

PHYTOPLANKTON DU LÉMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2024

PAR

Frédéric RIMET

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

RÉSUMÉ

En 2024, 20 campagnes de prélèvements ont été effectuées à la station SHL2 afin d'analyser l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. Parmi celles-ci, deux campagnes exceptionnelles, menées les 10 et 23 juillet, ont été spécialement conçues pour évaluer l'impact de la crue historique du Rhône, survenue le 30 juin 2024, sur la qualité de l'eau du lac Léman.

Le début de l'année (janvier à mai) se caractérise par des biomasses assez variables, dominées d'abord par de petites Diatomées centriques typiques de milieux brassés, puis par de grandes diatomées pennées. Puis, pendant la phase estivale, la composition taxonomique change fortement et est d'abord dominée par des Chrysophycées indicatrices de milieux oligotrophes (mai, juin), puis de grandes Diatomées pennées (juillet). Ensuite, ce sont des Diatomées plutôt de milieux benthiques et/ou tolérant les crues qui vont présenter des biomasses importantes (août-septembre). En automne, un pic de biomasse d'une espèce de Chrysophycée est enregistré en octobre, puis la biomasse diminue fortement en fin d'année et est dominée par de petits taxons typiques de milieux brassés et de faible luminosité.

L'année 2024 présente une biomasse annuelle assez faible (1006 µg/L) inférieure à la moyenne des 10 années précédentes. Cette biomasse annuelle est légèrement supérieure à l'objectif proposé par la CIPEL, qui est de ne pas dépasser 1000 µg/L. La particularité de l'année 2024 est de présenter une proportion en taxons tolérant les crues la plus élevée de toute la chronique : ce type de taxon est régulièrement présent avec des biomasses relatives importantes depuis plus d'une 10^{aine} d'années.

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 2024 (classification selon « intercalibration lake type »). La valeur de 2024 est la plus élevée de toute la chronique, et est supérieur à l'objectif de la Cipel (4).

ABSTRACT

In 2024, 20 sampling campaigns were conducted at the SHL2 station to analyze the qualitative and quantitative evolution of phytoplankton communities. Among these, two exceptional campaigns, carried out on 10th and 23rd July, were specifically designed to assess the impact of the historic Rhône River flood that occurred on June 30, 2024, on the water quality of Lake Geneva.

The beginning of the year (January to May) was marked by highly variable biomasses, initially dominated by small centric diatoms typical of mixed environments, followed by large pennate diatoms. During the summer period, the taxonomic composition changed significantly: it was first dominated by Chrysophytes indicative of oligotrophic environments (May–June), then by large pennate diatoms in July. In August and September, the phytoplankton community was mainly composed of diatoms typical of benthic environments and/or tolerant of flood conditions, presenting high biomasses. In autumn, a biomass peak of a Chrysophyte species was recorded in October, followed by a sharp decrease at the end of the year, dominated by small taxa typical of mixed, low-light environments.

The year 2024 showed a relatively low annual biomass (1006 µg/L), below the average of the previous ten years, though slightly exceeding the target set by CIPEL, which is not to surpass 1000 µg/L. A notable feature of 2024 is the exceptionally high proportion of flood-tolerant taxa—the highest ever recorded in the dataset. These taxa have, however, been regularly observed with significant relative biomasses for over a decade.

Finally, the Brettum index, which assesses the lake's trophic status based on the phytoplankton species composition, indicated a “good” ecological status for Lake Geneva in 2024 (according to the “intercalibration lake type” classification). The 2024 value was the highest on record and exceeded the target value set by CIPEL (threshold = 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 2024 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 - 2024). 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 2024 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, décembre, trois fois par mois en juillet et deux fois par mois les autres mois. Au total, 20 campagnes ont été menées en 2024.

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 $\mu\text{g/L}$ (en considérant que 1L de biovolume algal égale 1kg de biomasse) . 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. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2024

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 2024 (Figures 1 et 2) :

- **Une phase hivernale et printanière (25 janvier au 13 mai) :** la biomasse, qui varie beaucoup (de 167 à 1176 $\mu\text{g/L}$), est dominée par des Diatomées : d'abord des petites Diatomées centriques adaptées aux milieux brassés et oligotrophes (*Cyclotella costei*) de janvier à mars, puis par de grandes Diatomées pennées (*Fragilaria crotonensis*), plus adaptée à des masses d'eau stratifiées de mars à mai.

