont proches, la composition de la biomasse de 2015 est très différente de 2014. Le bloom observé en 2014 est lié aux fortes biomasses de *Ulnaria acus* (mois d'août), diatomées pennée indicatrice de milieu de faible profondeur ; ce bloom a été relié à l'impact de crues apportant des diatomées de la zone littorale en milieu pélagique. Les fortes biomasses de 2015 sont à relier à la présence *Mougeotia gracillima* qui a une écologie très différente : l'hypothèse la plus probable pour expliquer le bloom de 2015 réside dans la douceur des températures du début d'année qui a permis à cette algue filamenteuse de se développer.

### 3.2.B Evolution de la diversité

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2015. Pour chaque prélèvement, l'indice de Shannon est calculé. Un indice moyen pour chaque mois est calculé, puis à partir de ces indices mensuels, un indice annuel moyen est calculé, ainsi que le 10e et 90e centile. L'évolution de ces valeurs de 1974 à 2015 est donnée sur la figure 5.

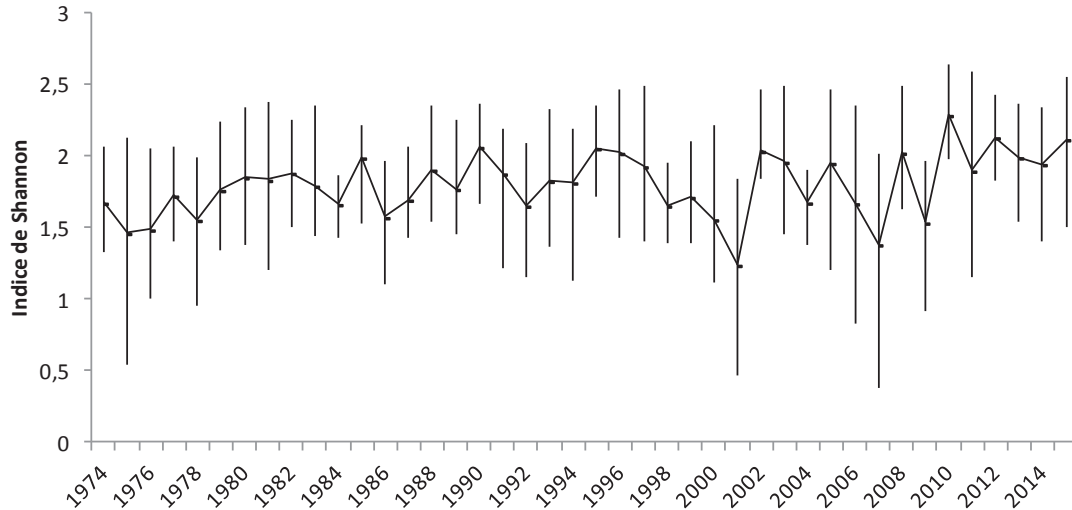


Figure 5 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon. La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale 10e et 90e centile.

Figure 5 : Interannual evolution of Shannon's diversity index. The line represents changes in the average, the extremities of the vertical bar (THE?) 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentile.

La diversité peut être un indicateur de niveau en nutriment en milieu aquatique, des relations sont régulièrement établies entre diversité et concentration en nutriments (ex. Russel-Hunter 1970, Schelske & Stoermer 1971). Cependant, on observe une relative stabilité de l'indice.

Certaines années récentes (2001, 2007 et 2009), présentent de faibles diversités : ceci correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* qui a dominé fortement le peuplement phytoplanctonique ces années. L'année 2015 ne présente pas de faible diversité, malgré un bloom de *Mougeotia gracillima* car ce bloom a été de plus courte durée (1 mois en demi avec des biomasses supérieures à 100 µg/l, contre 7 à 3 mois pour les autres années), ce qui fait moins ressentir son effet sur la diversité à l'échelle annuelle.

### 3.2.C. Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum

L'état trophique des lacs peut aussi être évalué à partir d'indices basés sur la composition taxonomique et la biomasse phytoplanctonique. Une étude (Kaiblinger 2008, Kaiblinger *et al.* 2009) a montré que l'indice de Brettum (1989) est bien adapté pour évaluer le niveau trophique des grands lacs alpins. Cet indice donne pour 133 taxons leur préférence par rapport à une concentration en phosphore. Plus cet indice est élevé plus l'état trophique est faible.

