

PHYTOPLANCTON DU LEMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2020

Frédéric RIMET

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

RESUME

En 2020, 15 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 élevées pour cette saison, et essentiellement dominées par une petite diatomée centrique jusqu'en avril, puis par une grande diatomée pennée jusqu'en juin. Ensuite, une phase des eaux claires est observée le 30 juin. Après cette date, la composition change fortement : de grandes Dinophycées, caractéristiques des épilimnions bien stratifiés, présentent une part importante du compartiment de mi-juillet à mi-septembre. Des Chrysophycées, électives de milieux oligotrophes, accompagnent les Dinophycées pendant cette période. On note cependant un pic de biomasse de Chlorophycées caractéristiques d'épilimnion méso-eutrophes à la mi-août. Enfin, à partir d'octobre, ce sont des taxons filamenteux, avec la Zygothrix Mougeotia gracillima, et la cyanobactérie potentiellement toxique Planktothrix rubescens, qui vont dominer la biomasse algale. Ces taxons se développent dans le métalimnion (vers 15-20 m) lorsque le lac est stratifié.

La biomasse annuelle moyenne de 2020 (1537 µg/L) est proche de celle des trois années précédentes. 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 demi-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 (malgré le pic de biomasse inhabituel de Micractinium pusillum en août).

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 2020 (classification selon « intercalibration lake type »). La valeur de 2020 est la valeur la plus élevée de la chronique (1974-2020).

ABSTRACT

In 2020, 15 sampling campaigns were carried out at the SHL2 station to analyse the qualitative and quantitative changes in phytoplankton communities. The beginning of the year was characterised by relatively high biomasses for this season, essentially dominated by a small centric diatom until April, then by a large pennate diatom until June. Then a clean water phase was observed on 30 June. After this date, the composition changed substantially: large Dinophyceae, characteristic of clearly stratified epilimnions, presented a large proportion of the compartment from mid-July to mid-September. Chrysophyceae, preferring oligotrophic environments, are associated with Dinophyceae during this period. However, a peak of Chlorophyceae biomass can be noted, which is characteristic of meso-eutrophic epilimnion in mid-August. Finally, beginning in October, the filamentous taxa, with the Zygothrix Mougeotia gracillima, and the potentially toxic cyanobacterium Planktothrix rubescens, dominate the algae biomass. These taxa develop in the metalimnion (towards 15–20 m deep) when the lake is stratified.

*The mean annual biomass in 2020 (1537 µg/L) was near that of the 3 previous years. The objective of the CIPEL – maintaining a relatively low phytoplankton biomass (<1000 µg/L) – was not met. The proportion of the biomass represented by taxa has been important for the past 5 years as an indicator of shallow waters. The proportion of taxa that are indicators of oligotrophic environments is higher now than in the 1970s and 1980s, and has remained stable for more than 10 years. The taxa indicating eutrophic epilimnion remains low in number (despite the unusual peak in biomass of *Micractinium pusillum* in August).*

Finally, the Brettum Index, which evaluates the trophic level of the lake, based on the composition in phytoplankton species, gives the lake's ecological status as "average" for 2020 (intercalibration lake type classification). The 2020 value is the highest value of the historical reference (1974–2020).

1. INTRODUCTION

Le phytoplancton est à la base des écosystèmes pélagiques et constitue un élément essentiel dans le fonctionnement des lacs. Il présente une diversité exceptionnelle et sa composition en espèces change entre les saisons et d'année en année. C'est un indicateur écologique de choix pour les lacs.

Le compartiment phytoplanctonique a fait l'objet d'un suivi durant l'année 2020 à la station SHL2 localisée au centre du Grand Lac entre Evian et Lausanne. Cette étude comporte l'analyse de l'évolution qualitative et quantitative des communautés phytoplanctoniques. Différentes métriques, telles que la 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 2020 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, mai, juillet, octobre et décembre, deux fois par mois en août, septembre et novembre, et trois fois pour le mois de juin (pas de prélèvement en mars-avril, à cause du confinement). Au total, 15 campagnes ont été menées en 2020.

