

PHYTOPLANKTON DU LÉMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2018

PAR

Frédéric RIMET

INRA-UMR/CARTELE, CS 50 511, F - 74203 THONON LES BAINS Cedex

RÉSUMÉ

En 2018, 20 campagnes de prélèvements ont été effectuées à la station SHL2 du Léman afin d'analyser l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. L'année se caractérise par une période allant du printemps à l'été pendant laquelle *Mougeotia gracillima*, une algue filamenteuse qui se développe à 15-20 m de profondeur dans le métalimnion, domine le peuplement. La proportion d'algues indicatrices de milieux eutrophes (plusieurs espèces de Chlorophycées) est également importante. En fin d'été, *Mougeotia gracillima* laisse la place à une autre algue filamenteuse, *Planktothrix rubescens*, qui est une cyanobactérie potentiellement toxique. Ses biomasses restent cependant inférieures aux seuils d'alerte sanitaires définis par l'OMS. Elle se maintient jusqu'en fin d'année avec d'autres espèces de diatomées indicatrices de milieux de faible profondeur (*Achnanthydium catenatum*, *Ulnaria acus*).

La biomasse annuelle moyenne de 2018 (1582 µg/L) est proche de celle de 2017 et reste relativement élevée par rapport à la chronique observée depuis 1974. L'objectif de la CIPEL de maintenir une biomasse du phytoplancton basse (<1000 µg/L) n'est pas atteint. On remarque que la proportion de la biomasse représentée par des taxons indicateurs de faibles profondeurs est de plus en plus importante et est probablement liée à des épisodes de pluies intenses. D'autre part, la proportion des taxons indicateurs de milieux oligotrophes est plus élevée que dans les années 1970-80, mais demeure stable depuis une dizaine d'années.

Enfin, l'indice de Brettum qui évalue le niveau trophique du lac en se basant sur la composition en espèces du phytoplancton, permet de qualifier l'état écologique du lac de médiocre pour l'année 2018 (classification selon intercalibration lake type). Cet indice montre un lent retour depuis 1974 vers un état plus oligotrophe.

ABSTRACT

In 2018, 20 sampling campaigns were carried out at the SHL2 station on Lake Geneva to analyze how phytoplankton were evolving both qualitatively and quantitatively. The year is characterized by a period from spring to summer during which the filamentous algal species *Mougeotia gracillima*, which develops at a depth of 15–20 m in the metalimnion, dominated colonization. The proportion of algal indicators in eutrophic environments (several species of Chlorophyceae) was also high. At the end of summer, *M. gracillima* gave way to another filamentous algae, *Planktothrix rubescens*, a potentially toxic cyanobacterium. Its biomasses remained under the WHO-defined health warning thresholds. This algae persisted until the end of the year with other species of shallow-water indicator diatoms (*Achnanthydium catenatum*, *Ulnaria acus*).

The mean annual biomass in 2018 (1582 µg/L) was near that of 2017 and remained relatively high compared to the records since 1974. CIPEL's objective of maintaining a low phytoplankton biomass (<1000 µg/L) has not been attained. It can be noted that the proportion of the biomass represented by shallow-water indicator taxa was increasingly high, which is probably related to episodes of intense rainfall. On the other hand, the proportion of taxa that are indicators of oligotrophic environments was higher than in the 1970s–1980s but has remained stable over the last decade.

Finally, the Brettum Index, which assesses the lake's trophic level based on the composition in phytoplankton species, qualified the ecological state of the lake as mediocre for 2018 (classification according to the intercalibration lake type). This index shows a slow return toward a more oligotrophic state since 1974.

1. INTRODUCTION

Le compartiment phytoplanctonique a fait l'objet d'un suivi durant l'année 2018 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 (1974-2018). Les concentrations en chlorophylle *a*, la production phytoplanctonique et les picocyanobactéries font l'objet de chapitres séparés.

2. METHODES

Pour le Grand Lac, le phytoplancton a été récolté de janvier à décembre 2018 dans les 18 premiers mètres de la colonne d'eau à l'aide d'une cloche intégratrice d'eau brute (Cloche IWS). Ces prélèvements ont été effectués une fois par mois en janvier, février, juin, août et décembre, trois fois en juillet et deux fois par mois pour les autres mois de l'année. Au total, 20 campagnes ont été menées en 2018. Pour équilibrer les calculs des moyennes mensuelles, étant donné que 3 prélèvements ont été effectués en juillet (2, 17 et 30), les prélèvements ayant été faits le 2 et 17 ont été utilisés pour le calcul de la moyenne mensuelle de juillet, les prélèvements du 30 juillet et 22 août ont été utilisés pour calculer la moyenne mensuelle du mois d'août.

