

PHYTOPLANCTON DU LEMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2021

PAR

Frédéric RIMET

INRA UMR CARTEL, CS 50 511, F - 74203 THONON LES BAINS CEDEX

RESUME

*En 2021, 18 campagnes de prélèvements ont été effectuées à la station SHL2 afin d'analyser l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. Le début de l'année se caractérise par des biomasses assez faibles et dominées par des taxons indicateurs de milieux stratifiés. A partir de mars, la biomasse triple et se compose d'une petite diatomée centrique (*Cyclotella costei*), indicatrice de milieux brassés. Elle est remplacée entre mi-mars et début mai par une grande diatomée pennée (*Diatoma elongatum*). A partir de la mi-mai à mi-juin, ce sont des Chrysophycées indicatrices de milieux oligotrophes qui composent la majorité du phytoplancton. Pendant la phase estivale, les Dinophycées dominent largement la biomasse. Ce sont des espèces mixotrophes (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium inconspicuum*) qui ont probablement profité des apports terrigènes massifs issus des importantes crues des rivières. Autour du 6 septembre, un bloom de surface d'*Uroglena* sp. (Chrysophycée) apparaît. Cette espèce non toxique donne une couleur marron à l'eau ainsi qu'une odeur désagréable. Cette espèce, également mixotrophe et qui préfère les milieux riches en acides humiques, n'a cependant pas présenté de biomasses remarquables dans le prélèvement de l'échantillon d'eau intégré de 0 à 18 m à la station SHL2 durant cette période. Ce bloom est probablement à relier également aux apports terrigènes du début de l'été. Enfin, à partir de la mi-septembre, les Dinophycées présentent toujours de fortes biomasses. Elles sont accompagnées de Chlorophycées indicatrices de milieux mésotrophes et d'une cyanobactérie filamentueuse potentiellement toxique, *Aphanizomenon flos-aquae*, qui est indicatrice de milieux eutrophes stratifiés.*

La biomasse annuelle moyenne de 2021 (1395 µg/L) est proche des valeurs observées depuis 2017. L'objectif de la CIPEL de maintenir une biomasse du phytoplancton relativement basse (<1000 µg/L) n'est pas atteint. La proportion de la biomasse représentée par des taxons indicateurs de faibles profondeurs est toujours importante depuis maintenant une dizaine d'années. La proportion des taxons indicateurs de milieux oligotrophes est plus élevée que dans les années 1970-80 et demeure stable depuis plus de dix ans. Les taxons indicateurs d'épilimnion eutrophes restent faibles.

Enfin, l'indice de Brettum qui évalue le niveau trophique du lac en se basant sur la composition en espèces du phytoplancton, donne un état écologique du lac de qualité « médiocre » pour l'année 2021 (classification selon « intercalibration lake type »). La valeur de 2021 est similaire aux années 2016, 2017 et 2019, mais inférieure à celle de 2020.

ABSTRACT

*In 2021, 18 sampling campaigns were carried out at the SHL2 station to analyze the qualitative and quantitative changes in phytoplanktonic communities. The beginning of the year was characterized by rather low biomass dominated by taxa that are indicators of stratified milieux. Beginning in March, the biomass tripled and comprised a small centric diatom (*Cyclotella costei*), indicative of mixed milieux. Between mid-March and the beginning of May, it was replaced by a large pennate diatom (*Diatoma elongatum*). From mid-May to mid-June, Chrysophyceae that are indicators of oligotrophic environments composed the majority of the phytoplankton. During the summer phase, Dinophyceae largely dominated the biomass. These are mixotrophic species (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium inconspicuum*) that had probably benefitted from the massive terrigenous contributions coming from large river*

floods. Around 6 September, a surface bloom of *Uroglena* sp. (Chrysophyceae) appeared. This nontoxic species gives a brown color to the water and an unpleasant odor.

This species, also mixotrophic and preferring environments that are rich in humic acids, did not, however, present remarkable quantities of biomass in samples of integrated water taken from 0 to 18 m at the SHL2 station during this period. This bloom should probably also be linked to terrigenous contributions at the beginning of the summer. Finally, starting in mid-September, the Dinophyceae continued to present substantial biomass. Also present were Chlorophyceae, indicators of mesotrophic milieux, and a potentially toxic filamentous cyanobacterium, *Aphanizomenon flos-aquae*, which is an indicator of stratified eutrophic milieux.

The mean annual biomass in 2021 (1395 µg/L) was near the values observed since 2017. The CIPEL's objective of maintaining a relatively low phytoplankton biomass (<1000 µg/L) was not met. The proportion of the biomass represented by taxa that are indicators of shallow waters has continued to be high for approximately 10 years. The proportion of taxa indicating oligotrophic environments was higher than in the 1970–80s and has remained stable for more than 10 years. Those taxa indicators of eutrophic epilimnion remain low in numbers.