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 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),
- 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 SAISONNIERE DE L'ANNEE 2020

3.1.a EVOLUTION DES CLASSES D'ALGUES ET DES TAXONS DOMINANTS

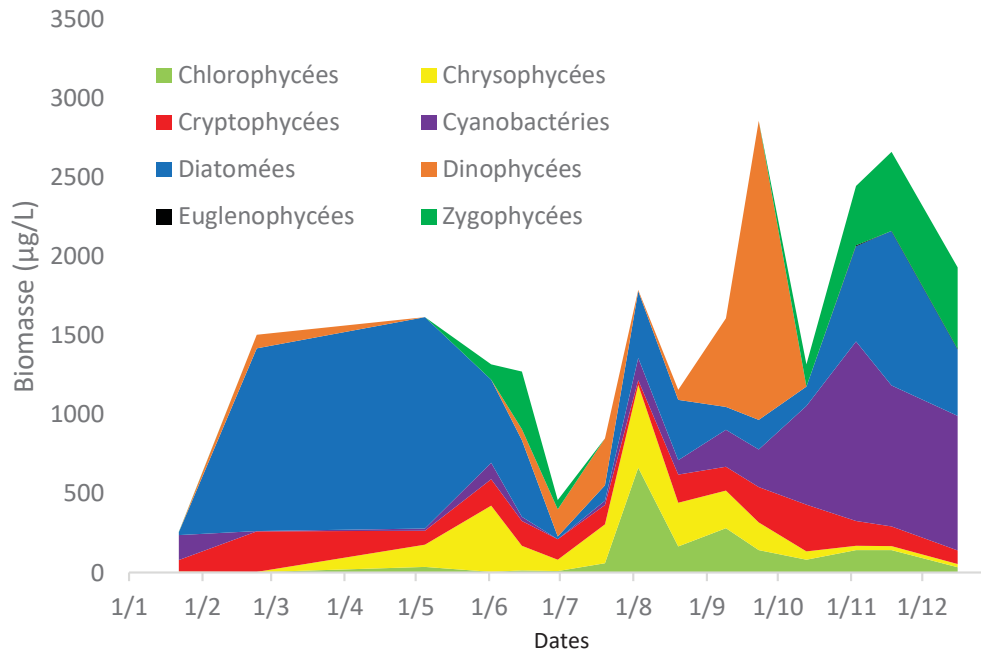


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensu Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2020.

Figure 1: Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensu Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva during 2020.

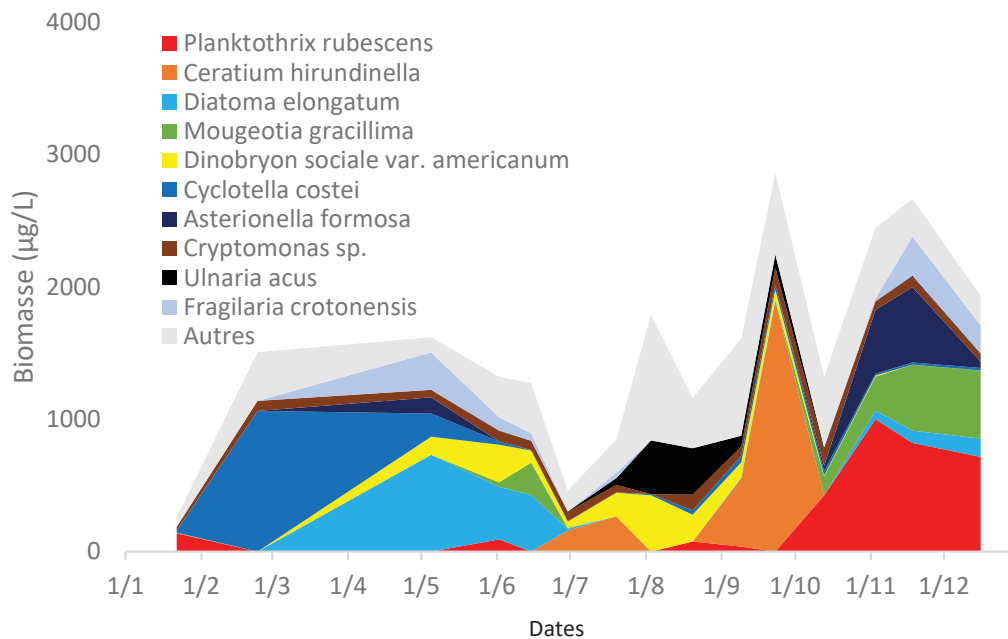


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2020.