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),
- un indice de qualité trophique (Indice de Brettum calculé selon Kaiblinger *et al*, 2009),
- les groupes fonctionnels (ou guildes écologiques) selon Reynolds *et al*. (2002).

3. RESULTATS

3.1 EVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2017

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

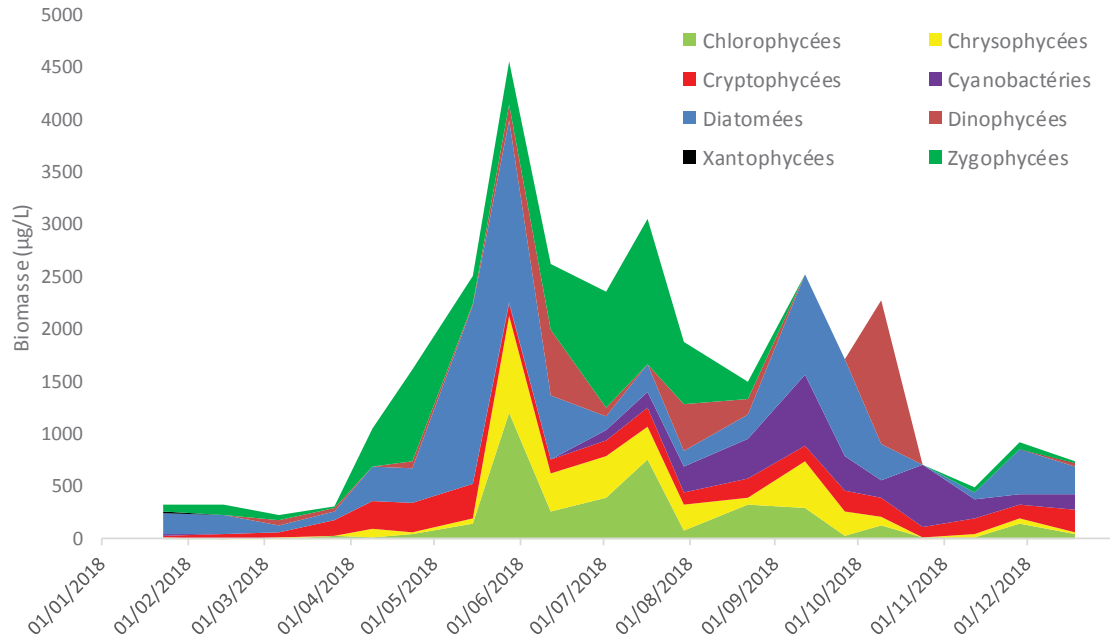


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2018.

Figure 1 : Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva during 2017.