Finally, the Brettum Index, which assesses the trophic level of the lake based on the composition of phytoplankton species, gave a "mediocre" ecological state of the lake for 2021 (intercalibration lake type classification). The 2021 value is similar to 2016, 2017, and 2019, but lower than the 2020 value.

1. INTRODUCTION

Le phytoplancton est le principal producteur primaire des réseaux trophiques des écosystèmes pélagiques. Il constitue de ce fait un élément essentiel dans la compréhension du fonctionnement des lacs. Il présente une diversité exceptionnelle et sa composition en espèces change entre les saisons et d'année en année. C'est par conséquent un indicateur écologique de choix pour les lacs.

Le compartiment phytoplanctonique a fait l'objet d'un suivi durant l'année 2021 à la station SHL2, localisée au centre du Grand Lac au point le plus profond, entre Evian et Lausanne. Cette étude comporte l'analyse de l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. Différentes métriques, telles que la biomasse, 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 (1974-2020). 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 2021 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, avril, août, octobre, novembre et décembre, deux fois par mois en mars, mai, juin, juillet, et trois fois pour le mois de septembre. Au total, 18 campagnes ont été menées en 2021.

Les échantillons d'eau brute sont fixés au Lugol ; puis des sous-échantillons d'un volume de 25 mL (ou 50 mL, en fonction de la densité) 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 Duart & Rimet (2008), il est téléchargeable sur le site <https://www6.lyon-grenoble.inrae.fr/carrtel>

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, Weaver & Shannon 1949),
- 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 ET DISCUSSION

3.1. EVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2021

3.1.1. EVOLUTION DES CLASSES D'ALGUES ET DES TAXONS DOMINANTS

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2021 (figures 1 et 2) :

- Une phase hivernale (26 janvier au 16 février) : cette phase est caractérisée par de faibles biomasses, qui sont habituelles pour cette période (biomasses inférieures à 1000 µg/L en général). Les taxons qui dominent le compartiment sont des algues filamenteuses, plutôt indicatrices de milieux stratifiés (*Planktothrix rubescens*, *Mougeotia gracillima*). Ces taxons, ne sont pas typiques de cette saison (même s'ils ne sont exceptionnels en période hivernale dans le Léman). Ce sont normalement plutôt des taxons caractéristiques de milieux brassés qui devraient être dominants (ex. petites diatomées centriques).

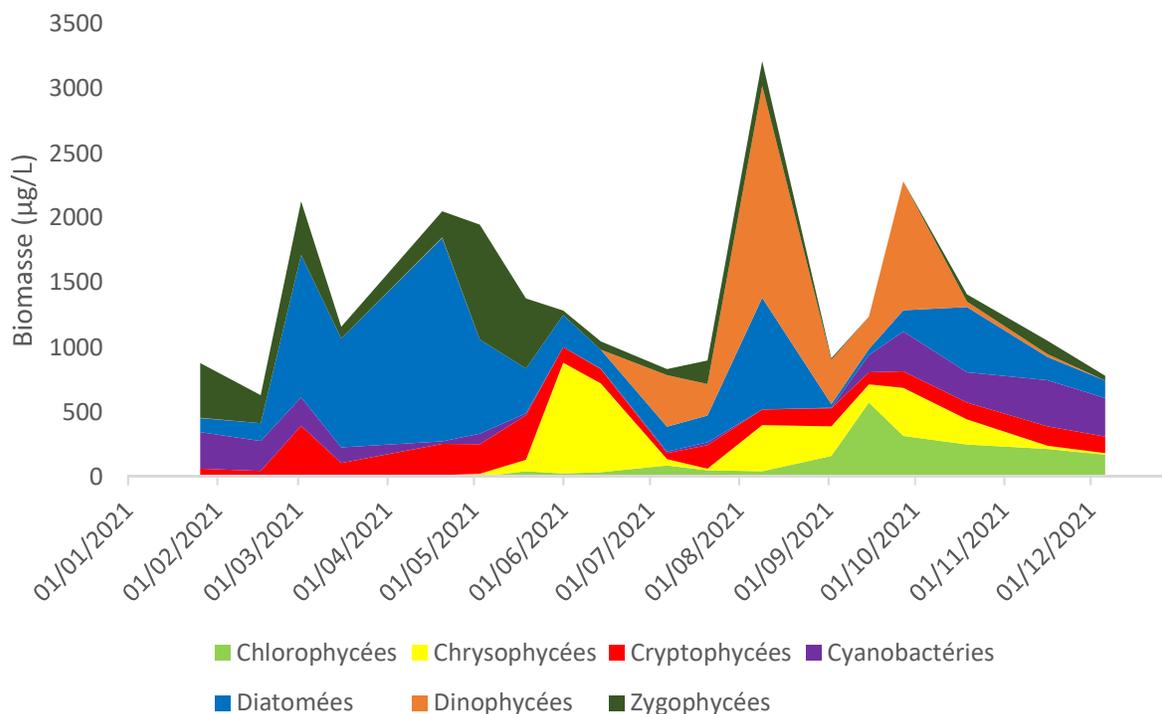


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2021.