Figure 2: Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva during 2020.

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2020 (figures 1 et 2) :

- Une **phase hivernale et printanière** (22 janvier au 15 juin) : cette phase est caractérisée par des biomasses homogènes et élevées pour cette saison (qui oscillent plus classiquement autour de 500 µg/L). C'est d'abord une petite diatomée centrique (*Cyclotella costei*) qui domine le compartiment, elle est adaptée aux milieux brassés, riches en silice et relativement oligotrophes (Rimet et al. 2009, Padisak et al. 2009). Elle est remplacée autour du mois d'avril par une grande diatomée pennée (*Diatoma elongatum*) ; cette espèce est capable de se développer alors que les concentrations en nutriments et en silice sont faibles (elle est souvent observée après le déclin saisonnier d'*Asterionella formosa* –diatomée-, Kilham et al. 1977). La présence de *Dinobryon* spp. est à noter à partir de la mi-avril, un genre de Chrysophycées qui est élective de couches d'eau très pauvres en nutriments (Reynolds et al. 2002).

- Une **phase des eaux claires** (30 juin) : la biomasse est réduite de plus de la moitié entre le 15 et le 30 juin. Les diatomées disparaissent (nourriture préférée du zooplancton). Cette phase des eaux claires est le moment où la composition du phytoplancton change fortement dans l'année. A ce moment, des grandes Dinophycées (*Ceratium hirundinella*) vont dominer le phytoplancton.

- Une **phase estivale** (20 juillet au 23 septembre) : Pendant cette phase, les Dinophycées présentent une part importante du compartiment, en particulier *Ceratium hirundinella*, une espèce caractéristique des épilimnions estivaux bien stratifiés (Reynolds et al. 2002). Elle est accompagnée par des Chrysophycées (*Dinobryon* spp.), présentes dans des couches pauvres en nutriments (habituellement, proche de la surface). Plus inhabituelle est le pic de biomasse important en Chlorophycées au mois d'aout, notamment de l'espèce *Micractinium pusillum* (elle n'est pas représentée sur la figure 2 car sa biomasse annuelle est modeste par rapport aux autres taxons) : ce taxon colonial est présent dans les épilimnions clairs des lacs méso-eutrophes (Padisak et al. 2009).

- Une **phase automnale et hivernale** (13 octobre au 16 décembre) : la biomasse reste élevée pour cette période. Tout comme en 2019, *Planktothrix rubescens* (cyanobactérie) présente des biomasses relatives importantes pendant cette période. Elle est accompagnée de *Mougeotia gracillima* (de la même manière qu'en 2019). *M. gracillima* est une espèce de Zygothrix filamenteuse, qui a une niche écologique proche de *Planktothrix rubescens* (Tapolczai et al. 2015). Elles se développent dans le métalimnion (vers 15-20 m) lorsque le lac est stratifié, profitent des nutriments de l'hypolimnion et de la lumière faible arrivant dans cette zone lorsque l'épilimnion est clair.

3.1.b EVOLUTION DU MICRO ET DU NANOPHYTOPLANCTON

Les taxons nanophytoplanctoniques ont une longueur inférieure à 20 µm et un biovolume inférieur à 10 000 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 2020.

