

PHYTOPLANKTON DU LEMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2023

PAR

Frédéric RIMET

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

RÉSUMÉ

*En 2023, 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 faibles et dominées par des taxons indicateurs de milieux brassés et oligotrophes (petites diatomées centriques et Cryptophycées). Puis à partir d'avril, la biomasse augmente fortement pour atteindre un maximum le 19 avril ($3423 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et la composition taxonomique change : le compartiment est dominé par une diatomée pennée (*Diatoma elongatum*). En juin et début juillet, ce sont les Dinobryon, des espèces indicatrices de milieux oligotrophes qui dominent le compartiment. En fin d'été (juillet août) la biomasse augmente fortement pour atteindre un maximum le 26 juillet ($4809 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). La biomasse est dominée par des chlorophycées. A partir de septembre la biomasse diminue progressivement pour atteindre un minimum le $135 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ le 19 décembre.*

La biomasse de l'année 2023 présente une biomasse annuelle moyenne ($1576 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) comparable à celles des années 2017-2021. Cette biomasse annuelle reste supérieure à l'objectif proposé par la CIPEL, qui est de ne pas dépasser $1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. La particularité de l'année 2023 est d'avoir une proportion en Chlorophycées (32%) supérieure à celles de toutes les années précédentes (10% en moyenne sur toute la chronique) ; il s'agit de la 3ème biomasse la plus élevée en Chlorophycées de toute la chronique après celles de 2004 ($579 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et 2002 ($518 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$).

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 « bonne » qualité pour l'année 2023 (classification selon « intercalibration lake type »). La valeur de 2023 est la plus élevée de toute la chronique, mais reste inférieure à l'objectif de la Cipel (4).

ABSTRACT

*In 2023, 18 sampling campaigns were carried out at station SHL2 to analyze the qualitative and quantitative evolution of phytoplankton communities. The beginning of the year is characterized by low biomass, dominated by taxa indicative of mixed and oligotrophic environments (small centric diatoms and Cryptophyceae). From April onwards, biomass rises sharply, reaching a maximum on April 19 ($3423 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), and the taxonomic composition changes: the compartment is dominated by a pennate diatom (*Diatoma elongatum*). In June and early July, Dinobryon, species indicative of oligotrophic environments, dominate the compartment. At the end of summer (July-August), biomass rises sharply, reaching a maximum on July 26 ($4809 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Biomass is dominated by chlorophyceae. From September onwards, biomass gradually decreases, reaching a minimum of $135 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ on December 19.*

Biomass for the year 2023 shows an average annual biomass ($1576 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) comparable to those for the years 2017-2021. This annual biomass remains higher than the objective proposed by CIPEL, which is not to exceed $1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. The particularity of the year 2023 is that the proportion of Chlorophyceae (32%) is higher than in all previous years (10% on average over the whole chronicle) ; this is the 3rd highest Chlorophyceae biomass of the whole chronicle, after those of 2004 ($579 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) and 2002 ($518 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$).

Finally, the Brettum index, which assesses the trophic level of the lake based on the species composition of phytoplankton, gives a lake ecological status of "good" quality for the year 2023 (classification according to "intercalibration lake type"). The 2023 value is the highest in the entire chronicle, but remains below the Cipel objective (4).

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 2023 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), 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. MÉTHODES

Pour le Grand Lac, le phytoplancton a été récolté de janvier à décembre 2023 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 avril, octobre, novembre, décembre et deux fois par mois les autres mois. Au total, 20 campagnes ont été menées en 2023.

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 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Le détail des protocoles est donné dans Druart & Rimet (2008).