La figure 6 présente l'évolution de cet indice pour le Grand Lac. Les limites de classes de qualités écologiques sont reprises de l'exercice d'intercalibration européen de Wolfram *et al.* (2007).

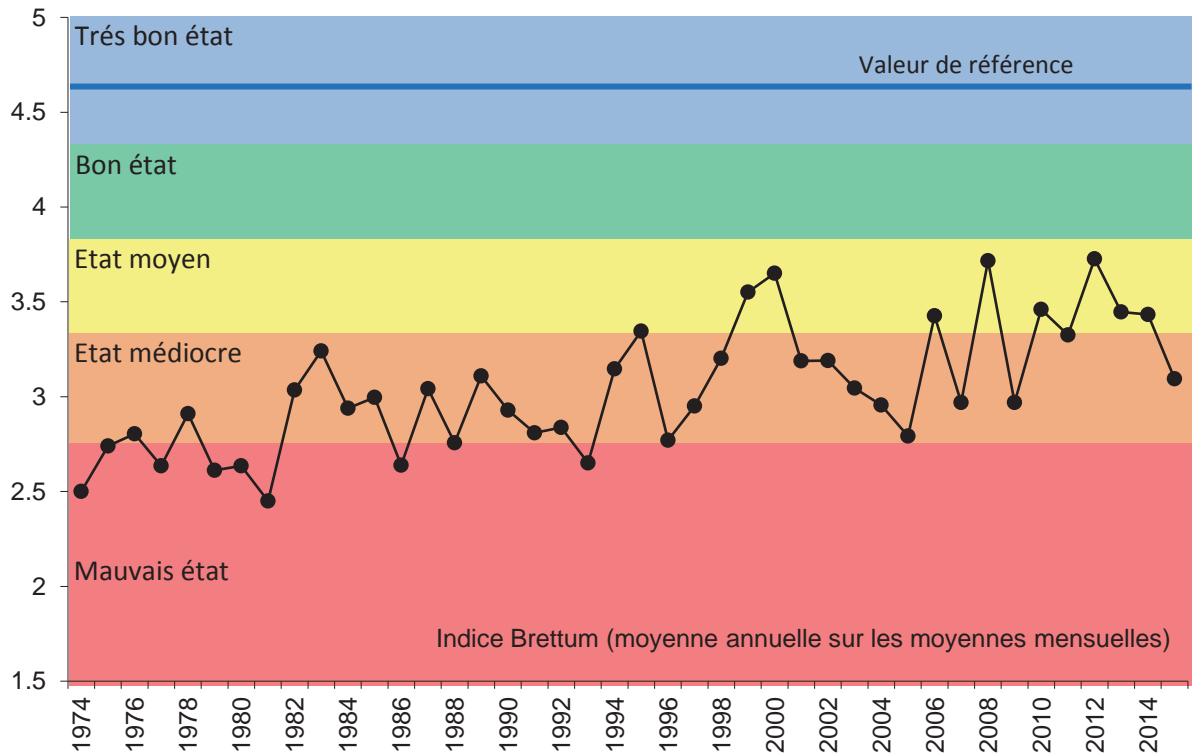


Figure 6 : Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac. Les valeurs des limites de classes de qualité écologiques correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram et al. 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman.

Figure 6 : Inter-annual changes in the values of Brettum index. Classes boundaries of the ecological quality are taken from lakes type L-AL-3 (Large alpine lakes) according to the intercalibration lake type (Wolfram et al. 2007). The CIPEL fixed to 4 the objectif to acheive for the Léman.

Pour le Grand Lac, globalement une amélioration de la qualité des eaux est observable depuis 1974 (Figure 6). Entre 1974 et 1980 le lac était eutrophe selon l'indice de Brettum. L'indice présente une hausse, indiquant une amélioration de l'état trophique.

Cependant, l'année 2015 présente une valeur nettement plus faible que les 5 années précédentes. Ceci est lié au bloom de *Mougeotia gracillima* et à l'écologie de cette espèce considérée comme indicatrice de milieux riches en nutriments (30 à 60 µg/L de Ptot).



### 3.2.D. Evolution des groupes fonctionnels

La dynamique interannuelle de certains groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002) est donnée à la figure 7. L'annexe 1 donne les différents groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002).