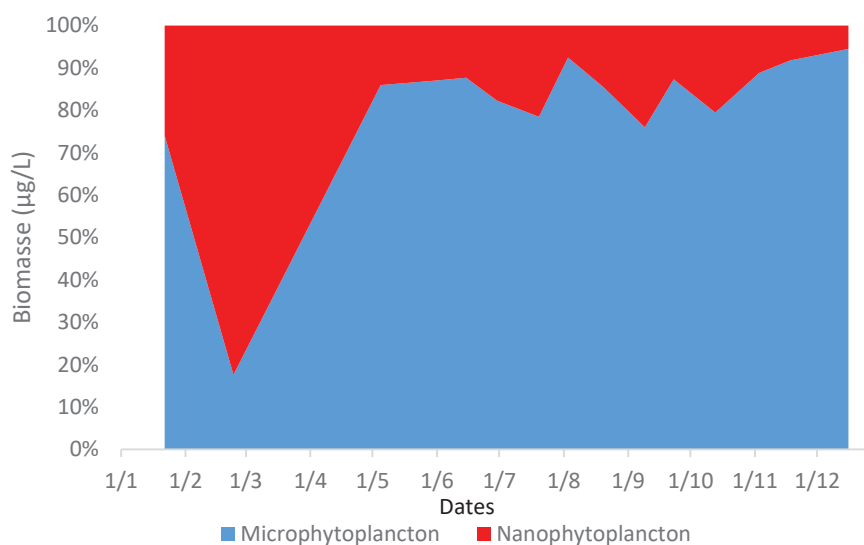


Figure 3 : Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2020.

Figure 3 : Annual change of size classes biomass in Upper Lake Geneva during 2020.

Pour l'année 2020, le microphytoplancton domine la biomasse toute l'année (en général plus de 75% de la biomasse), sauf fin février (soit sensiblement la même période qu'en 2017, 2018 et 2019).

3.2 EVOLUTION INTERANNUELLE

NB : 2020 a été marqué par une période de confinement sanitaire. Pendant les mois de mars et avril, aucun prélèvement n'a été réalisé. Afin de limiter l'impact de ces deux mois sans prélèvements sur les calculs interannuels, il a été décidé de considérer l'échantillon du 5 mai comme représentatif du mois d'avril, et l'échantillon du 2 juin comme représentatif du mois de mai (1 prélèvement a été effectué en mai : 5/05, 3 prélèvements ont été effectués en juin : 02/06, 15/06, 30/06). Seul le mois de mars n'a donc pas de valeur.

