

PHYTOPLANKTON DU LEMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2022

PAR

Frédéric RIMET

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

RESUME

En 2022, 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 dominées par des taxons indicateurs de milieux brassés et oligotrophes (petites diatomées centriques, et Cryptophycées). Puis à partir d'avril, la biomasse augmente pour atteindre un maximum le 10 mai (2142 µg/L) et la composition taxonomique change fortement : le compartiment est dominé par une Xanthophycée filamenteuse (Tribonema ambiguum) caractéristique de milieux stratifiés et se développant dans le métalimnion, mais aussi par des espèces de Dinobryon spp., des Chrysophycées mixotrophes se trouvant habituellement dans les couches de surfaces pauvres en nutriments. En juin et début juillet, ce sont des cyanobactéries filamenteuses potentiellement toxiques qui dominent le compartiment, les seuils d'alerte sanitaires ne sont pas dépassés. Tout comme Tribonema ambiguum, ces taxons se développent aussi dans le métalimnion. À partir du mois d'août jusqu'à la mi-octobre, ce sont plusieurs espèces de Dinophycées qui vont dominer le phytoplancton : ce sont des taxons habituellement indicateurs d'épilimnion estivaux bien stratifiés et riches en nutriments. En décembre, la biomasse diminue fortement et est dominée par des Cryptophycées et une Chlorophycée indicatrice de milieux riches en nutriments.

La biomasse annuelle moyenne de 2022 (1108 µg/L) est faible par rapport aux 10 dernières années. L'objectif de la CIPEL de maintenir une biomasse du phytoplancton relativement basse (<1000 µg/L) n'est cependant pas atteint. La proportion de la biomasse représentée par des taxons indicateurs de faibles profondeurs est toujours importante depuis plus d'une dizaine d'année. 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 « moyenne » pour l'année 2022 (classification selon « intercalibration lake type »). La valeur de 2022 est la plus élevée de la chronique avec celle de 2020 (2020 et 2022 : 3.78). Cette valeur est très proche de la limite entre la qualité moyenne et bonne (limite : 3.83).

ABSTRACT

In 2022, 18 sampling campaigns were carried out at the SHL2 station to analyze the qualitative changes of the phytoplankton communities. The beginning of the year was characterized by biomasses dominated by taxa indicative of mixed and oligotrophic environments (small and centric diatoms Cryptophyceae). Then, beginning in April, the biomass increased, reaching a maximum on 10 May (2142 µg/L), and the taxonomic composition changed radically: the compartment was dominated by a filamentous Xanthophyceae (Tribonema ambiguum), characteristic of stratified milieux and developing in the metalimnion, but also by Dinobryon spp., mixotrophic Chrysophyceae that are usually found in surface layers that are poor in nutrients. In June and at the beginning of July, potentially toxic filamentous cyanobacteria dominated the compartment, but health alert thresholds were not surpassed. Like Tribonema ambiguum, these taxa also develop in the metalimnion. Starting in August until mid-October, several Dinophyceae species dominated the phytoplankton: these were taxa usually indicative of clearly stratified summer epilimnion rich in nutrients. In December, the biomass strongly decreased and was dominated by Cryptophyceae and a Chlorophyceae indicating environments rich in nutrients.

The mean annual biomass in 2022 (1108 µg/L) was low compared to the last 10 years. The CIPEL's objective of maintaining a relatively low phytoplankton biomass (<1000 µg/L) was not reached, however. The proportion of the biomass accounted for by taxa indicative of low depths has been high for about 10 years. The proportion of taxa indicative of oligotrophic milieux was higher than in the 1970s and 1980s and has remained stable for more than 10 years. The taxa indicative of eutrophic epilimnion remained low.

Finally, the Brettum Index, which evaluates the lake's trophic level based on the composition in phytoplankton species, gives an intermediate ecological condition for the lake for 2022 (intercalibration lake type classification). The 2022 value was the highest of the report, as was the 2020 value (2020 and 2022: 3.78). This value is very close to the threshold between intermediary and good quality (threshold: 3.83).