Figure 1 : Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva during 2021.

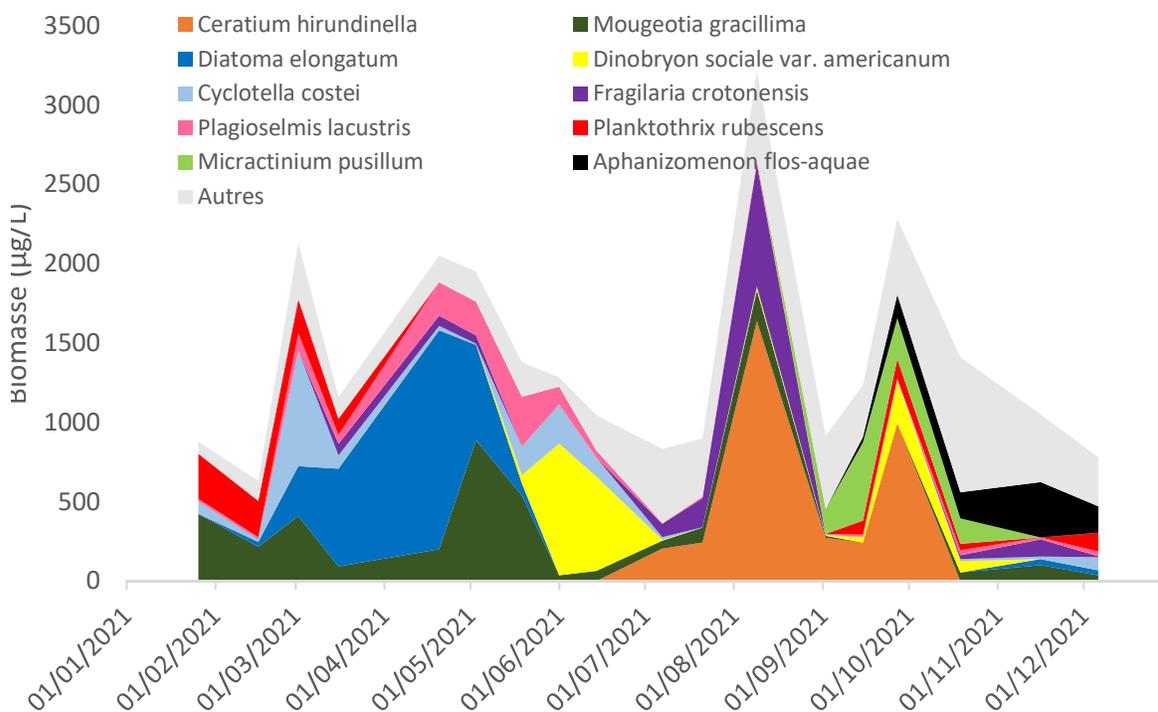


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2021.

Figure 2 : Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva during 2021.

- Une phase printanière (2 mars au 3 mai) : la biomasse triple entre la phase hivernale et la phase printanière et la composition taxonomique change : ce sont les diatomées qui dominent largement la biomasse. Le compartiment phytoplanctonique est d'abord dominé (début mars) par *Cyclotella costei*, une petite diatomée centrique adaptée aux eaux brassées, riche en silice et relativement oligotrophe (Rimet et al. 2009, Padisak et al. 2009). Cette espèce est ensuite remplacée (de la mi-mars à début mai) par une grande diatomée pennée (*Diatoma elongatum*) qui est capable de se développer avec des concentrations faibles en nutriments et en silice (elle est souvent observée après le déclin saisonnier d'*Asterionella formosa* –autre diatomée pennée-, Kilham et al. 1977). *Mougeotia gracillima*, une Zygnophycée filamenteuse qui préfère les milieux bien stratifiés (Tapolczai et al. 2015), est également présente tout au long de cette phase.

- Une phase de fin de printemps (19 mai au 14 juin) : la biomasse diminue de moitié à cette période. Elle est dominée par des Chrysophycées, représentée principalement par des espèces du genre *Dinobryon*, qui ont une prédilection pour les eaux pauvres en nutriments.

- Une phase estivale (07 juillet au 2 septembre) : cette phase est largement dominée par les Dinophycées, principalement *Ceratium hirundinella* et *Peridinium inconspicuum*. Cette période est marquée par de fortes crues qui ont apporté du matériel terrigène dans le lac. Il est probable que ces apports aient profité à ces taxons qui sont mixotrophes (Hansen & Calado, 1999).