Différentes métriques ont été calculées à partir des listes floristiques :

- la biomasse des classes algales (sensu 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. ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2023

3.1.1. Évolution des classes d'algues et des taxons dominants

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2023 (Figures 1 et 2) :

- Une phase hivernale (2 février au 7 mars) : cette phase est caractérisée par des biomasses dominées par des Cryptophycées de petites taille (*Plagioselmis* spp.) et des petites diatomées centriques (*Cyclotella costei*) qui sont classiquement observées à cette période. Elles sont adaptées aux milieux brassés et oligotrophes. On note la présence dans une moindre mesure de *Fragilaria crotonensis*, une diatomée pennée, qui est normalement observée plus tard dans la saison, lorsque la masse d'eau est stratifiée.
- Une phase printanière (19 avril au 22 mai) : pendant cette phase, la biomasse augmente fortement pour atteindre un pic de $3423 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ le 19 avril. C'est une grande diatomée pennée, *Diatoma elongatum* qui constitue l'essentiel de la biomasse de ce pic : ce taxon est capable de se développer avec des concentrations faibles en nutriments et en silice (Kilham et al. 1977). Elle est accompagnée de biomasses relativement importantes de *Chlamydomonas* sp., une Chlorophycée mobile indicatrice de milieux mésotrophes (Padisak et al. 2009).
- Une phase estivale précoce (13 juin au 10 juillet). On retrouve pendant cette phase une composition taxonomique observée les années précédentes à la même période : *Dinobryon sociale* var. *americanum* qui est une espèce mixotrophe indicatrice de milieux oligotrophes (accompagné d'autres espèces de *Dinobryon* ayant des écologies similaires), *Fragilaria crotonensis* une grande diatomée pennée élective de milieux stratifiés.
- Une phase estivale tardive (26 juillet au 21 août) : la biomasse augmente fortement pour atteindre la valeur maximale de l'année le 26 juillet : $4809 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Une valeur de biomasse aussi élevée n'avait pas été observée depuis le mois de mai 2017 ($6432 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ et qui avait été le fait de deux espèces, une Diatomée pennée et une Chlorophycée). Cette biomasse est très largement constituée de *Micractinium pusillum*. Cette espèce coloniale appartient au groupe fonctionnel F (Reynolds et al. 2002, Padisak et al. 2009), qui regroupe les espèces vivant dans les épilimnions clairs et qui tolèrent de faibles concentrations en nutriments. Elle est accompagnée d'une autre Chlorophycée non-coloniale, *Monoraphidium minutum* vivant dans les milieux riches en nutriments (Reynolds et al. 2002). La présence de ces deux espèces avec de telles biomasses n'est pas commune dans le Léman.
- Une phase automnale et hivernale (7 septembre au 19 décembre) : la biomasse diminue progressivement tout au long de cette phase pour atteindre un minimum le 19 décembre ($135 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). En début de phase, *Monoraphidium minutum* (accompagné d'une autre espèce du même genre proche écologiquement, *M. circinale*) domine le compartiment puis sa biomasse diminue pour disparaître en décembre. Pour les mois de novembre et décembre, la composition de la communauté phytoplanctonique est assez classique, avec la dominance de Cryptophycées (*Plagioselmis* spp., *Cryptomonas* sp.) qui présentent habituellement des biomasses relatives importantes en période hivernale.

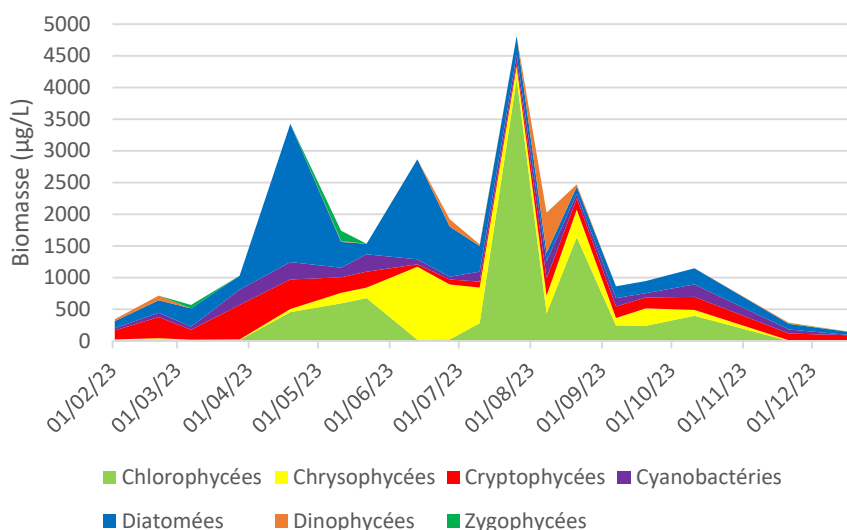


Figure 1. Variations mensuelles de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2023