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 2022 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 (1974-2022). 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 2022 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, juillet, septembre, et décembre, deux fois par mois en mars, avril, mai, juin, octobre et trois fois pour le mois d'août. Au total, 18 campagnes ont été menées en 2022.

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 <https://www6.lyon-grenoble.inrae.fr/cartel>

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 2022

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 2022 (figures 1 et 2) :

- Une phase hivernale (19 janvier au 21 mars) : cette phase est caractérisée des biomasses dominées par des petites diatomées centrées (*Cyclotella costei*) et des Cryptophycées de petites taille (*Plagioselmis* spp.) qui sont habituellement observées à cette période, et adaptées aux milieux brassés et oligotrophes. On note la présence dans une moindre mesure des diatomées pennées (*Asterionella formosa*), qui sont normalement observées plus tard dans la saison, lorsque la masse d'eau se stratifie.

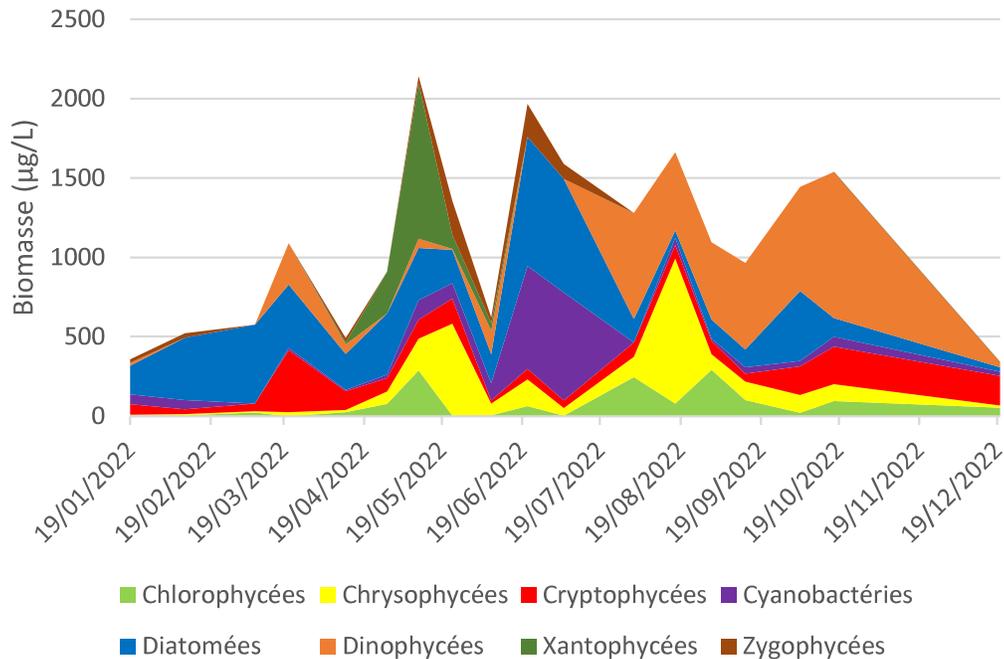


Figure 1: Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2022.

Figure 1: Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva during 2022.