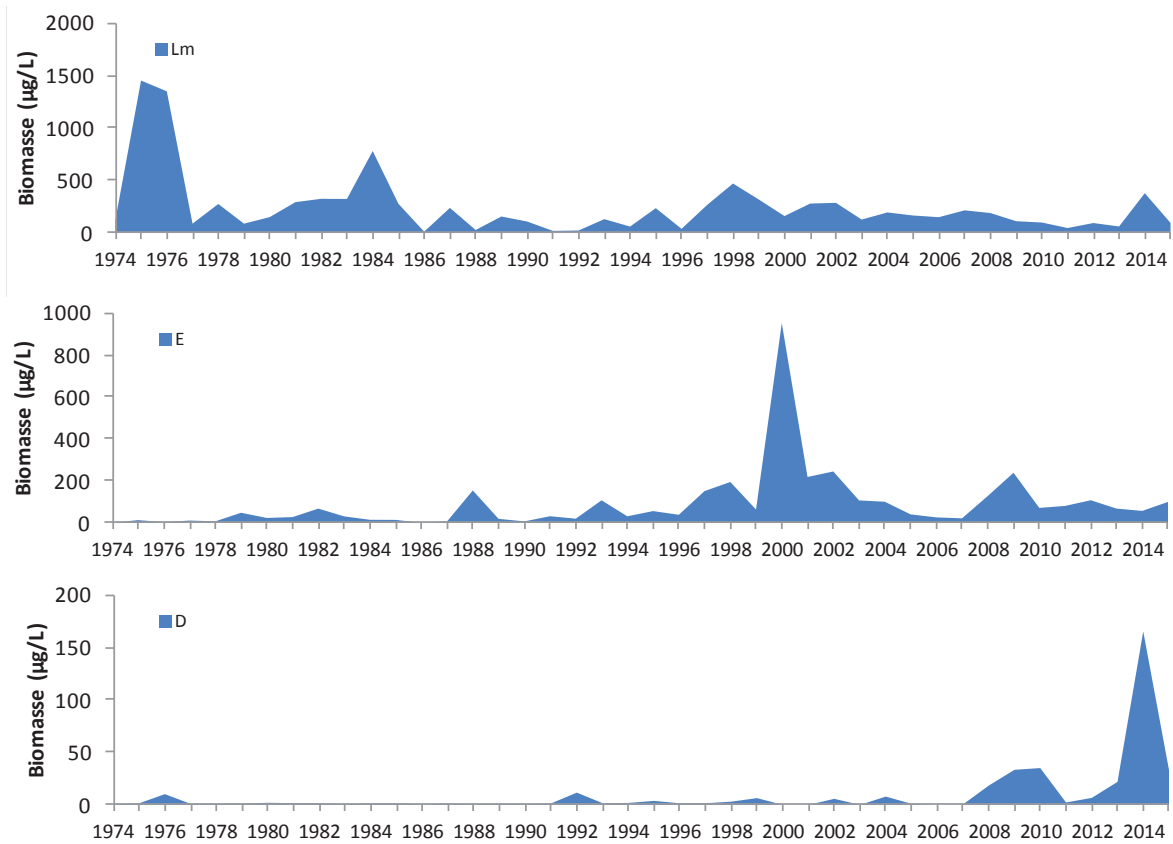


Figure 7: Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds et al. (2002).

Figure 7 : Long-term changes in annual biomass of functional groups Lm,E and D identified according to Reynolds et al. (2002)

Les différents groupes fonctionnels de Reynolds sont présentés dans l'annexe 1.

Le groupe Lm rassemble les taxons caractéristiques des épilimnions eutrophes bien stratifiés. On observe une raréfaction de sa biomasse de l'année 1974 à l'année 2015 (figure 7). Le groupe E, qui rassemble des taxons caractéristiques des milieux oligotrophes, présente une dynamique inverse (figure 7). Ces dynamiques indiquent une ré-oligotrophisation de la masse d'eau.

Le groupe D rassemble les taxons indicateurs (dont *Ulnaria acus*, *Achnanthydium catenatum*) des milieux turbides/faible profondeur selon Reynolds et al. (2002). On observe une augmentation de leur biomasse dans les années récentes.

## BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR, 2006. NF EN 15204. Qualité de l'eau - Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). Afnor: 41 pp.
- Bourrelly, P., 1972. Les Algues d'eau douce, Tome I: Les Algues vertes. 1-572pp.
- Bourrelly, P., 1981. Les Algues d'eau douce, Tome II: Les Algues jaunes et brunes. 1-517pp.
- Bourrelly, P., 1985. Les Algues d'eau douce, Tome III: Les Algues bleues et rouges. 1-606pp.
- Brettum, P., 1989. Algen als Indikatoren für die Gewässerqualität in norwegischen Binnenseen. Norsk Institutt for vannforskning NIVA, Norway: 102 pp.
- Druart, J.C. & Rimet F., 2008. Protocoles d'analyse du phytoplancton de l'INRA : prélèvement, dénombrement et biovolumes. INRA Thonon, Rapport SHL 283 – 2008, 96 pp.
- Kaiblinger, K., 2008. Water quality assessment in lakes with special focus on Phytoplankton indices used within the EU Water Framework Directive (WFD). Rapport I.L. 277/08, DEC0470, INRA Thonon, France: 45 pp.
- Kaiblinger, C., Anneville, O., Tadonleke, R., Rimet, F., Druart, J. C., Guillard, J. & Dokulil, M. T. 2009. Central European water quality indices applied to long-term data from peri-alpine lakes: test and possible improvements. *Hydrobiologia* 633: 67-74.
- Pelletier, J. P. & Orand, A., 1978a. Appareil de prélèvement d'un échantillon dans un fluide. Brevet d'invention 76.08579.
- Pelletier, J. P. & Orand, A., 1978b. Bouteille à prélèvement intégré - Mode d'emploi. INRA Thonon, France: 9 pp.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. 2002. Toward a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* 24: 417-428.
- Russel-Hunter, 1970, Aquatic productivity, New-York.
- Schelske and E. F. Stoermer, 1971, Eutrophication, silica depletion, and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science* 173 : 423-424.
- Tapolczai K., Anneville O., Padisak J., Salmaso N., Morabito G., Zohary T., Tadonleke R., Rimet F., 2015. Occurrence and mass development of *Mougeotia* spp. (Zygnemataceae) in large, deep lakes. *Hydrobiologia*, 745: 17-29.
- Utermohl, H., 1958. Zür Vervollkommung der quantitative Phytoplankton Methodik. *Mitt. Internat. Ver. Theor. Anqew. Limnol.* 9: 1-38.
- Weaver, W. & Shannon, C. E., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana, Illinois University of Illinois Press.
- Wolfram, G., Dokulil, M., Pall, K., Reichmann, M., Schulz, L., Argillier, C., de Bortoli, J., Martinez, J. P., Rioury, C., Hoehn, E., Riedmuller, U., Schaumburg, J., Stelzer, D., Buzzi, F., Dalmiglio, A., Morabito, G., Marchetto, A., Remec-Rekar, S. & Urbanic, G., 2007. Intercalibration Exercise, Technical Report + Annexes, Alpine GIG (Lakes). Vienna - Ispra.

Tableau 1 : Définition des groupes fonctionnels selon Reynolds et al. (2002).

Table 1 : Definition of functional groups according to Reynolds *et al.* (2002).

Table I: Trait-separated functional groups of phytoplankton (updated from Reynolds, 1997)