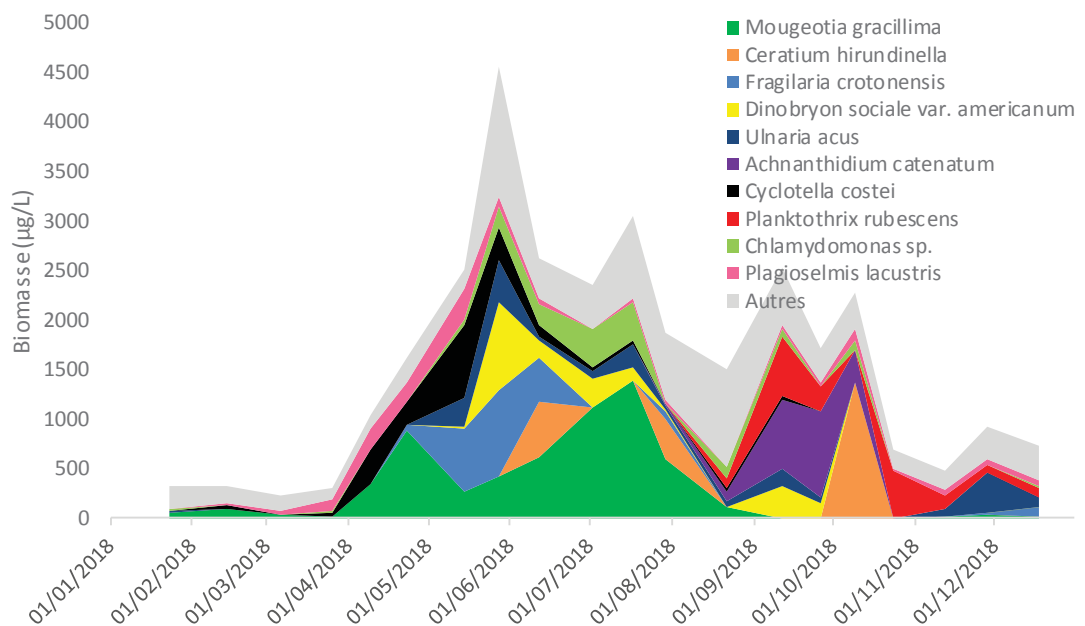


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2018.

Figure 2: Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva during 2018.

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2018 (figures 1 et 2) :

- Une **phase hivernale** (23 janvier au 26 mars), avec des biomasses faibles, dominées à la fois par des diatomées et des Zygothécées. Les diatomées dominant le compartiment sont essentiellement des Diatomées pennées, avec *Diatoma elongatum* et dans une moindre mesure *Ulnaria acus*. Il s'agit de deux taxons observés dans le plancton mais également dans le benthos (Krammer & Lange-Bertalot 1991). Leur présence peut être expliquée par de fortes pluies drainant du benthos vers le pelagos. Des diatomées centriques unicellulaires présentent aussi des biomasses relativement importantes (*Cyclotella costei*, *Stephanodiscus alpinus*). Elles sont typiques du plancton des lacs brassés riches en nutriments et en silice durant la période hivernale (e.g. Padisak et al. 2009). La présence de la Zygothécée filamenteuse *Mougeotia gracillima* est moins habituelle, puisqu'elle préfère les milieux stratifiés, à l'interface entre l'épi et l'hypolimnion (Tapolczai et al. 2015).
- Une **phase printanière** et estivale (9 avril au 22 août) : pendant cette phase, la biomasse augmente progressivement pour atteindre une valeur maximale le 28 mai (4561 µg/L) (même cinétique pour la production primaire). Pendant cette période, *Mougeotia gracillima* (Zygothécées) est omniprésente et représente 1/3 de la biomasse. La présence de nombreuses espèces de Chlorophycées est observée avec des biomasses assez importantes. Certaines de ces espèces sont indicatrices de milieux très eutrophes (*Chlamydomonas sp.*, *Eudorina elegans*) et d'autres de milieux méso-eutrophes (*Dictyosphaerium pulchellum*, *Micractinium pusillum*) (cf. Padisak et al. 2009). Les Chrysophycées (classe algale composé principalement de taxons indicateurs de milieux oligotrophes), qui habituellement pendant cette période de l'année présentent des biomasses relatives assez élevées, sont assez faiblement représentées en 2018. Enfin, des diatomées pennées (*Fragilaria crotonensis*) présentent des biomasses également importantes et indiquent que le milieu est bien stratifié.
- Une **phase automnale** (12/09 au 24/10) : la composition du peuplement phytoplanctonique change brutalement à cette période. *Mougeotia gracillima* disparaît et laisse place à une autre algue filamenteuse, *Planktothrix rubescens*, qui est une cyanobactérie potentiellement toxique. Elle se développe dans le même type de milieu que *Mougeotia gracillima*, c'est-à-dire dans le métalimnion. Une diatomée pennée, indicatrice de milieux de faible profondeur (Padisak et al. 2009) va dominer le compartiment : *Achnanthydium catenatum*. Pendant cette phase, la biomasse reste relativement élevée (environ 2000 µg/L).
- Une **phase hivernale** (12/11 au 18/12) : la biomasse diminue. *Planktothrix rubescens* présente des biomasses relatives importantes pendant cette période. Elle est accompagnée d'une diatomée pennée, *Ulnaria acus*, indicatrice de milieux de faible profondeur (Padisak et al. 2009).

3.1.B. Evolution du micro et du nanophytoplancton

Les taxons nanophytoplanctoniques ont une longueur inférieure à 20 μm et un biovolume inférieur à 10'000 μm^3 , ceux du microphytoplancton une longueur supérieure à 20 μm et/ou un biovolume supérieur à 10'000 μm^3 .