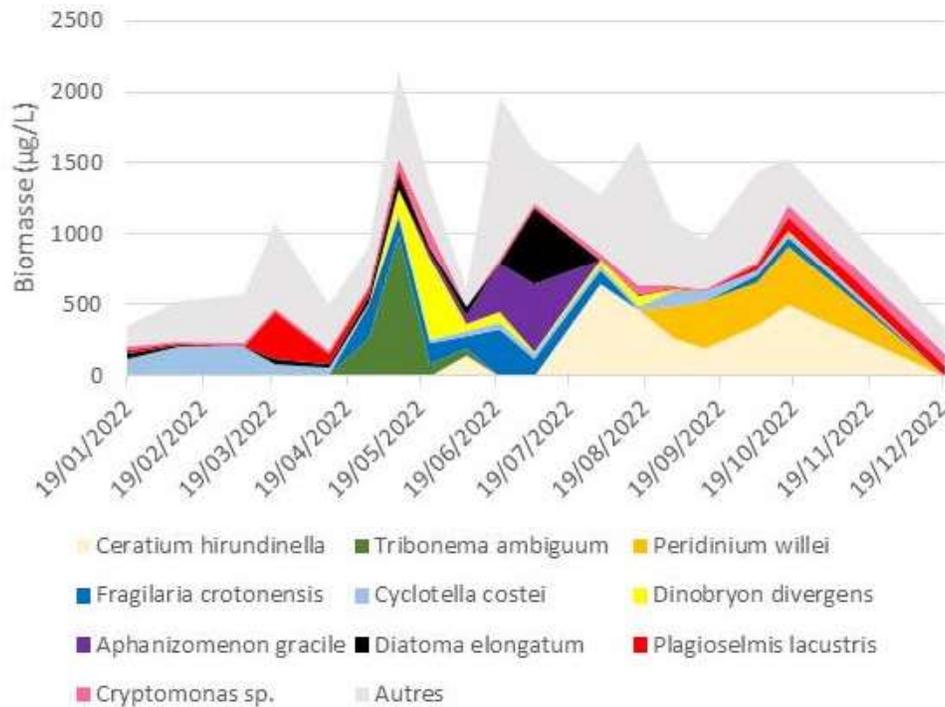


Figure 2: Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2022.

Figure 2: Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva during 2022.

- Une phase printanière (12 avril au 25 mai) : la biomasse augmente pour atteindre le maximum de l'année le 10 mai (2142 µg/L). Pendant cette période on observe un changement de communauté important par rapport à la période hivernale : l'espèce de Xanthophycées *Tribonema ambiguum* domine le compartiment. C'est une espèce filamenteuse qui est typique des milieux stratifiés avec de faibles luminosités (Padisak et al. 2009), elle est habituellement présente au niveau du métalimnion à l'interface d'une couche profonde riche en nutriment (hypolimnion) et d'une couche de surface pauvre en nutriments (épilimnion). Les autres espèces qui sont abondantes pendant cette période sont des *Dinobryon* spp. (dont *Dinobryon divergens* est l'espèce la plus abondante ce genre) qui sont présentes dans les couches de surface qui sont les plus pauvres en nutriments. Ce sont des taxons mixotrophes adaptés à ce type de milieux déprimés en nutriments (Padisak et al. 2009). Ce type de communautés est habituellement observé dans le Léman plus tard dans la saison (normalement l'été).

- Une phase estivale précoce (7 juin au 5 juillet) : à cette période la composition taxonomique de la communauté change à nouveau fortement par rapport à la phase printanière. Les cyanobactéries dominent le compartiment, avec en particulier la présence de *Aphanizomenon gracile*. Il s'agit d'une espèce hétérocystée, potentiellement toxique, et proche de *Aphanizomenon flos-aquae* mais dont les filaments sont moins larges. Ce type de taxon filamenteux est adapté aux milieux stratifiés et déprimés en azote (Padisak et al. 2009). On note aussi à cette période la présence de *Planktothrix rubescens*, une autre espèce filamenteuse de cyanobactérie potentiellement toxique, avec des biomasses de l'ordre de 100-300 µg/L.

- Une phase estivale et automnale (1 août au 17 octobre) : cette longue phase de fin d'année est largement dominée par des Dinophycées, principalement *Ceratium hirundinella* et *Peridinium willei*, mais aussi dans une moindre mesure par d'autres espèces de Dinophycées comme *Gymnodinium helveticum* et *Peridinium inconspicuum*. La plupart de ces taxons sont indicateurs d'épilimnion estivaux, bien stratifiés et riches en nutriments. Les biomasses de cette période sont élevées par rapport à la normale.

- Une phase hivernale (20 décembre) : la biomasse diminue fortement et est dominée par des Cryptophycées (*Plagioselmis* spp. et *Cryptomonas*) dont la présence à cette période est classique, mais également par une espèce de Chlorophycée (*Monoraphidium minutum*), habituellement caractéristique de milieux riches en nutriments.