3.2.a EVOLUTION DES CLASSES D'ALGUES

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

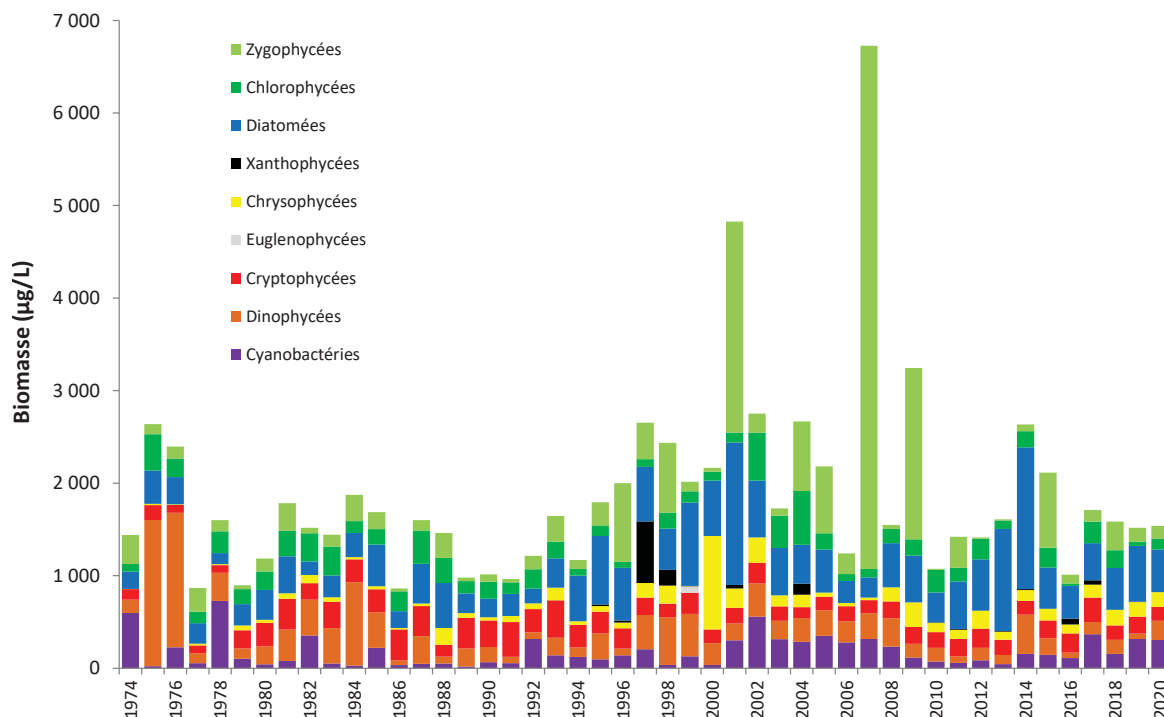


Figure 4 : Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac (SHL2). La CIPEL a fixé à 1000 µg/L la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser dans le Léman.

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.

L'année 2020 présente une biomasse annuelle moyenne proche des valeurs observées depuis 2017 et reste relativement élevée. Avec une biomasse de 1537 µg/L, l'objectif proposé par la CIPEL, de ne pas dépasser 1000 µg/L, n'est pas atteint.

Même si aucun bloom de *Planktothrix rubescens* n'est observé en 2020, on peut cependant souligner la biomasse relativement élevée des cyanobactéries : les années 2017, 2019 et 2020 se placent respectivement au rang des 4^{ème}, 9^{ème} et 11^{ème} biomasses les plus élevée en cyanobactéries sur toute la chronique depuis 1974. *Planktothrix rubescens* représente 40% de la biomasse du compartiment sur certains échantillons de 2020.

3.2.b EVOLUTION DE LA DIVERSITÉ

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2020. 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.

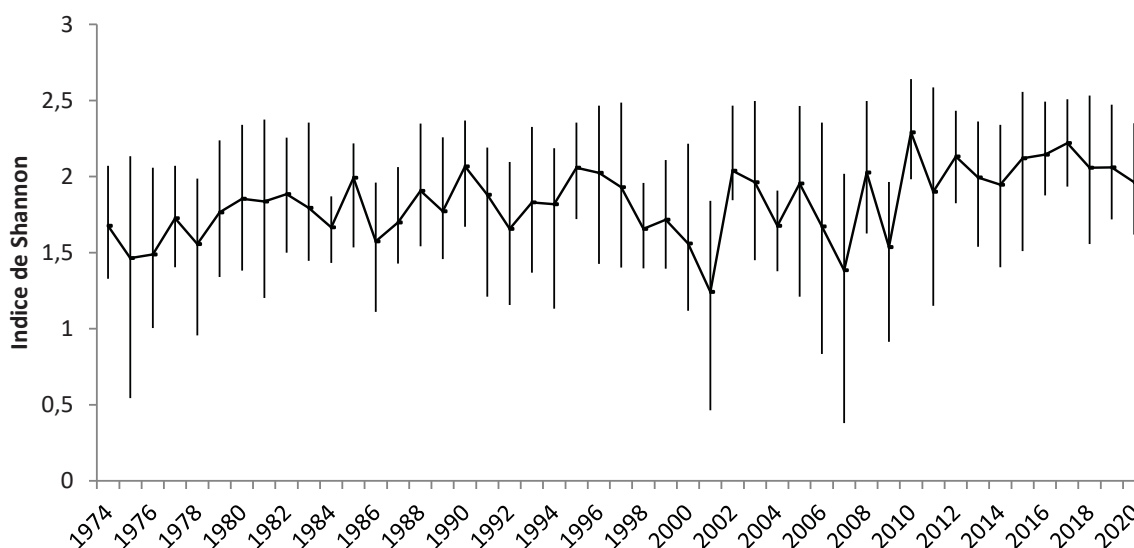


Figure 5 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon dans le Grand Lac (SHL2). La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale, le 10e et le 90e centile.