Figure 1. Monthly changes in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva in 2023

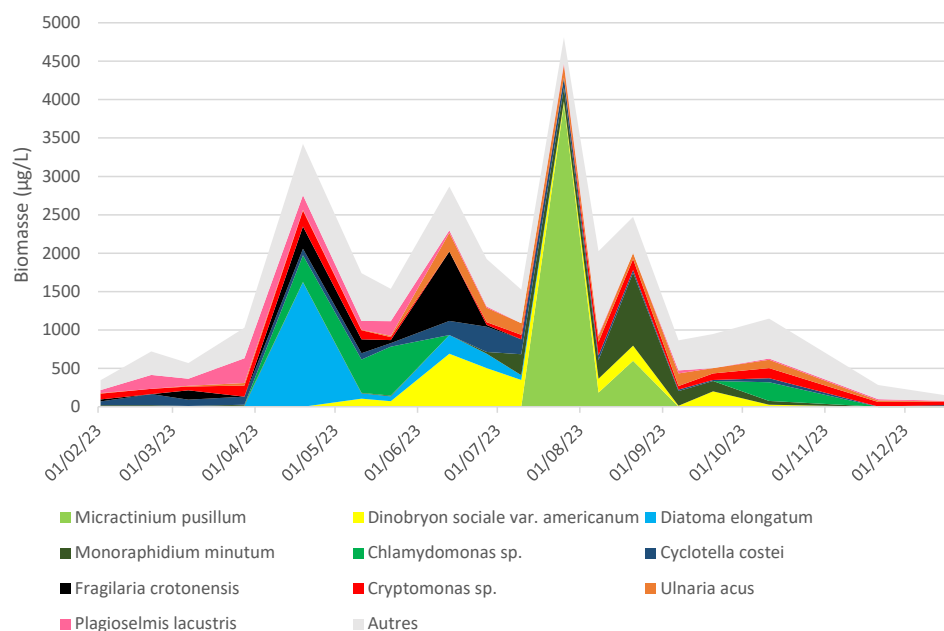


Figure 2. Variations mensuelles de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2023
Figure 2. Monthly changes in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva in 2023

3.1.2. Évolution 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 2023.

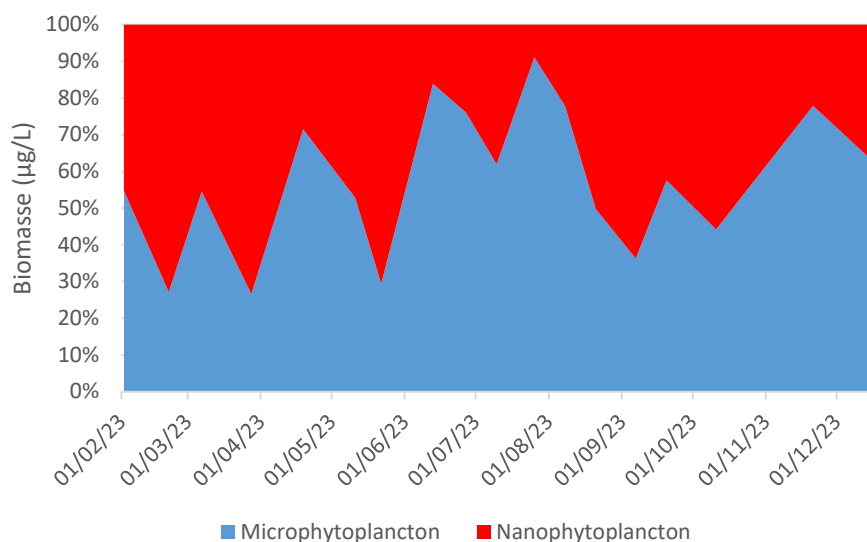


Figure 3. Variations mensuelles de la biomasse du phytoplancton par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2023.
Figure 3. Monthly change of phytoplankton biomass by size class in Upper Lake Geneva during 2023.