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 µm³, ceux du microphytoplancton une longueur supérieure à 20 µm et/ou un biovolume supérieur à 10 000 µm³. 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 2022.

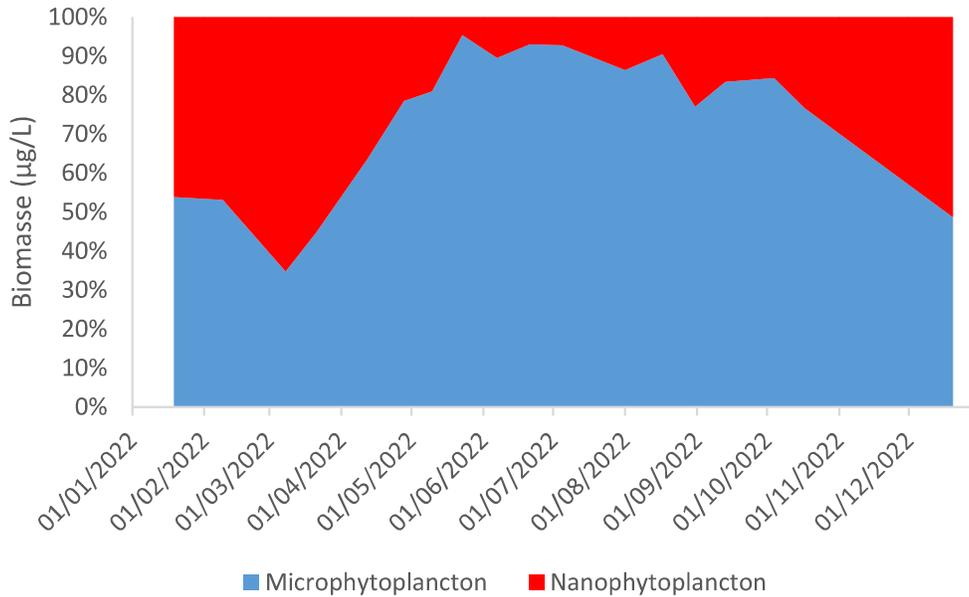


Figure 3: Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2022.

Figure 3: Annual change of size classes biomass in Upper Lake Geneva during 2022.

En 2022, le microphytoplancton domine largement la biomasse toute l'année (en moyenne 74 % de la biomasse), sauf en février et mars où il représente 35% et 45% de la biomasse respectivement (soit sensiblement à la même période depuis 2017) mais également en décembre où il représente 49%.

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.