La figure 3 présente la dynamique de ces deux compartiments dans le Grand Lac pour l'année 2018.

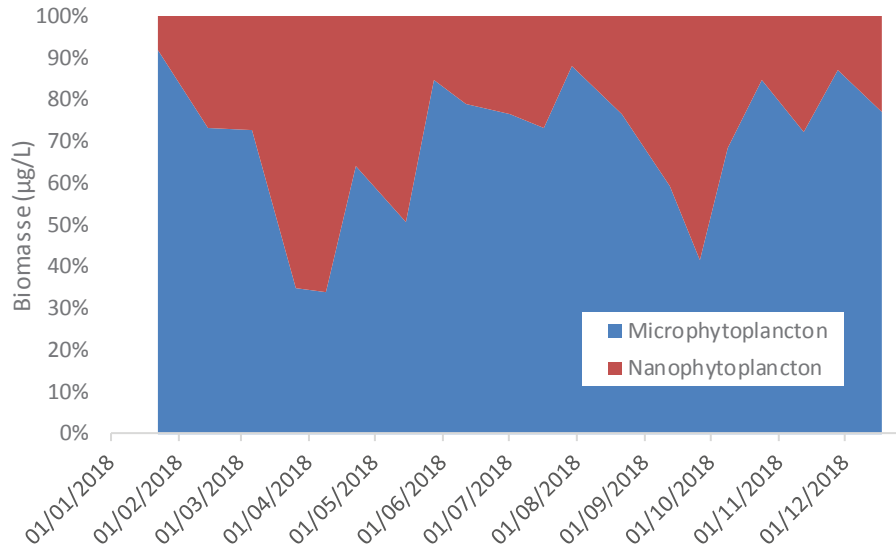


Figure 3 : Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2018.

Figure 3 : Changes in biomass per size class in the Lake Geneva (SHL 2) in 2018.

Pour l'année 2018, le microphytoplancton domine la biomasse toute l'année (en général plus de 69% de la biomasse), sauf du 26 mars au 9 avril (soit sensiblement la même période que 2017), et également dans une moindre mesure le 26 septembre (41% de la biomasse).