Une phase de fin d'été : entre le 2 et le 15 septembre : un bloom de surface d'*Uroglena* sp. a eu lieu le 6 septembre, espèce qui forme des colonies (photo 1), colore l'eau en marron (photo 2) et peut être malodorante. Cette Chrysophycée mobile, de couleur brun-jaune, avait déjà connu un développement exceptionnel dans le Léman en 1999. Les causes de son développement sont probablement à relier aux importants apports terrigènes de la mi-juillet (photo 3) puisqu'il s'agit d'une espèce mixotrophe, préférant les milieux riches en acides humiques. Des phénomènes similaires ont été observés aux USA (Gree & Hufhines 2017). Une fois fixée au lugol, cette espèce perd sa forme coloniale et la forme caractéristique des cellules disparaît (photo 4) : elle est alors identifiée comme *Ochromonas* sp. (Chrysophycées unicellulaire). *Ochromonas* sp. présente des biomasses relativement importantes à la station SHL2 le 2 septembre (100 µg/L), sans être pour autant l'espèce dominante du prélèvement de l'échantillon intégré de 0 à 18 m.

- Une phase automnale (15 septembre au 6 décembre) : cette phase présente une diversité en taxons plus importante que le reste de l'année. Au mois de septembre et octobre, le compartiment est d'abord dominé par les Dinophycées et l'espèce *Ceratium hirundinella*. Les Chlorophycées présentent également des biomasses importantes, dont la principale espèce est *Micractinium pusillum* : c'est un taxon colonial qui préfère les épilimnions clairs des lacs méso-eutrophes (Padisak et al. 2009). En novembre et décembre, c'est une cyanobactérie filamenteuse hétérocystée, *Aphanizomenon flos-aquae* qui domine le compartiment. Cette espèce, qui est potentiellement toxique, est indicatrice de lacs eutrophes stratifiés (Padisak et al. 2009).

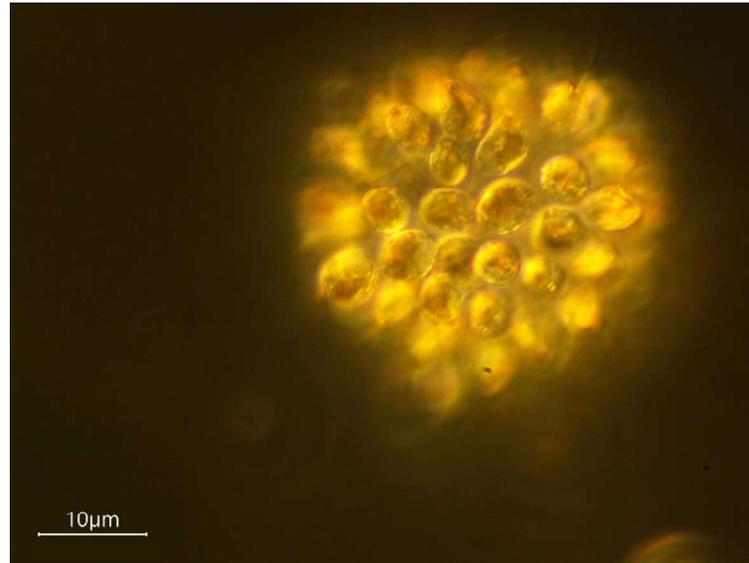


Photo 1 : *Uroglena* sp., 6 septembre, port d'Amphion, prélèvement en surface. Echantillon frais, non fixé. (Photo H. Kochoscka, INRAE, UMR Carrtel).

Photo 1 : *Uroglena* sp., 6 September, Amphion port, surface collection. Fresh sample, unfixed. (Photo H. Kochoscka, INRAE, UMR Carrtel)



Photo 2 : Photo le 6 septembre, port de l'INRAE.

Photo 2 : Photo on 6 September, INRAE port



Photo 3 : Golfe de Thonon, vu du Château d'Allinges, le 17 juillet. La couleur jaune du lac est liée aux apports terrigènes des rivières (photo F. Rimet).

Photo 3 : Gulf of Thonon, view from Allinges castle, 17 July. The lake's yellow color is related to terrigenous materials in the rivers (photo F. Rimet)