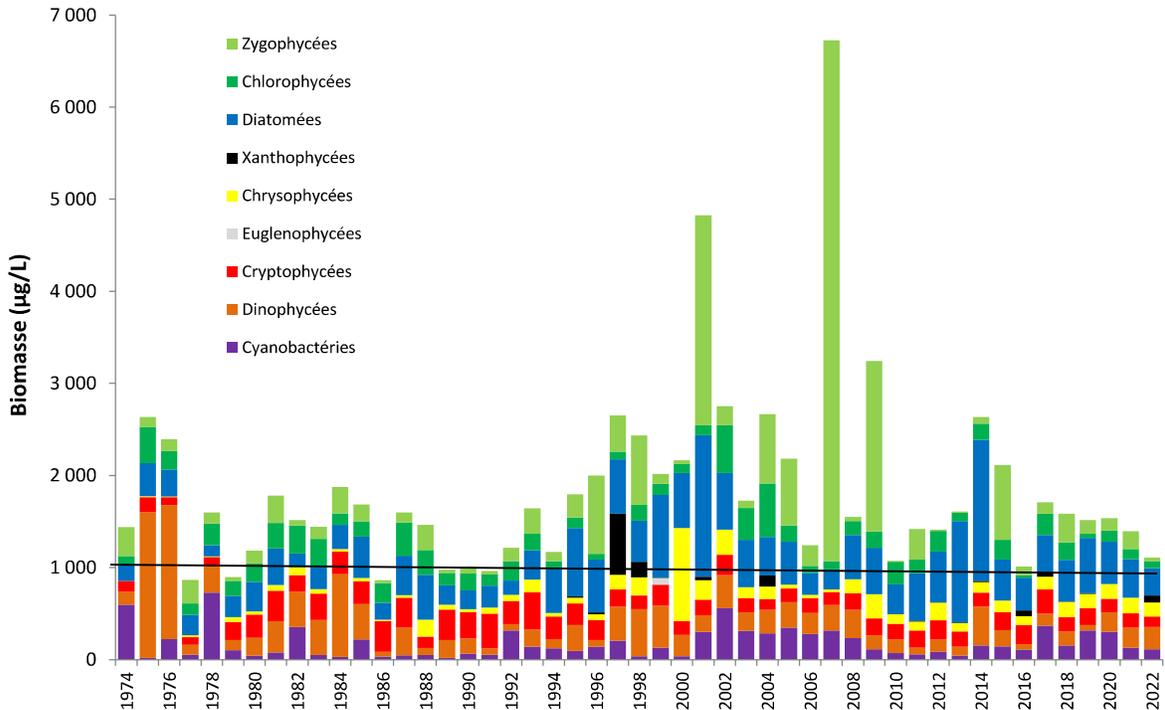


Figure 4: Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac (SHL2). La CIPEL a fixé à 1000 µg/L la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

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.

La biomasse de l'année 2022 présente une biomasse annuelle moyenne faible (1108 µg/L) par rapport aux 10 dernières années : seule la biomasse de 2016 (1011 µg/L) est inférieure. Cette biomasse annuelle reste cependant toujours supérieure à l'objectif proposé par la CIPEL, qui est de ne pas dépasser 1000 µg/L.

Les proportions des différentes classes algales sont sensiblement équivalentes aux années précédentes.

3.2.2. EVOLUTION DE LA DIVERSITÉ

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2022. 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.

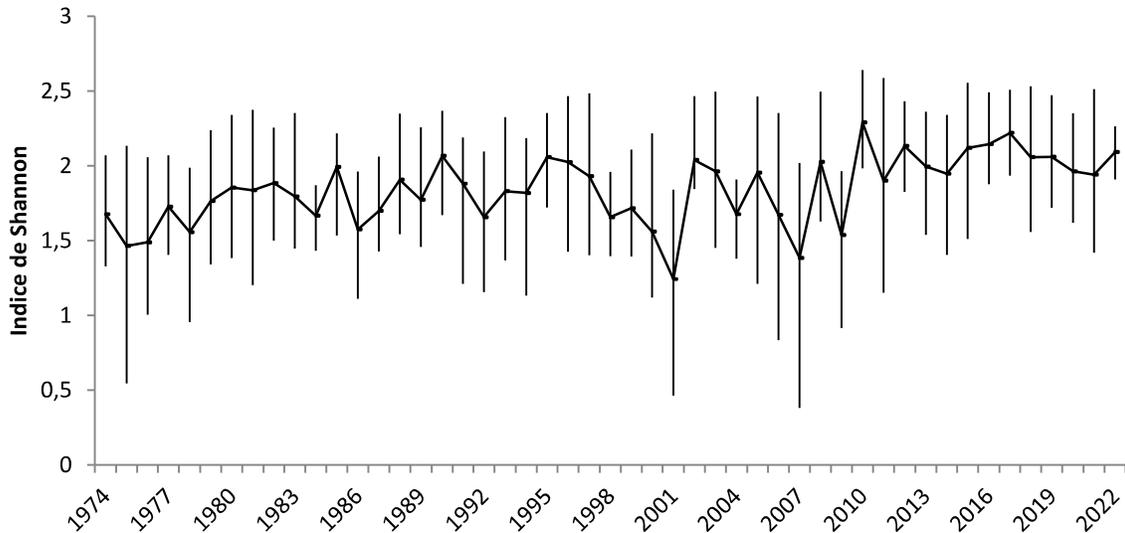


Figure 5: Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon dans le Grand Lac (SHL2). La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale, le 10e et le 90e centile.