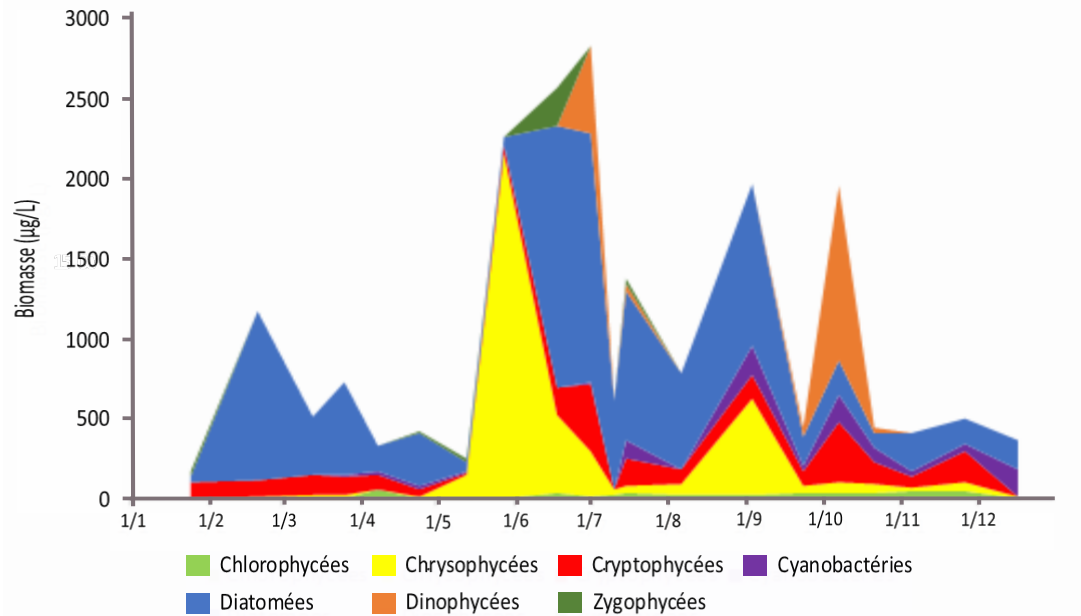


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL2) en 2024.

Figure 1 : Changes in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva in 2024.

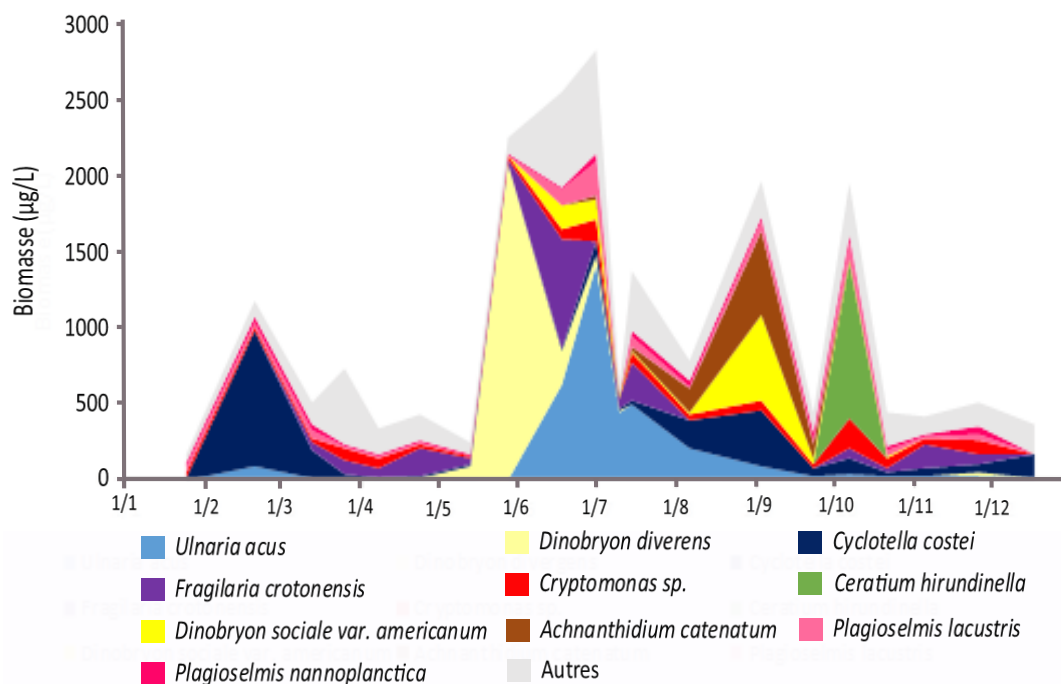


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL2) en 2024.