3.2 EVOLUTION INTERANNUELLE

3.2.A. Evolution des classes d'algues

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

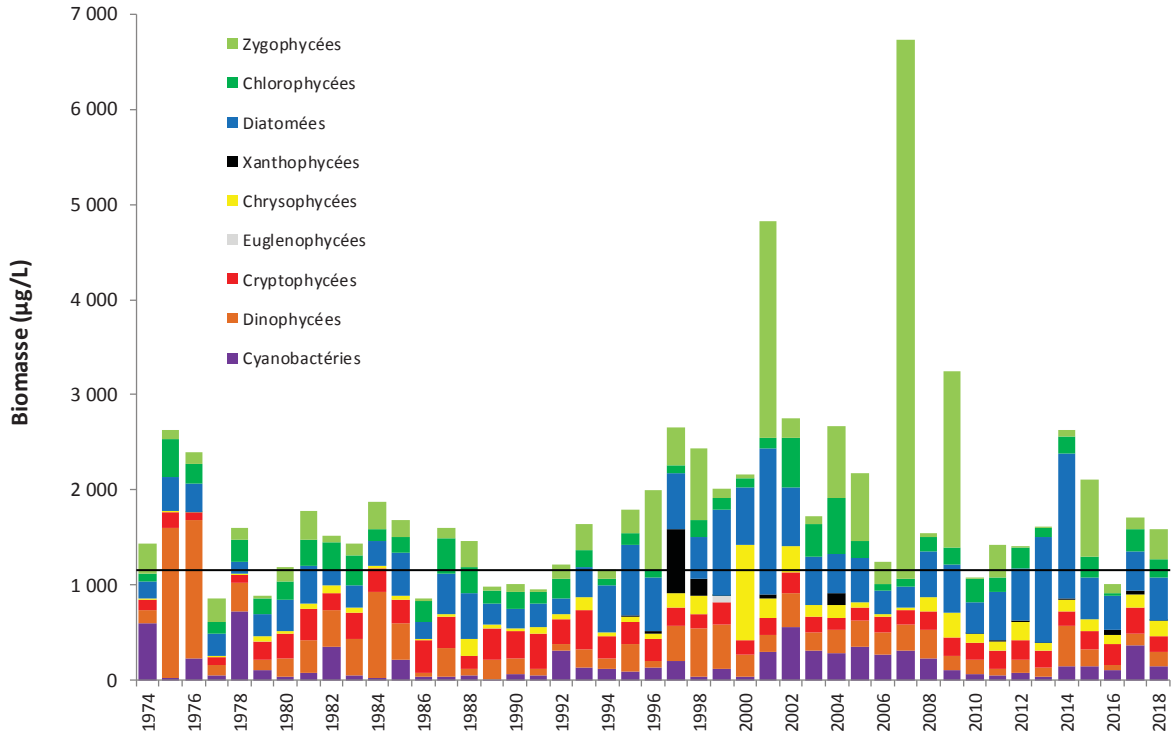


Figure 4 : Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac. La CIPEL a fixé à 1000 µg/L la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

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.

L'année 2018 présente une biomasse annuelle proche de l'année précédente et reste relativement élevée. Contrairement à 2017, aucun de bloom de *Planktothrix rubescens* n'est observé, ni de très fortes biomasses de *Mougeotia gracillima* comme cela a été vu en 2001, 2007, 2009 et 2015.

La biomasse moyenne annuelle de 2018 (1582 µg/l) dépasse l'objectif à atteindre proposé par la CIPEL (1000 µg/L).

3.2.B. Evolution des classes d'algues

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2018. 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 2018 est donnée sur la figure 5.

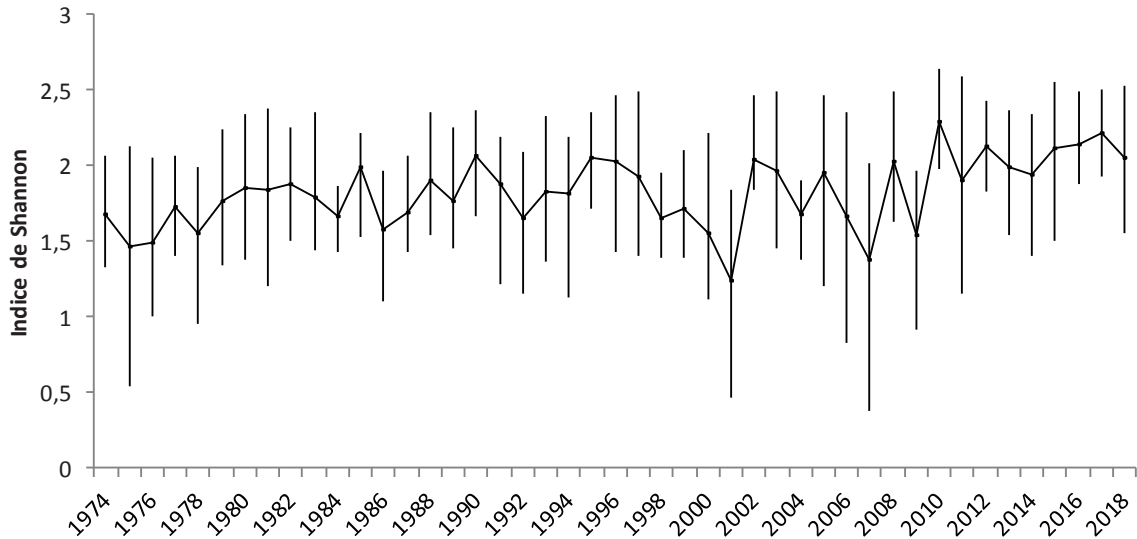


Figure 5 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon, de 1974 à 2018. La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale 10e et 90e centile.

Figure 5 : Interannual evolution of Shannon's diversity index from 1974 to 2018. The line represents changes in the average, the extremities of the vertical bar 10th and 90th percentile.

La diversité peut être un indicateur de niveau en trophique (concentrations en nutriments) en milieu aquatique : des relations sont régulièrement établies entre diversité et concentration en nutriments (ex. Russel-Hunter 1970, Schelske & Stoermer 1971). L'indice est relativement stable sur toute la chronique depuis 1974. On remarque cependant que les années présentant les diversités les plus élevées sont des années récentes (par ordre de diversité décroissante : 2010, 2017, 2016, 2012, 2015, 1990, 2018).

Toutefois, 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.