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. On remarque cependant que les années présentant les diversités les plus élevées sont des années récentes (par ordre de diversité décroissante : 2010, 2017, 2016, 2012, 2015, 1990, 2018, 2019).

Toutefois, certaines années récentes (2001, 2007 et 2009), présentent de faibles diversités : ceci correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* qui a dominé fortement le peuplement phytoplanctonique ces années.

3.2.c EVOLUTION DE L'INDICE TROPHIQUE PHYTOPLANCTON BRETTUM

L'état trophique des lacs peut aussi être évalué à partir d'indices basés sur la composition taxonomique et la biomasse phytoplanctonique. Une étude (Kaiblinger 2008, Kaiblinger *et al.* 2009) a montré que l'indice de Brettum (1989) est bien adapté pour évaluer le niveau trophique des grands lacs alpins. Cet indice donne pour 133 taxons leur préférence par rapport à la concentration en Ptot (phosphore total) selon 7 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.

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

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

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

La figure 6 présente l'évolution de cet indice pour le Grand Lac. Les limites de classes de qualités écologiques sont reprises de l'exercice d'intercalibration européen de Wolfram *et al.* (2007).

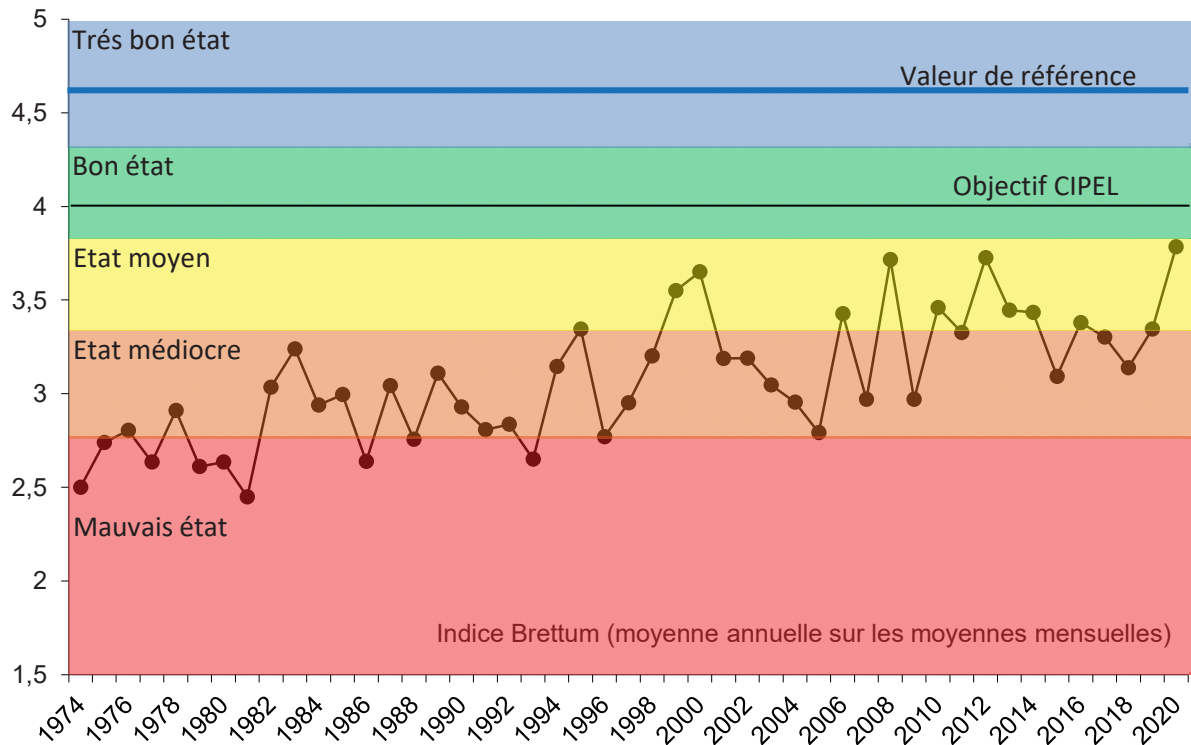


Figure 6 : Evolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2), de 1974 à 2020. Les valeurs des limites de classes de qualité écologique correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram *et al.* 2007). La CIPEL a 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 2020 classe le lac dans un état moyen (valeur = 3,78), il s'agit de la valeur la plus élevée sur toute la chronique. L'objectif à atteindre proposé par la CIPEL est de 4.

3.2.d EVOLUTION DES GROUPES FONCTIONNELS

La dynamique interannuelle de certains groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002) est donnée à la figure 7. L'annexe 1 présente la liste des différents groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002).

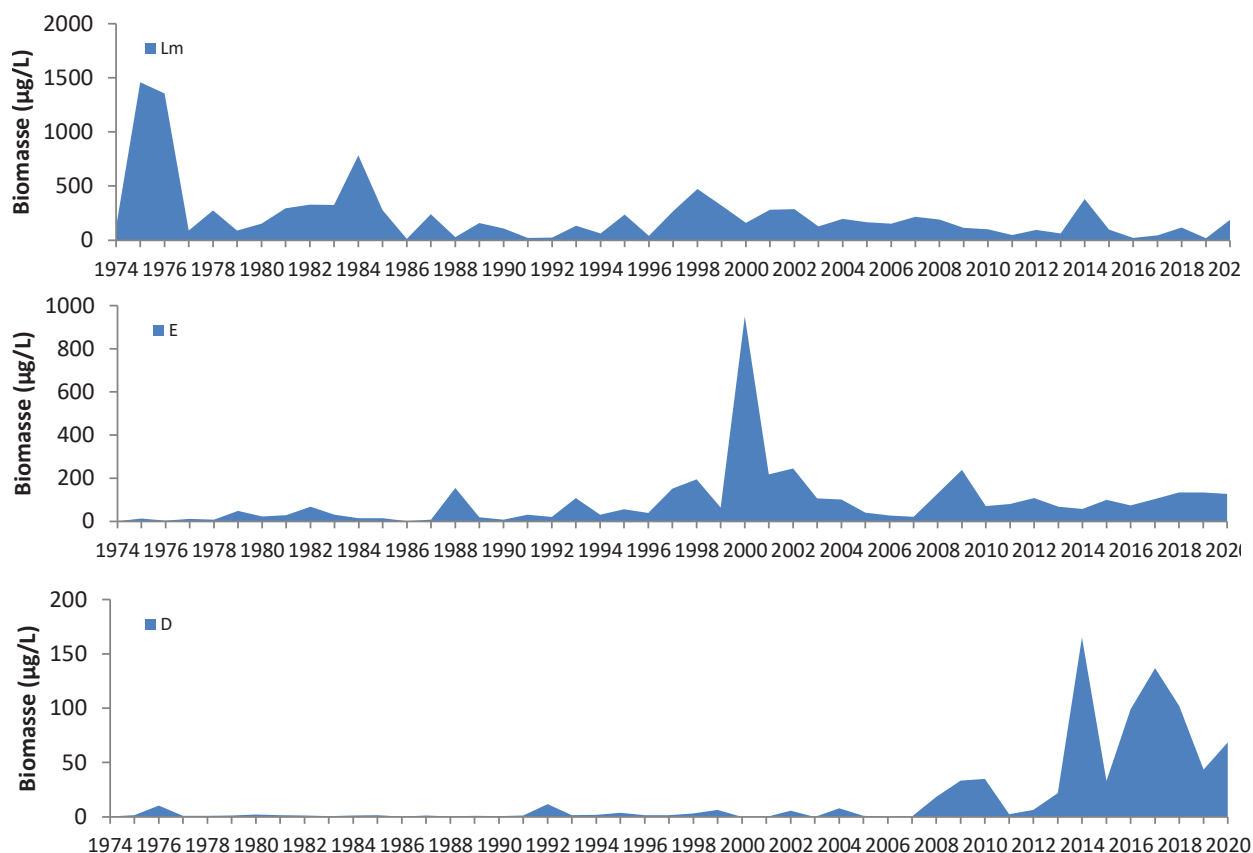


Figure 7: Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm, E et D de Reynolds *et al.* (2002), dans le Grand Lac (SHL2) de 1974 à 2020