Figure 2 : Changes in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva in 2024.

- **Une phase estivale (25 mai au 23 septembre)** : pendant cette phase, la biomasse augmente fortement pour atteindre un pic de 2831 $\mu\text{g/L}$ le 1er juillet, et la composition taxonomique change beaucoup. En début de phase estivale (fin mai à juin), ce sont les Chrysophycées, avec des espèces de *Dinobryon* qui dominent la biomasse : ce sont des espèces mixotrophes indicatrices de milieux oligotrophes (Padisak et al. 2009). Ensuite, de juillet à début août, ce sont les Diatomées pennées qui vont dominer le compartiment algal, avec *Fragilaria crotonensis*, une espèce typique du plancton indicatrice de milieu riche en silice, et *Ulnaria acus* (Reynolds et al. 2002), une espèce tolérante les crues (Padisak et al. 2009). D'août à septembre, *Ulnaria acus* disparaît progressivement pour laisser la place à *Cyclotella costei* (Diatomée centrique), ainsi qu'à *Achnanthes catenatum*, une petite diatomée monoraphidée plutôt trouvée proche de milieux benthiques et formant de courtes chainettes. On observe également la Chrysophycée, *Dinobryon sociale* var. *americanum*, indicatrice de milieu oligotrophe.

- **Une phase automnale et hivernale (7 octobre au 17 décembre)** : Un pic de biomasse est observé le 7 octobre, du fait d'une espèce de Dinophycée (*Ceratium hirundinella*), indicatrice d'épilimnion stratifié et bien éclairé. Puis la biomasse diminue fortement à partir de novembre et reste stable jusqu'à la fin d'année : elle est alors à nouveau dominée par une espèce de Diatomée (*Cyclotella costei*), des petites espèces de Cryptophycées (*Plagioselmis* spp.) adaptées aux milieux brassés et aux faibles luminosités.

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 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 2024.

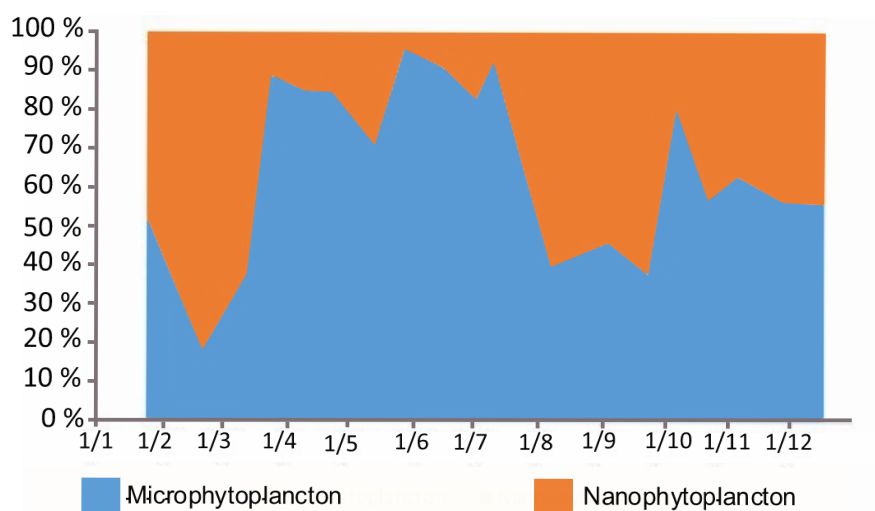


Figure 3 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classes de taille dans le Grand Lac (SHL2) en 2024.

Figure 3 : Changes of phytoplankton biomass by size classes in Upper Lake Geneva (SHL2) during 2024.

En 2024, le microphytoplancton domine la biomasse de l'année dans 15 échantillons sur 20. C'est surtout de la fin mars à la mi-juillet que le microphytoplancton domine largement le compartiment avec 86 % de la biomasse en moyenne.