En 2023, le microphytoplancton domine la biomasse de l'année dans 12 échantillons sur 18 (65 % de la biomasse moyenne annuelle). C'est surtout pendant l'été (du 13 juin au 8 août) que le microphytoplancton domine largement le compartiment avec 78% de la biomasse en moyenne.

4. ÉVOLUTION INTER-ANNUELLE

4.1. ÉVOLUTION DES CLASSES D'ALGUES

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

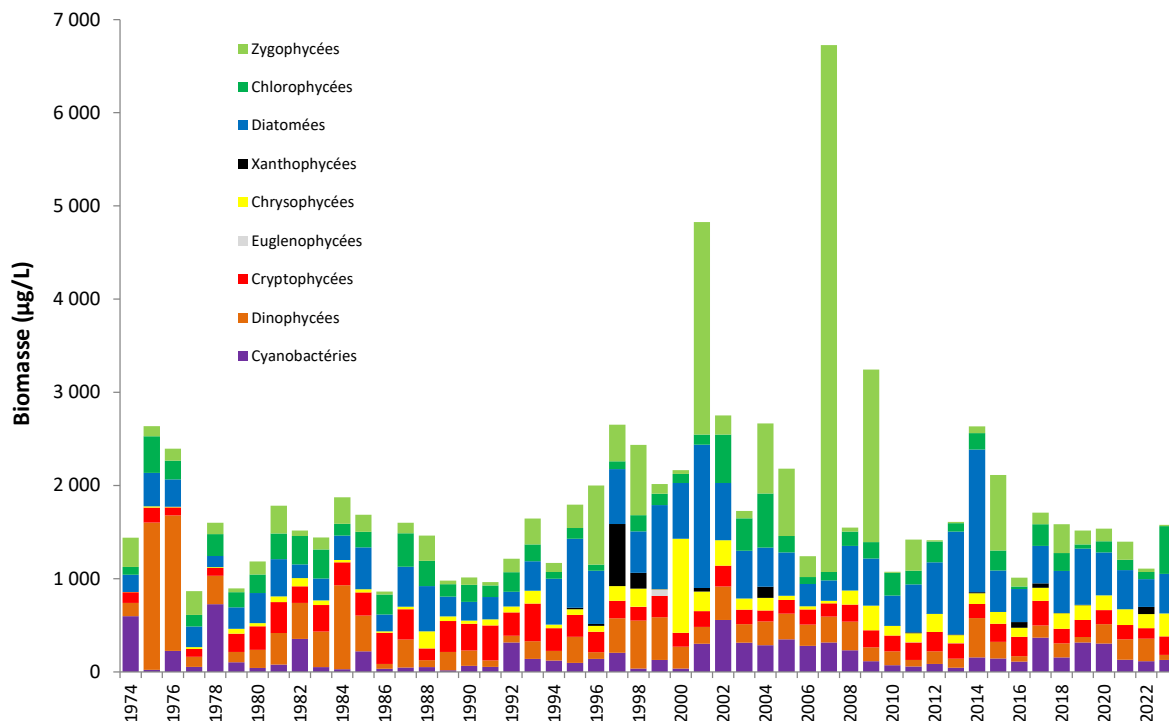


Figure 4. Évolution inter-annuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac (SHL2). La CIPEL a fixé à $1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

Figure 4. Inter-annual variation in annual mean biomass of major phytoplankton groups in Upper Lake Geneva. The CIPEL's objective is to not exceed an average annual biomass of $1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ in Lake Geneva.