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 et dont 2022 fait partie (par ordre de diversité décroissante : 2010, 2017, 2016, 2012, 2015, 2022, 1990, 2018).

Toutefois, certaines années (2001, 2007 et 2009) présentent de faibles diversités. Cela correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* (Zygothécées) 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 Ptot (phosphore total) selon sept classes. Ces classes de concentration en Ptot 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. [Ptot] : concentration en phosphore total en µg/L.

Table 1 : Quality categories defined in the Brettum Index. [Ptot]: in total phosphorus in µg/L.

Classes	[Ptot]	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).

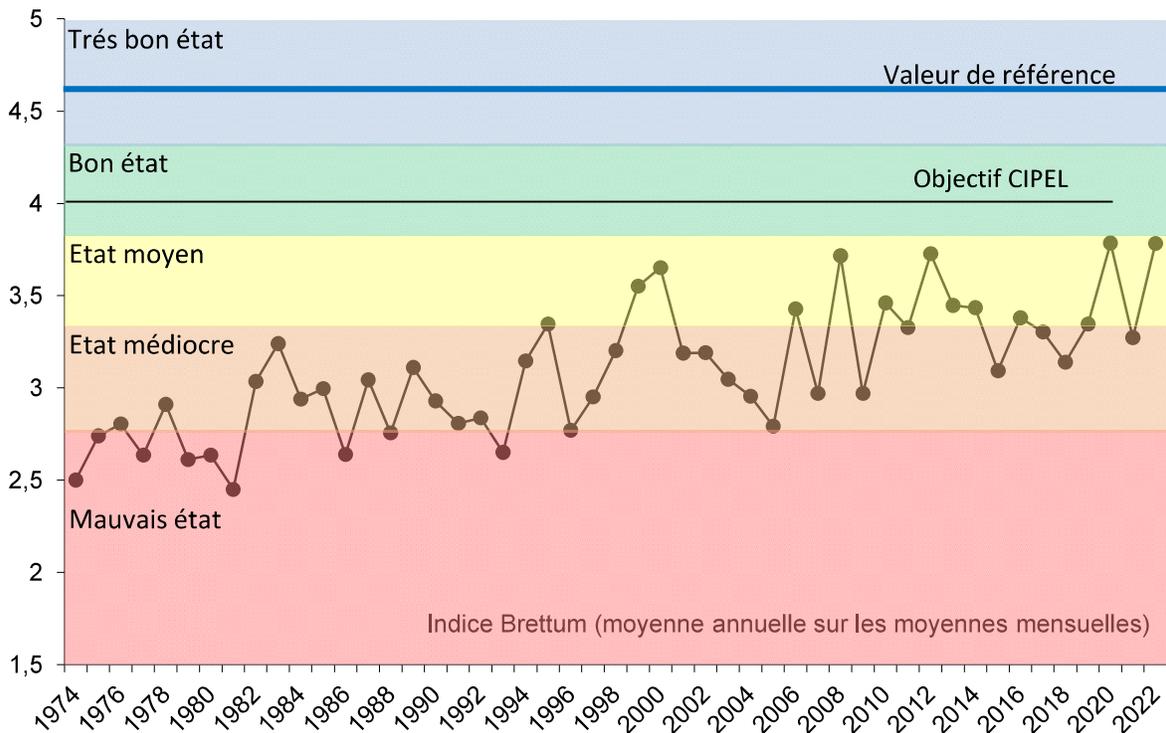


Figure 6: Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2). Les valeurs des limites de classes de qualité écologiques correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman. 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 2022 classe le lac dans un état moyen (valeur = 3.78), mais nous sommes très proche de la limite entre la qualité moyenne et bonne (3.83). Cette valeur est la plus élevée avec celle de 2020 (également 3.78). Nous sommes cependant toujours éloignés de l'objectif de la Cipel (4), et de la valeur de référence (4.62).