3.2 ÉVOLUTION INTERANNUELLE

3.2.1. Évolution des classes d'algues

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

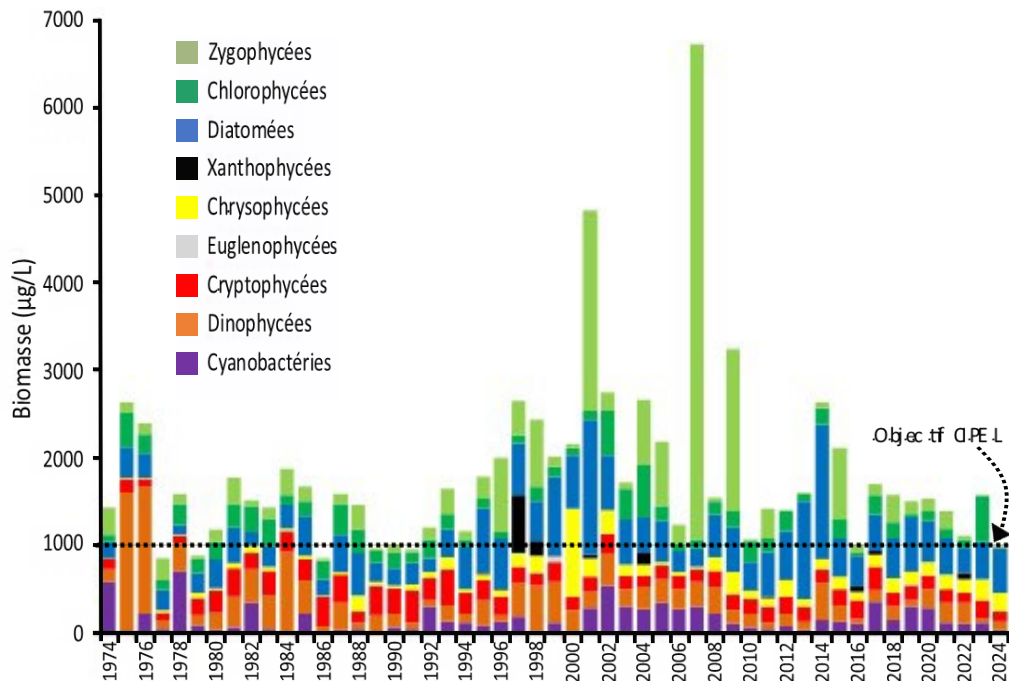


Figure 4 : Évolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac (SHL2). La CIPEL a fixé à 1000 µg/L la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

Figure 4 : Inter-annual 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 µg/L in Lake Geneva.

La biomasse de l'année 2024 présente une biomasse annuelle moyenne (1006 µg/L), inférieure à la moyenne des 10 années précédentes (1618 µg/L). Cette biomasse annuelle reste légèrement supérieure à l'objectif proposé par la CIPEL, qui est de ne pas dépasser 1000 µg/L. La particularité de l'année 2024 est d'être l'une des biomasses moyenne annuelle les plus faibles de toute la chronique (la 6^e plus faible).

3.2.2. Évolution de la diversité

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974 - 2024. 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.

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 (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, 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* (Zygothécées) qui ont dominé fortement le peuplement phytoplanctonique.

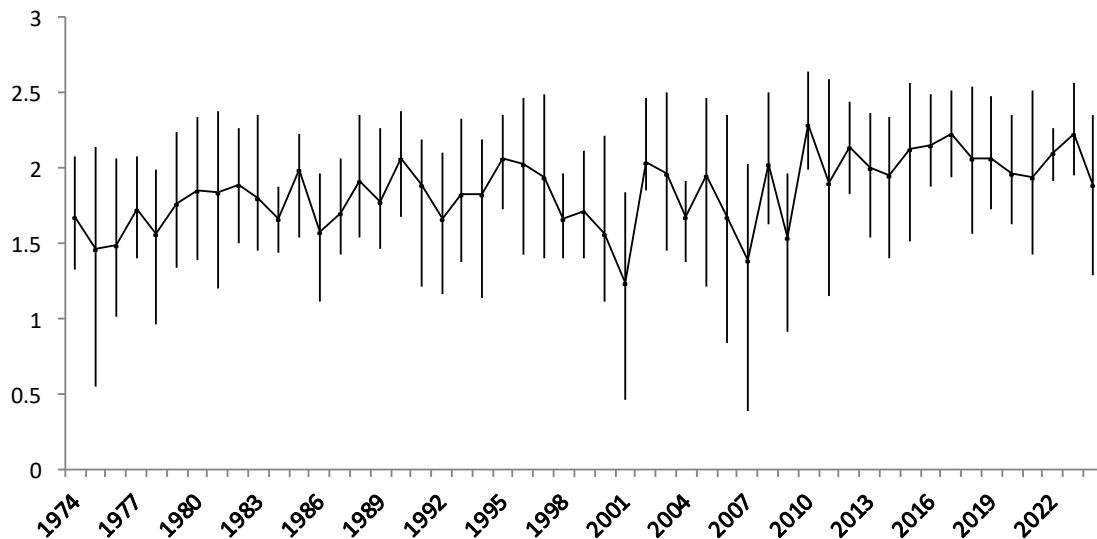


Figure 5 : Évolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon dans le Grand Lac (SHL2). La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale, le 10^e et le 90^e centile.