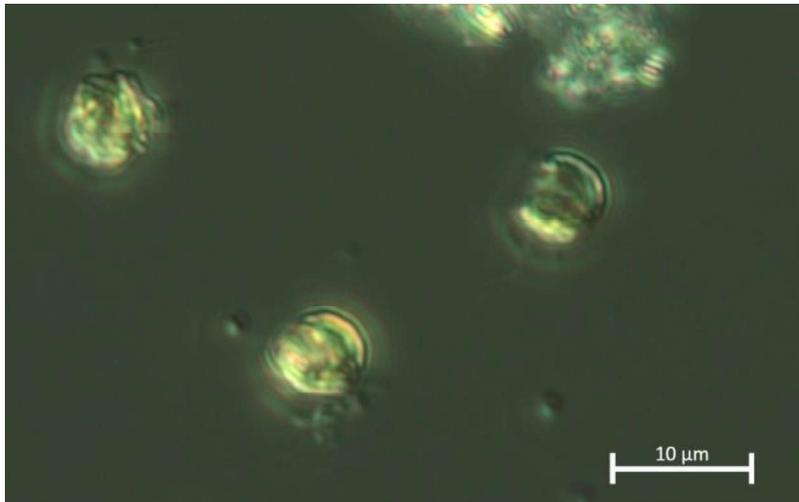


Photo 4 : *Ochromonas* sp. 15 septembre, station SHL2, prélèvement 0-18 m. Echantillon fixé au lugol. (Photo F. Rimet, INRAE, UMR Carrtel).

Photo 4 : *Ochromonas* sp. 15 September, SHL2 station, collection at 0–18 m. Sample fixed with Lugol's iodine. (Photo F. Rimet, INRAE, UMR Carrtel).

3.1.2. 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 . Le nanophytoplancton est préférentiellement brouté par le zooplancton.

La figure 3 présente la dynamique de ces deux compartiments dans le Grand Lac pour l'année 2021.

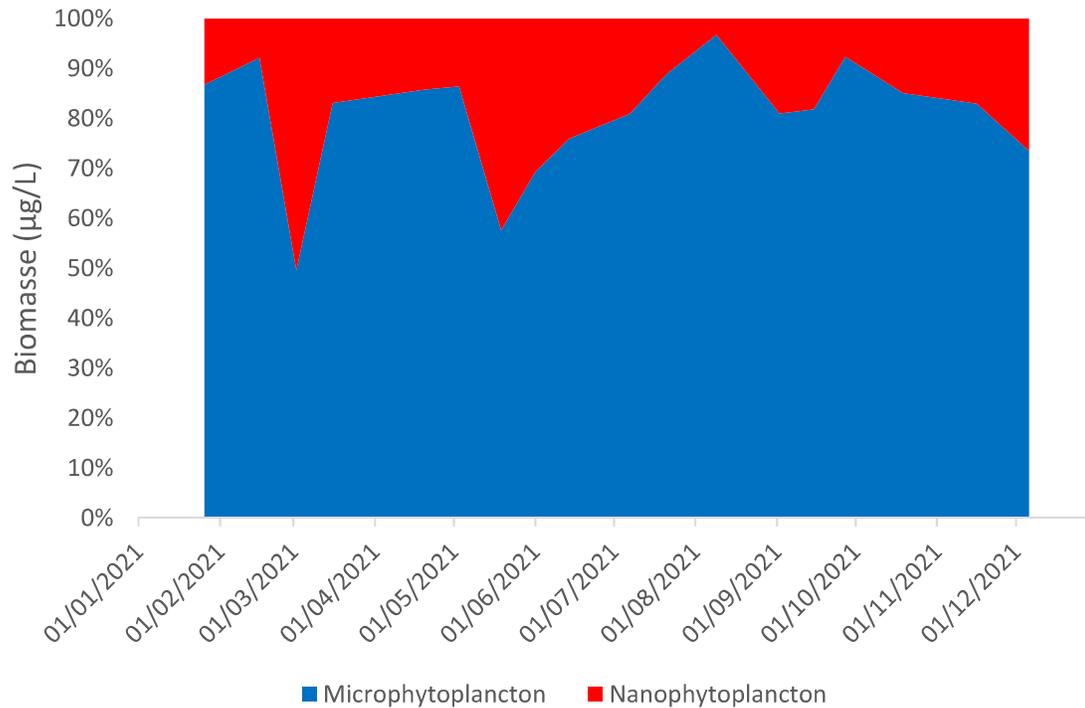


Figure 3 : Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2021.

Figure 3 : Annual change of size classes biomass in Upper Lake Geneva during 2021.

En 2021, le microphytoplancton domine largement la biomasse toute l'année (en général plus de 80 % de la biomasse), sauf en février où il représente 49.6 % de la biomasse (soit sensiblement à la même période depuis 2017).

3.2. EVOLUTION INTERANNUELLE

3.2.1. 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.