La biomasse de l'année 2023 présente une biomasse annuelle moyenne ($1576 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) comparable à celles des années 2017-2021. Cette biomasse annuelle reste supérieure à l'objectif proposé par la CIPEL, qui est de ne pas dépasser $1000 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

La particularité de l'année 2023 est d'avoir une proportion en Chlorophycées (32.0%) supérieure à celles de toutes les années précédentes (10% en moyenne sur toute la chronique) ; il s'agit de la 3ème biomasse la plus élevée en Chlorophycées de toute la chronique après celles de 2004 ($579 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et 2002 ($518 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$).

4.1.1. Évolution de la diversité

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2023. 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 10^e et 90^e centile. L'évolution de ces valeurs est donnée sur la figure 5.

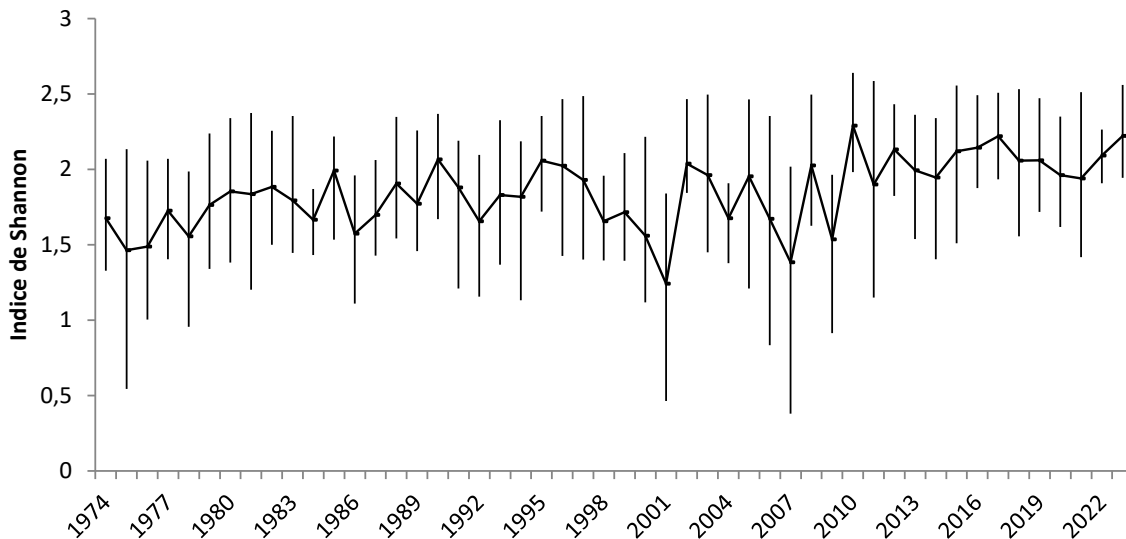


Figure 5. Évolution inter-annuelle de l'indice de diversité de Shannon dans le Grand Lac (SHL2). La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale, le 10^e et le 90^e centile.

Figure 5. Inter-annual variation of the Shannon diversity index in the Upper Lake of Geneva. The line represents the average annual diversity, the vertical bars the 10th and 90th percentiles.

La diversité peut être un indicateur de l'état trophique (concentrations en nutriments) en milieu aquatique : des relations sont régulièrement établies entre diversité et concentration en nutriments (e.g. 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 2023 fait partie (par ordre de diversité décroissante : 2010, 2023, 2017, 2016, 2012, 2015, 2022, 1990, 2018).

Certaines années (2001, 2007 et 2009) présentent de faibles diversités : cela correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* (Zygophycées) qui ont dominé fortement le peuplement phytoplanctonique.

4.1.2. Évolution 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 *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 phosphore total telles que définies dans l'indice de Brettum sont indiquées dans le Tableau 1 avec leur correspondance à l'état 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 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ Table 1. Quality categories defined in the Brettum index. [Ptot] : total phosphorus concentration in $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$

Classes	[Ptot]	État trophique
6	$\leq 5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Ultra-oligotrophe
5	$5-8 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Oligotrophe
4	$8-15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Oligo-mesotrophe
3	$15-30 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Meso-eutrophe
2	$30-60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Eutrophe
1	$> 60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	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).