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).

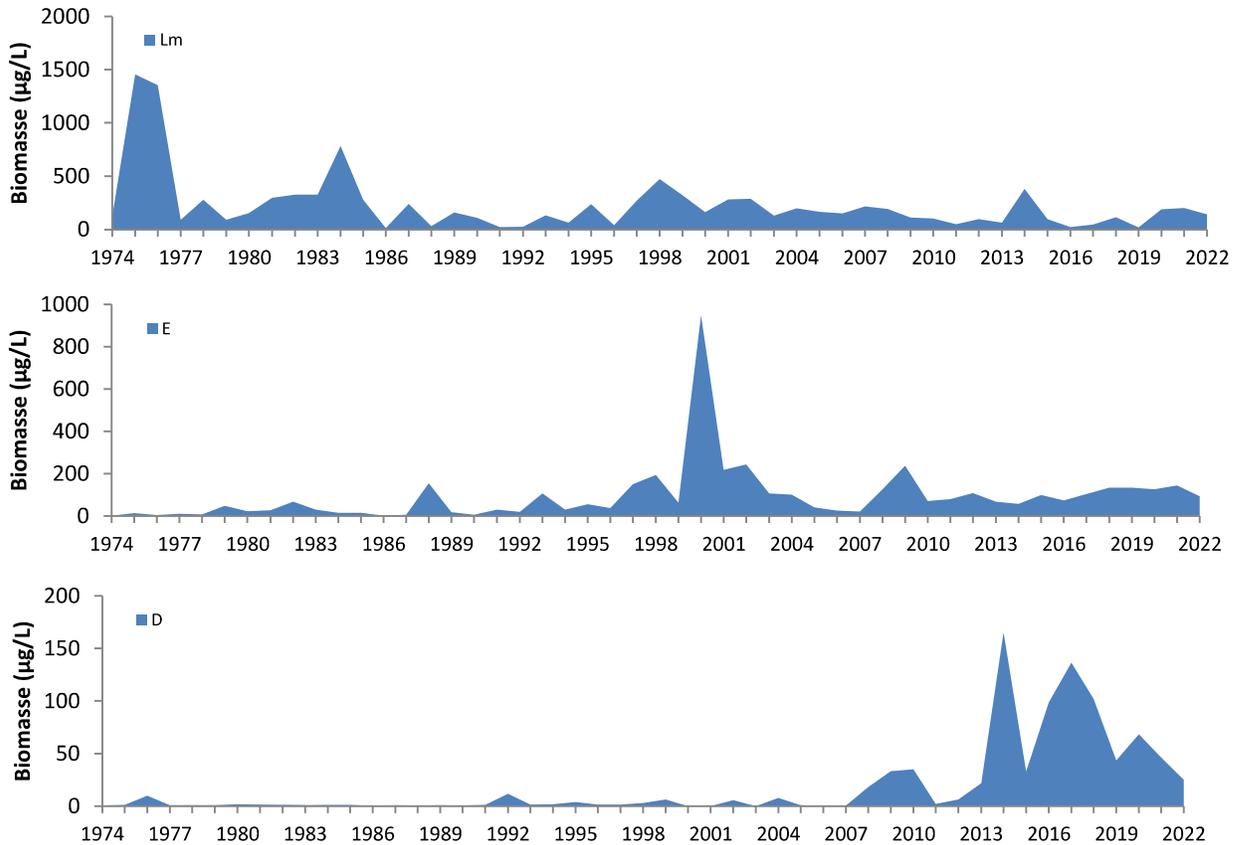


Figure 7: Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds *et al.* (2002), dans le Grand Lac (SHL2)

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 2022 est observée (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.

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.
- 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., Taddonleke, 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.
- 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.
- 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.

ANNEXE

ANNEXE I : Définition des groupes fonctionnels selon 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
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>Synechra 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>Chrysooccus</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>Uroglana</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>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	?