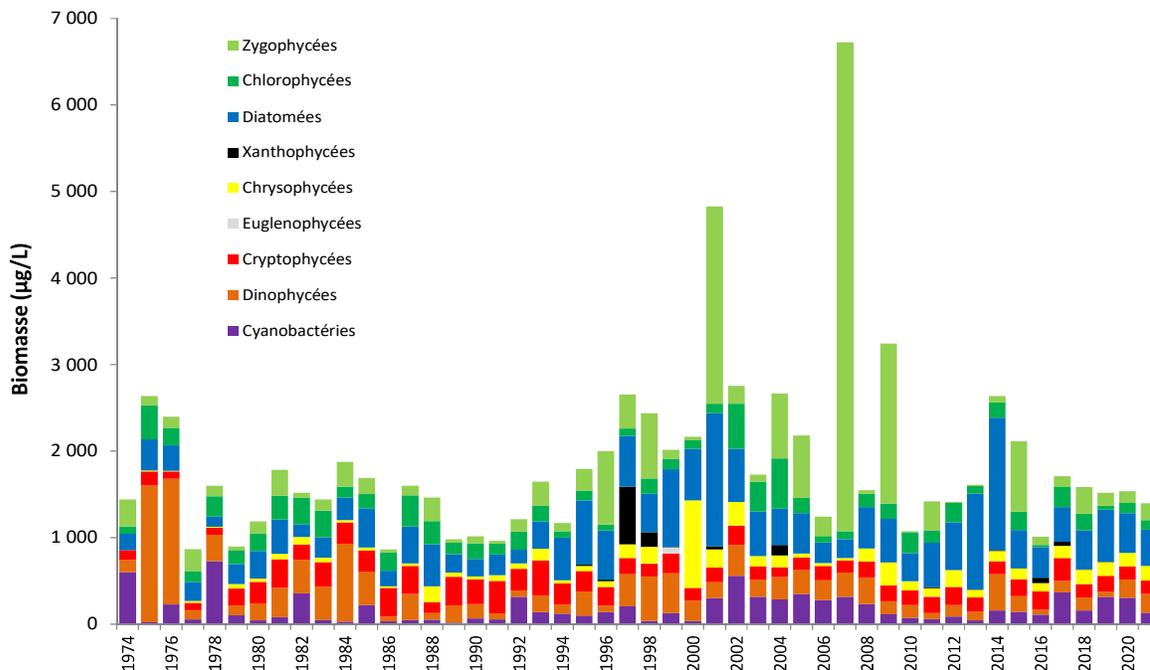


Figure 4 : Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac (SHL2). La CIPEL a fixé à 1000 µg/L la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

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

Malgré le bloom exceptionnel d'*Uroglena sp.* début septembre, la biomasse de l'année 2021 présente une biomasse annuelle moyenne proche des valeurs observées depuis 2017. Cette biomasse annuelle reste cependant relativement élevée au regard de la chronique interannuelle. Avec une biomasse de 1395 µg/L, l'objectif proposé par la CIPEL, de ne pas dépasser 1000 µg/L, n'est pas atteint.

3.2.2. EVOLUTION DE LA DIVERSITÉ

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2021. 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 est donnée sur la figure 5.

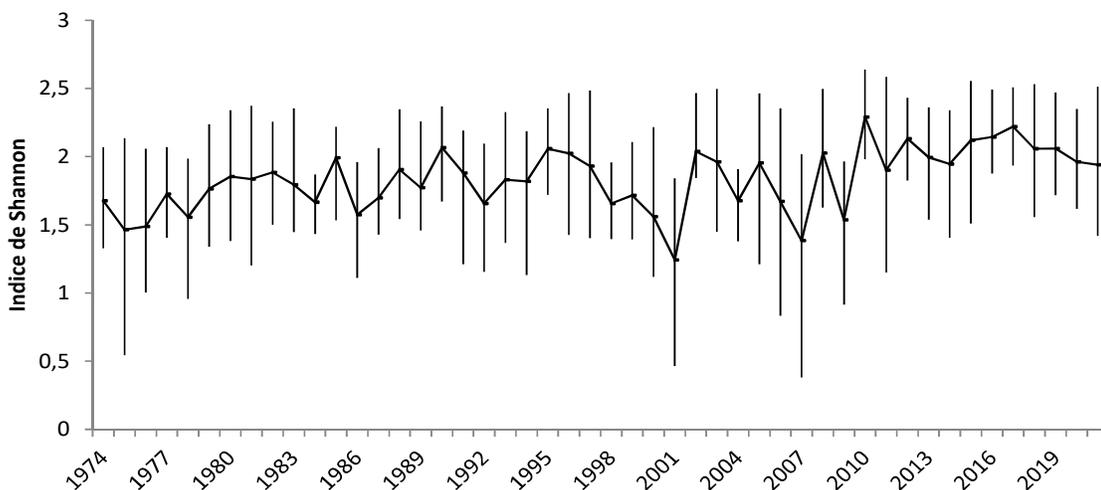


Figure 5 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon dans le Grand Lac (SHL2). La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale, le 10e et le 90e centile.

Figure 5 : Interannual changes of the Shannon diversity index in the Upper lake of Geneva. The line represents the evolution of average diversity, extremities of the vertical bars the 10th and 90th percentiles.

La diversité peut être un indicateur de niveau 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. Cependant, ce sont les années récentes qui présentent les diversités les plus élevées (par ordre de diversité décroissante : 2010, 2017, 2016, 2012, 2015, 1990, 2018, 2019).