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 la concentration en P_{tot} (phosphore total) selon 7 classes. Ces classes concentration en P_{tot} telles que définies dans l'indice de Brettum sont indiquées dans le tableau 1 avec leur correspondance au niveau trophique. Plus cet indice est élevé plus l'état trophique est faible.

Tableau 1 : Classes de qualité définies dans l'indice de Brettum. [Ptot] : concentration en phosphore total en µg/L.

Classes IB	[Ptot]	Niveau trophique
6	<=5 µg/L	Ultra-oligotrophe
5	5-8 µg/L	Oligotrophe
4	8-15 µg/L	Oligo-mesotrophe
3	15-30 µg/L	Meso-eutrophe
2	30-60 µg/L	Eutrophe
1	> 60 µg/L	Hyper-eutrophe

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).

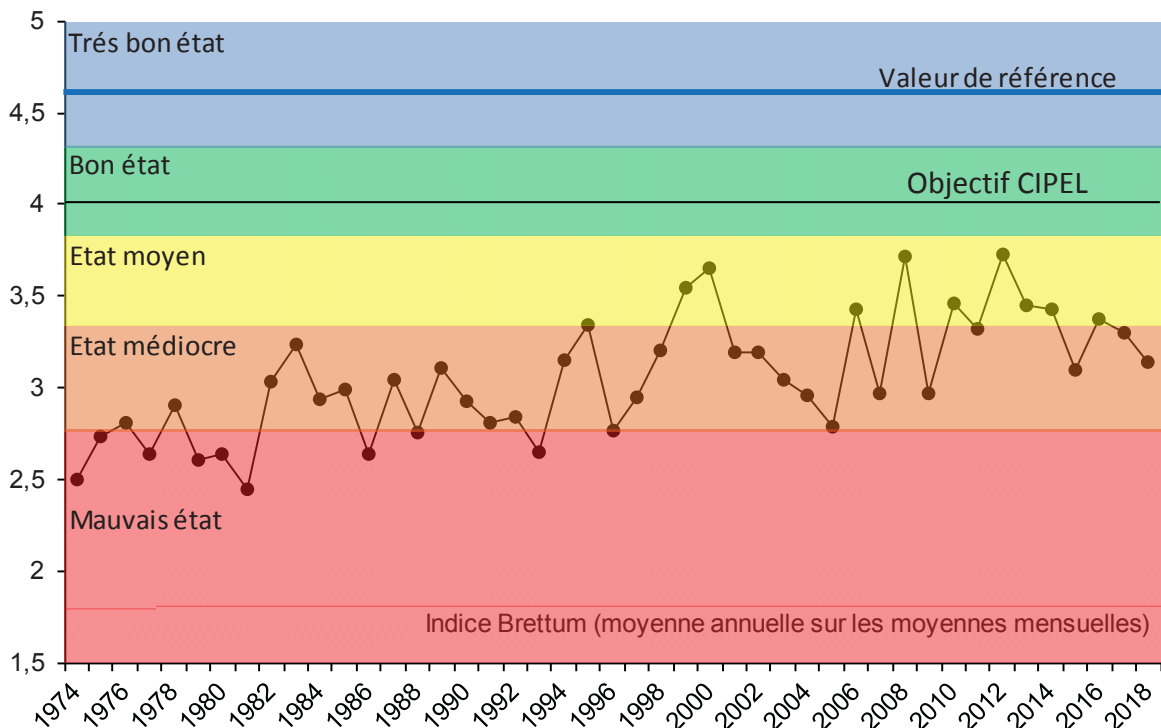


Figure 6 : Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac. Les valeurs des limites de classes de qualité écologique correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman. La valeur de référence correspond à un écosystème non impacté par les activités humaines.

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. The reference value corresponds to an ecosystem not impacted by human activities.

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.

L'année 2018 classe le lac dans un état médiocre (valeur = 3.14). L'objectif à atteindre proposé par la CIPEL est de 4.

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).