Figure 5: Interannual 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.

3.2.3. 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 six 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 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. [P_{tot}] : concentration en phosphore total en µg/L.

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

Classes	[P _{tot}]	État trophique
6	<= 5 µg/L	Ultra-oligotrophe
5	5 - 8 µg/L	Oligotrophe
4	8 - 15 µg/L	Oligo-mésotrophe
3	15 - 30 µg/L	Méso-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).

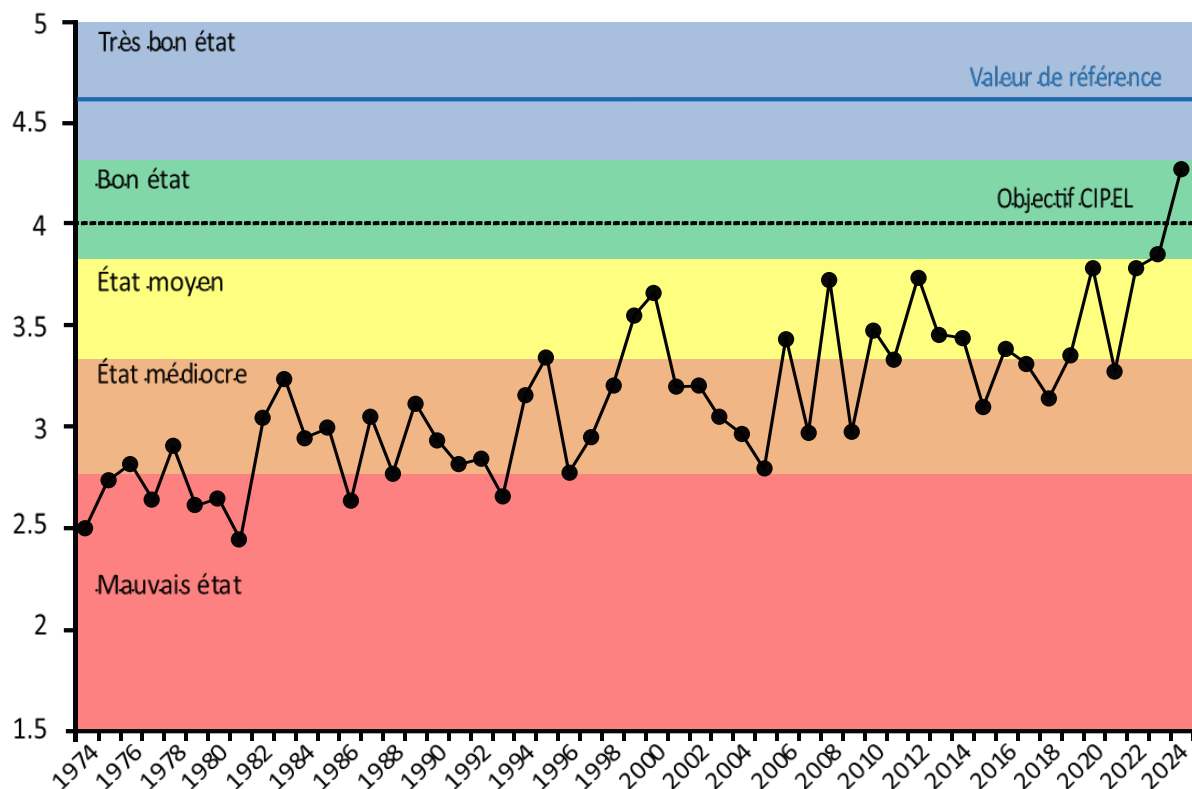


Figure 6 : Évolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2). Les valeurs des limites de classes de qualité écologiques correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration Lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman. La valeur de référence de 4.62 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 of 4.62 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 (mauvais état) selon l'indice de Brettum.

Depuis lors, cet indice montre une évolution progressive vers un état oligotrophe, traduisant une amélioration notable de l'état trophique du lac. En 2024, l'indice Brettum atteint une valeur de 4.25, ce qui correspond à un bon état écologique.