Toutefois, certaines années (2001, 2007 et 2009) présentent de faibles diversités. Cela correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* (Zygothycées) qui ont dominé fortement le peuplement phytoplanctonique.

3.2.3. 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 sept classes. Ces classes de 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 (oligotrophe).

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

Table 1 : Quality categories in the Brettum Index. [P_{tot}]: concentration in total phosphorus in µg/L

Classes	[P _{tot}]	Etat 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).

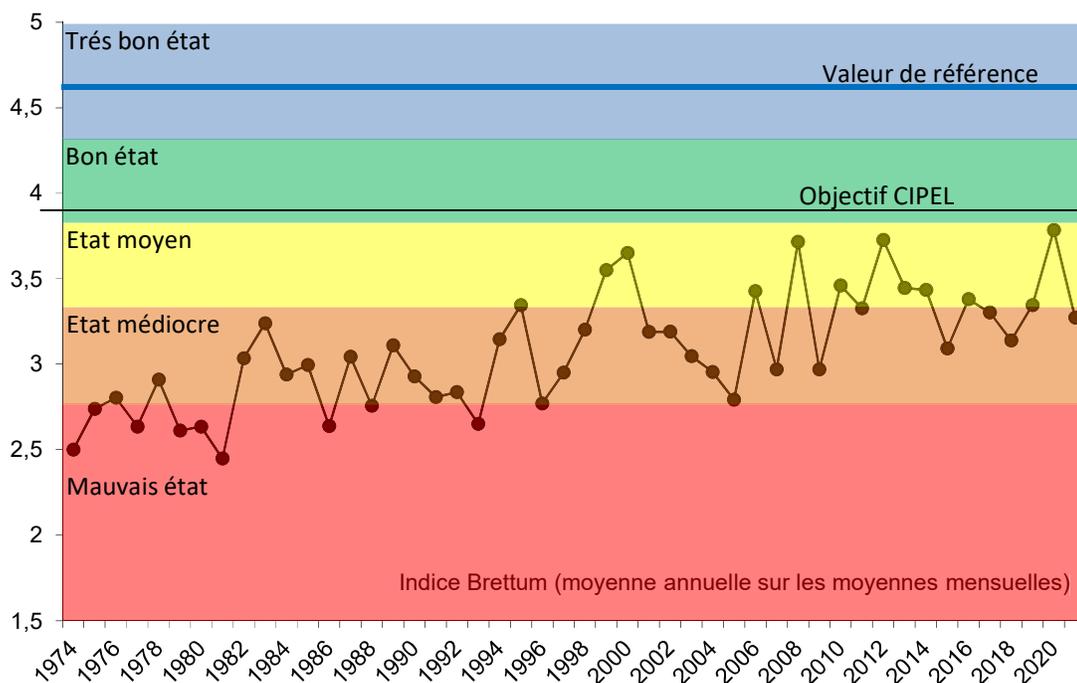


Figure 6 : Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2). Les valeurs des limites de classes de qualité écologique correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif 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 Lake Geneva. The reference value corresponds to an ecosystem not impacted by human activities.

Globalement une amélioration de la qualité des eaux est observable depuis 1974. Entre 1974 et 1980 le lac était eutrophe (état médiocre) selon l'indice de Brettum. L'indice présente un état méso-eutrophe actuellement, indiquant une amélioration de l'état trophique.

L'année 2021 classe le lac dans un état médiocre (valeur = 3.27), qui est sensiblement équivalent aux valeurs des années 2016, 2017 et 2019. L'objectif à atteindre proposé par la CIPEL est de 4. La chute entre 2020 et 2021 est expliquée par les biomasses relatives plus importantes en 2021 qu'en 2020 de plusieurs taxons indicateurs de milieux mésotrophes (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix rubescens*, *Mougeotia gracillima*).

3.2.4. 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 présente la liste des différents groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002).