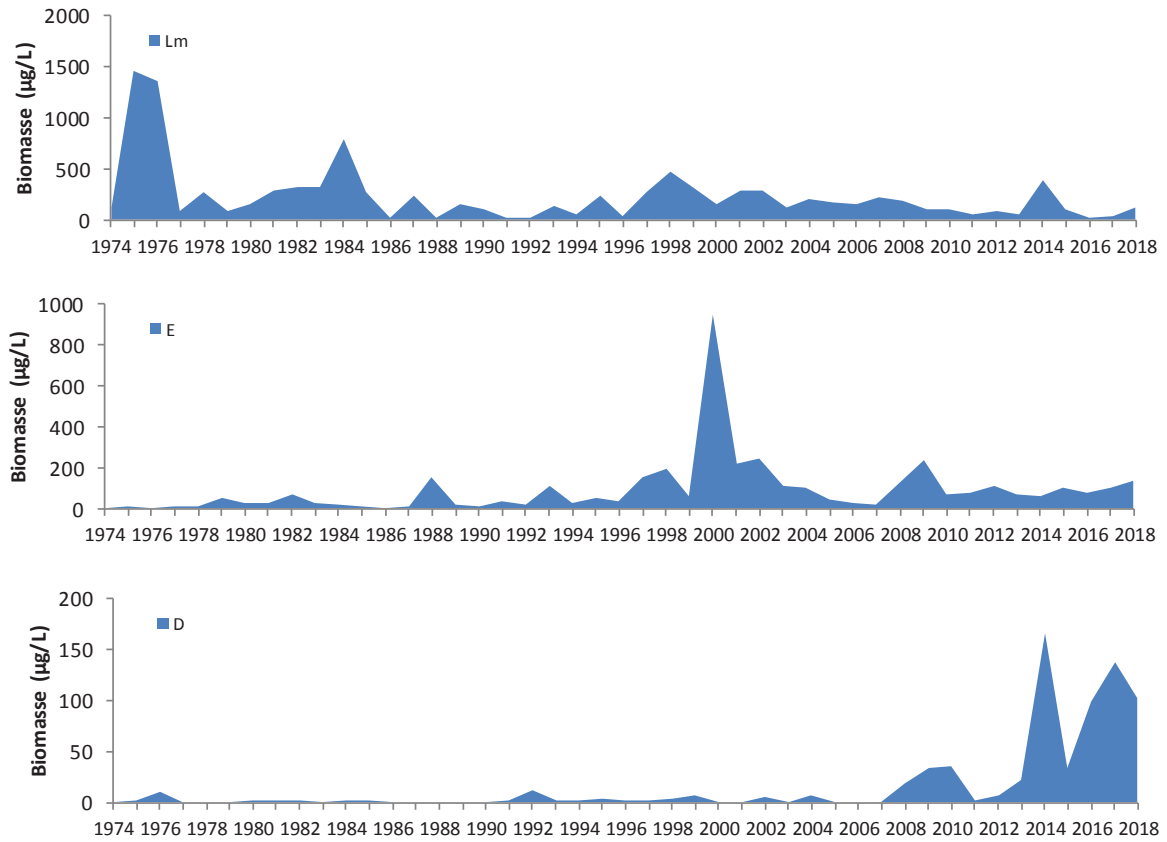


Figure 7: Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds et al. (2002).

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

Le groupe Lm rassemble les taxons caractéristiques des épilimnions eutrophes bien stratifiés. Une diminution de sa biomasse de l'année 1975 à l'année 2018 est observé (figure 7). Le groupe E, qui rassemble des taxons caractéristiques des milieux oligotrophes, présente une dynamique inverse (figure 7) avec une stabilisation depuis une dizaine d'années. 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 et de faible profondeur selon Reynolds et al. (2002). Une augmentation de leur biomasse dans les années récentes est observée. Depuis 2016, les biomasses de ces taxons sont très élevées par rapport à l'ensemble de la chronique.

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.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H., 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. 576 pages.
- Padisak J., Crossetti L. O. & Naselli-Flores L., 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- Padisak, J., L. O. Crossetti, & L. Naselli-Flores, 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1–19.
- 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., O. Anneville, J. Padisak, N. Salmaso, G. Morabito, T. Zohary, R. D. Tadonleke, & F. Rimet, 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.

ANNEXE

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>Limnothrix 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 _N	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 ₂ 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 ₂ 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 ₂ deficiency
L ₀	summer epilimnia in mesotrophic lakes	<i>Peridinium</i> <i>Woronichinia</i> <i>Merismopedia</i>	segregated nutrients	prolonged or deep mixing
L _M	summer epilimnia in eutrophic lakes	<i>Ceratium</i> <i>Microcystis</i>	very low C _i	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	?