Cette valeur, qui se situe juste au-dessous de la limite entre le bon état et le très bon état, est la valeur la plus élevée de toute la chronique. Elle est au-dessus de l'objectif de la CIPEL (4), et s'approche de la valeur de référence (4.62).

3.2.4. Évolution 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).

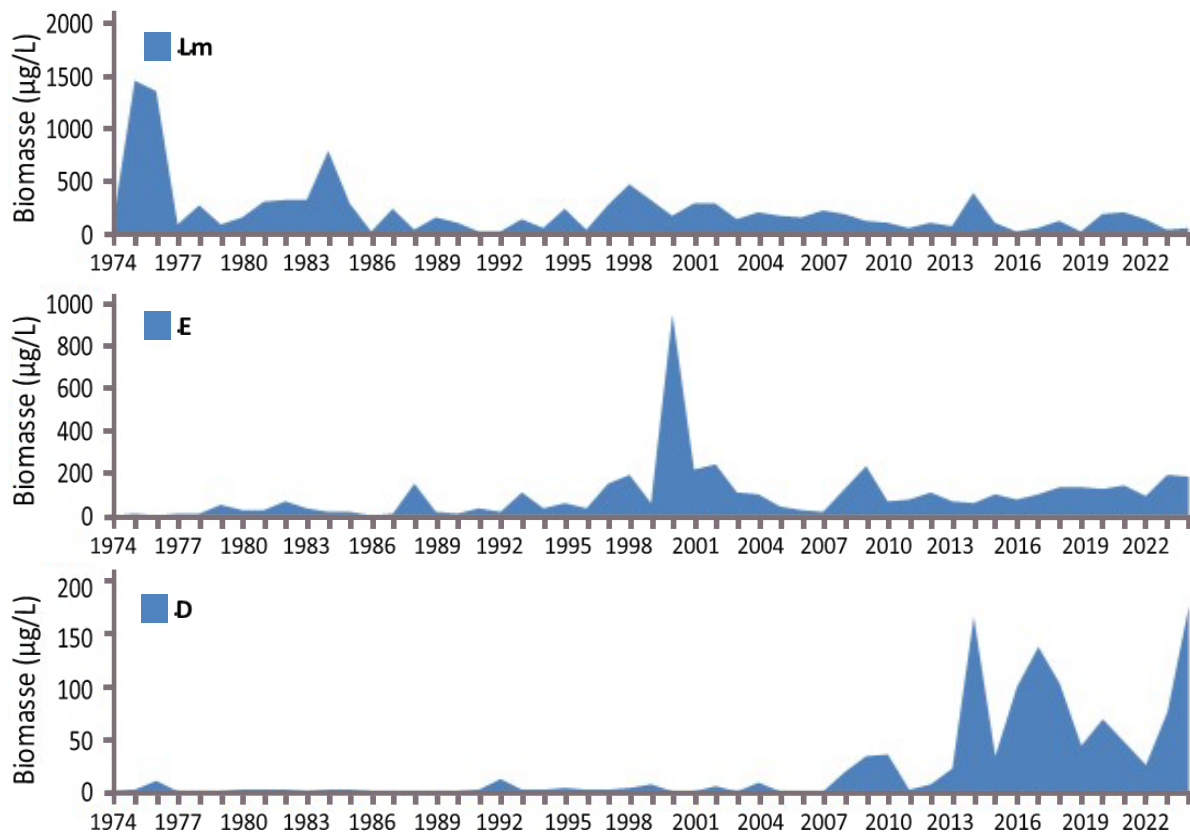


Figure 7 : Évolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds *et al.* (2002), dans le Grand Lac (SHL2).

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 2024 est observée (Figure 7). Il est devenu relictuel actuellement.

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 durable de la masse d'eau.

Le groupe D rassemble les taxons indicateurs (dont *Ulnaria acus*, *Achnanthyidium catenatum*) des milieux turbides et/ou de faibles profondeurs selon Reynolds *et al.* (2002). Depuis 2014, les biomasses de ces taxons sont élevées par rapport à l'ensemble de la chronique. Ces taxons peuvent être indicateurs de fortes crues (ex : des affluents principaux tel que le Rhône ou encore la Dranse), qui apportent temporairement des taxons benthiques dans la zone pélagique. 2024 est l'année qui présente les plus fortes biomasses de ce groupe (175 µg/L en moyenne annuelle).

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>Limnolthrix 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	?