Codon	Habitat	Typical representatives	Tolerances	Sensitivities
A	Clear, often well-mixed, base poor, lakes	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>	Nutrient deficiency	pH rise
B	Vertically mixed, mesotrophic small-medium lakes	<i>Aulacoseira subarctica</i> <i>Aulacoseira islandica</i>	Light deficiency	pH rise, Si depletion stratification
C	Mixed, eutrophic small-medium lakes	<i>Asterionella formosa</i> <i>Aulacoseira ambigua</i> <i>Stephanodiscus rotula</i>	Light, C deficiencies	Si exhaustion stratification
D	Shallow, enriched turbid waters, including rivers	<i>Synedra acus</i> <i>Nitzschia spp</i> <i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Flushing	nutrient depletion
N	mesotrophic epilimnia	<i>Tabellaria</i> <i>Cosmarium</i> <i>Staurodesmus</i>	Nutrient deficiency	stratification pH rise
P	eutrophic epilimnia	<i>Fragilaria crotonensis</i> <i>Aulacoseira granulata</i> <i>Closterium aciculare</i> <i>Staurastrum pingue</i>	Mild light and C deficiency	stratification Si depletion
T	deep, well-mixed epilimnia	<i>Geminella</i> <i>Mougeotia</i> <i>Tribonema</i>	Light deficiency	Nutrient deficiency
S1	turbid mixed layers	<i>Planktothrix agardhii</i> <i>Limnithrix redekei</i> <i>Pseudanabaena</i>	highly light deficient conditions	flushing
S2	shallow, turbid mixed layers	<i>Spirulina</i> <i>Arthrospira</i> <i>Raphidiopsis</i>	light deficient conditions	flushing
S <sub>N</sub>	warm mixed layers	<i>Cylindrospermopsis</i> <i>Anabaena minutissima</i>	light, nitrogen-deficient conditions	flushing
Z	clear, mixed layers	<i>Synechococcus</i> prokaryote picoplankton	low nutrient	light deficiency grazing
X3	shallow, clear, mixed layers	<i>Koliella</i> <i>Chrysococcus</i> eukaryote picoplankton	low base status	mixing, grazing
X2	shallow, clear mixed layers in meso-eutrophic lakes	<i>Plagioselmis</i> <i>Chrysochromulina</i>	stratification	mixing, filter feeding
X1	shallow mixed layers in enriched conditions	<i>Chlorella</i> , <i>Ankyra</i> <i>Monoraphidium</i>	stratification	nutrient deficiency filter feeding
Y	usually, small, enriched lakes	<i>Cryptomonas</i>	low light	phagotrophs!
E	usually small, oligotrophic, base poor lakes or heterotrophic ponds	<i>Dinobryon</i> <i>Mallomonas</i> ( <i>Synura</i> )	low nutrients (resort to mixotrophy)	CO <sub>2</sub> deficiency
F	Clear epilimnia	colonial Chlorophytes e.g. <i>Botryococcus</i> <i>Pseudosphaerocystis</i> <i>Coenochloris</i> <i>Oocystis lacustris</i>	low nutrients high turbidity	?CO <sub>2</sub> deficiency

Table I: continued

Codon	Habitat	Typical representatives	Tolerances	Sensitivities
G	Short, nutrient-rich water columns	<i>Eudorina</i> <i>Volvox</i>	high light	nutrient deficiency
J	shallow, enriched lakes ponds and rivers	<i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i> <i>Scenedesmus</i> <i>Golenkinia</i>		settling into low light
K	short, nutrient-rich columns	<i>Aphanothece</i> <i>Aphanocapsa</i>		deep mixing
H1	dinitrogen-fixing Nostocaleans	<i>Anabaena flos-aquae</i> <i>Aphanizomenon</i>	low nitrogen low carbon,	mixing, poor light, low phosphorus
H2	dinitrogen-fixing Nostocaleans of larger mesotrophic lakes	<i>Anabaena lemmermanni</i> <i>Gloeotrichia echinulata</i>	low nitrogen	mixing, poor light,
U	summer epilimnia	<i>Uroglena</i>	low nutrients	CO <sub>2</sub> deficiency
L <sub>0</sub>	summer epilimnia in mesotrophic lakes	<i>Peridinium</i> <i>Woronichinia</i> <i>Merismopedia</i>	segregated nutrients	prolonged or deep mixing
L <sub>M</sub>	summer epilimnia in eutrophic lakes	<i>Ceratium</i> <i>Microcystis</i>	very low C,	mixing, poor stratification light
M	dielly mixed layers of small eutrophic, low latitude lakes	<i>Microcystis</i> <i>Sphaerocavum</i>	high insolation	flushing, low total light
R	metalimnia of mesotrophic stratified lakes	<i>P. rubescens</i> <i>P. mougeotii</i>	low light, strong segregation	instability
V	metalimnia of eutrophic stratified lakes	<i>Chromatium</i> , <i>Chlorobium</i>	very low light, strong segregation	instability
W1	small organic ponds	Euglenoids, <i>Synura</i> <i>Gonium</i>	high BOD	grazing
W2	shallow mesotrophic lakes	bottom-dwelling <i>Trachelomonas</i>	?	?
Q	small humic lakes	<i>Gonyostomum</i>	high colour	?