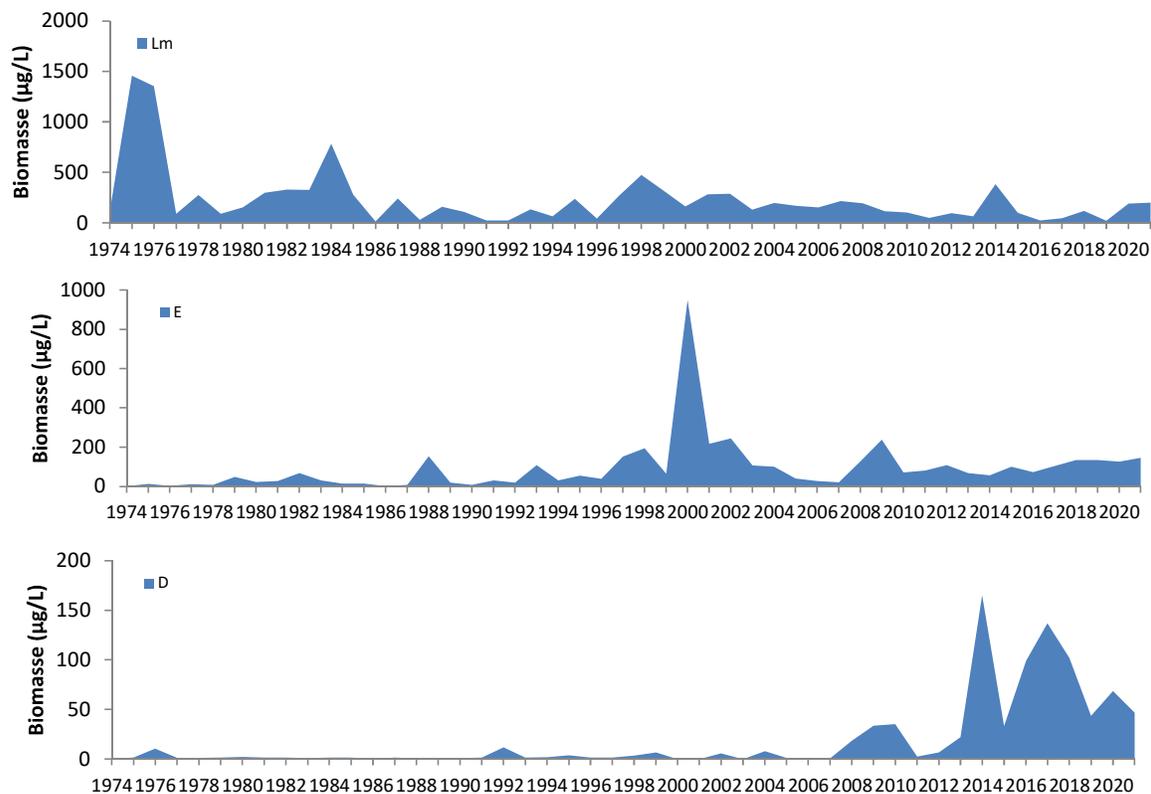


Figure 7 : Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds et al. (2002), dans le Grand Lac (SHL2)

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

Le groupe Lm rassemble les taxons caractéristiques des épilimnions eutrophes bien stratifiés. Une diminution de leur biomasse de l'année 1975 à l'année 2021 est observé (figure 7).

Le groupe E, qui rassemble des taxons caractéristiques des milieux oligotrophes, présente une dynamique inverse 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/ou de faible profondeur selon Reynolds et al. (2002). Une augmentation de leur biomasse est observée ces dernières années. Depuis 2014, les biomasses de ces taxons sont très élevées par rapport à l'ensemble de la chronique. L'année 2021 confirme cette tendance. La présence de fortes crues qui ont rendu le lac fortement turbide en juillet peuvent expliquer la présence de ces taxons.

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. 572pp.
- Bourrelly, P., 1981. Les Algues d'eau douce, Tome II: Les Algues jaunes et brunes. 517pp.
- Bourrelly, P., 1985. Les Algues d'eau douce, Tome III: Les Algues bleues et rouges. 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 du l'INRA : prélèvement, dénombrement et biovolumes. INRA Thonon, Rapport SHL 283 – 2008, 96 pp.
- Green W.R. & Huffhines B., 2017. A rare *Uroglena* bloom in Beaver Lake, Arkansas, spring 2015. Lake and Reservoir Management 33, 8–13. <https://doi.org/10.1080/10402381.2016.1238427>.
- Hansen, P.J. & Calado, A.J., 1999. Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates. J. Euk. Microbiol., 46, 382–389.
- 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.
- Kilham, S.S., Kott, C.L., Tilman, D., 1977. Phosphate and Silicate Kinetics for the Lake Michigan Diatom *Diatoma Elongatum*. Journal of Great Lakes Research 3, 93–99. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(77\)72233-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(77)72233-6)
- 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.
- Rimet, F., Druart, J.C., Anneville, O., 2009. Exploring the dynamics of plankton diatom communities in Lake Geneva using emergent self-organizing maps (1974-2007). Ecological Informatics 4, 99–110.
- 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.
- Utermöhl, 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.

ANNEXES

Annexe 1 : Définition des groupes fonctionnels selon Reynolds *et al.* (2002).Annex 1 : Definition of functional groups according to Reynolds *et al.* (2002)

JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH | VOLUME 24 | NUMBER 5 | PAGES 417-428 | 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 _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>Plagioelmis</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>Gloetrichia echinulata</i>	low nitrogen	mixing, poor light,
U	summer epilimnia	<i>Uroglena</i>	low nutrients	CO ₂ deficiency
L₀	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,	mixing, poor stratification light
M	dielly mixed layers of small eutrophic, low latitude lakes	<i>Microcystis</i> <i>Sphaeroceum</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	?