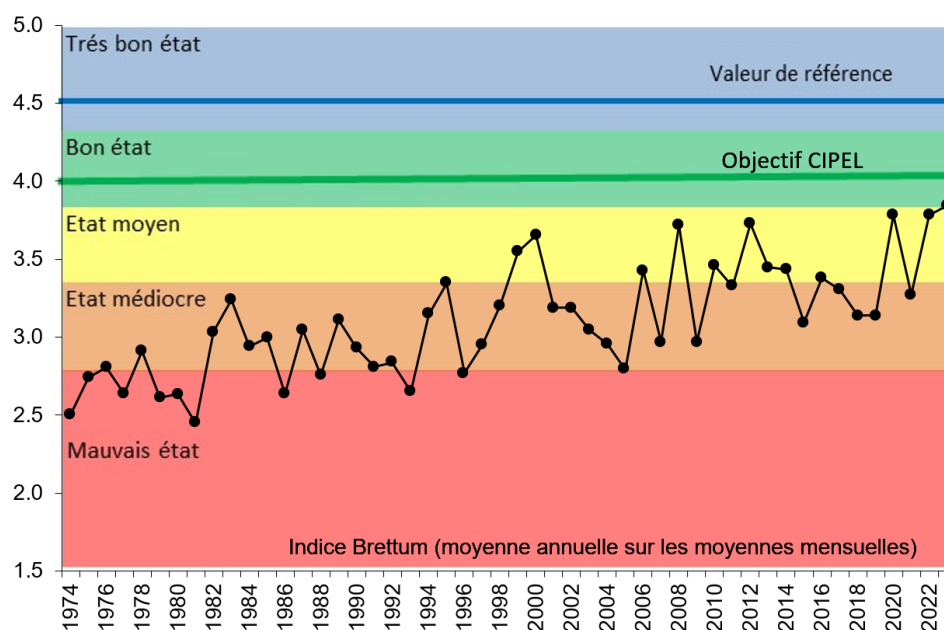


Figure 6. Évolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2). Les valeurs des limites de classes de qualité écologiques correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration Lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman. La valeur de référence correspond à un écosystème non impacté par les activités humaines.

Figure 6. Long-term trends of the Brettum index. Ecological state boundaries for lake type L-AL-3 (Large alpine lakes) are taken from Wolfram *et al.* (2007). The CIPEL fixed an objective of 4 for Lake Geneva. The reference value corresponds to the value expected in a lake unimpacted by human activities.

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

L'année 2023 classe le lac dans un bon état (valeur = 3.84). Cette valeur, qui se situe juste au-dessus de la limite entre la qualité moyenne et bonne (3.83), est la plus élevée de toute la chronique. Elle reste cependant éloignée de l'objectif de la CipeL (4), mais s'approche de la valeur de référence (4.62).

4.1.3. Évolution des groupes fonctionnels

La dynamique inter-annuelle 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).

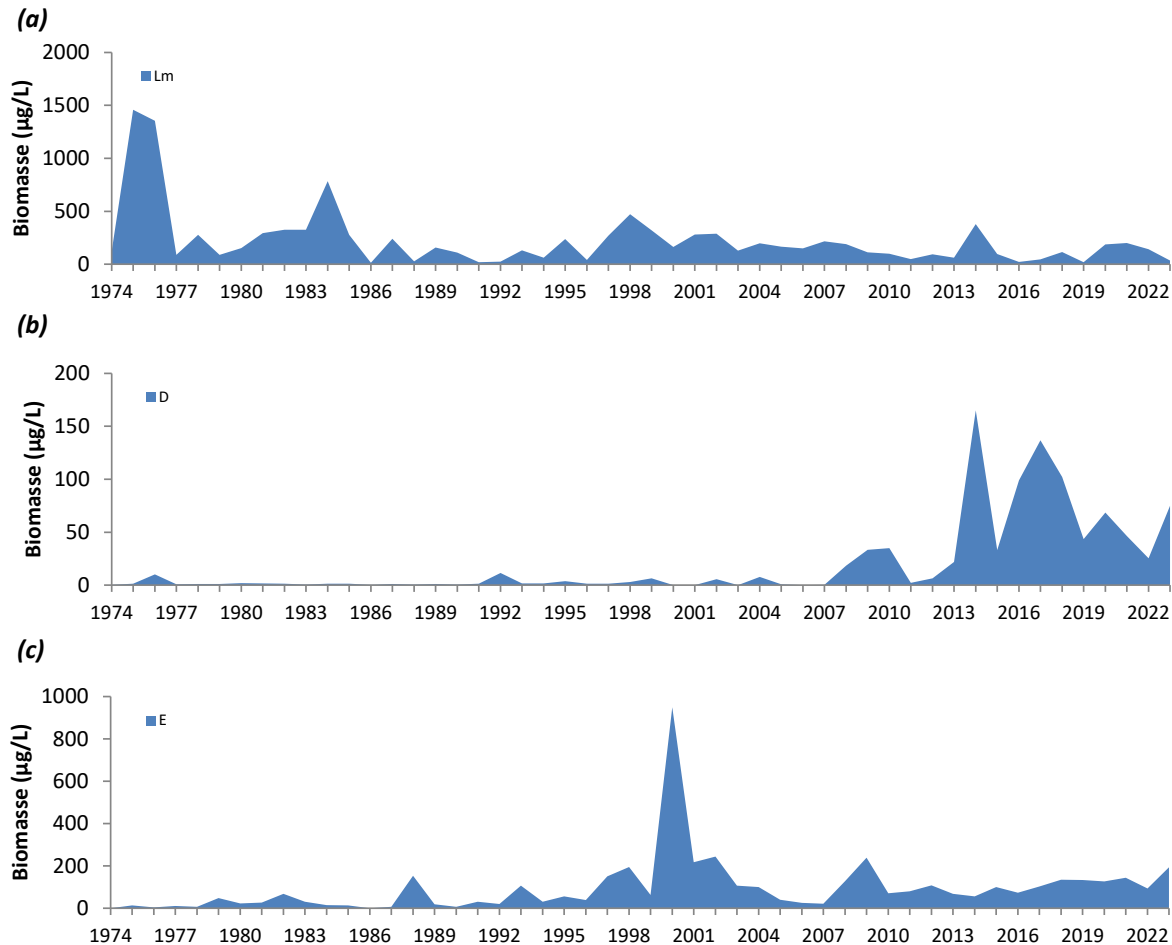


Figure 7. Évolution de la dynamique inter-annuelle des groupes fonctionnels (a) Lm, (b) E et (c) D de Reynolds *et al.* (2002), dans le Grand Lac (SHL2)

Figure 7. Long-term changes in annual biomass of functional groups (a) Lm, (b) E and (c) 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 2023 est observée (Figure 7a).

Le *groupe E*, qui rassemble des taxons caractéristiques des milieux oligotrophes, présente une dynamique inverse avec une stabilisation depuis une dizaine d'années (Figure 7b). Ces dynamiques indiquent une ré-oligotrophisation durable 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). Depuis 2014, les biomasses de ces taxons sont élevées par rapport à l'ensemble de la chronique (Figure 7c). Ces taxons peuvent être indicateurs de fortes crues (e.g. des affluents principaux tel que le Rhône ou encore la Dranse), qui apportent temporairement des taxons benthiques dans la zone pélagique.

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., 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.
- Utermöhl, H., 1958. Zür Vervollkommung der quantitative Phytoplankton Methodik. *Mitt. Internat. Ver. Theor. Angew. 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)

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>Plagioselmis</i> <i>Chrysochromulina</i>	stratification	mixing, filter feeding
X1	shallow mixed layers in enriched conditions	<i>Chlorella</i> , <i>Ankara</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
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	?