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 2020 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 de faible profondeur selon Reynolds *et al.* (2002). Une augmentation de leur biomasse dans les années récentes est observée. Depuis 2014, les biomasses de ces taxons sont très élevées par rapport à l'ensemble de la chronique.

4. BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR, 2006. NF EN 15204. Qualité de l'eau - Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). Afnor: 41 pp.
- Bourrelly, P., 1972. Les Algues d'eau douce, Tome I: Les Algues vertes. 1-572pp.
- Bourrelly, P., 1981. Les Algues d'eau douce, Tome II: Les Algues jaunes et brunes. 1-517pp.
- Bourrelly, P., 1985. Les Algues d'eau douce, Tome III: Les Algues bleues et rouges. 1-606pp.
- Brettum, P., 1989. Algen als Indikatoren für die Gewässerqualität in norwegischen Binnenseen. Norsk Institutt for vannforskning NIVA, Norway: 102 pp.
- Druart, J.C. & Rimet F., 2008. Protocoles d'analyse du phytoplancton de l'INRA : prélèvement, dénombrement et biovolumes. INRA Thonon, Rapport SHL 283 – 2008, 96 pp.
- Kaiblinger, K., 2008. Water quality assessment in lakes with special focus on Phytoplankton indices used within the EU Water Framework Directive (WFD). Rapport I.L. 277/08, DEC0470, INRA Thonon, France: 45 pp.
- Kaiblinger, C., Anneville, O., Tadonleke, R., Rimet, F., Druart, J. C., Guillard, J. & Dokulil, M. T. 2009. Central European water quality indices applied to long-term data from peri-alpine lakes: test and possible improvements. *Hydrobiologia* 633: 67-74.
- 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.

5. ANNEXES

ANNEXE I : Définition des groupes fonctionnels selon Reynolds *et al.* (2002).

ANNEX I : 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>Limnothrix redekei</i> <i>Pseudanabaena</i>	highly light deficient conditions	flushing
S2	shallow, turbid mixed layers	<i>Spirulina</i> <i>Arthrospira</i> <i>Raphidiopsis</i>	light deficient conditions	flushing
S _N	warm mixed layers	<i>Cylindrospermopsis</i> <i>Anabaena minutissima</i>	light, nitrogen-deficient conditions	flushing
Z	clear, mixed layers	<i>Synechococcus</i> prokaryote picoplankton	low nutrient	light deficiency grazing
X3	shallow, clear, mixed layers	<i>Koliella</i> <i>Chrysococcus</i> eukaryote picoplankton	low base status	mixing, grazing
X2	shallow, clear mixed layers in meso-eutrophic lakes	<i>Plagioselmis</i> <i>Chrysochromulina</i>	stratification	mixing, filter feeding
X1	shallow mixed layers in enriched conditions	<i>Chlorella</i> , <i>Ankyra</i> <i>Monoraphidium</i>	stratification	nutrient deficiency filter feeding
Y	usually, small, enriched lakes	<i>Cryptomonas</i>	low light	phagotrophs!
E	usually small, oligotrophic, base poor lakes or heterotrophic ponds	<i>Dinobryon</i> <i>Mallomonas</i> <i>(Synura)</i>	low nutrients (resort to mixotrophy)	CO ₂ deficiency
F	Clear epilimnia	colonial Chlorophytes e.g. <i>Botryococcus</i> <i>Pseudosphaerocystis</i> <i>Coenochloris</i> <i>Oocystis lacustris</i>	low nutrients high turbidity	?CO ₂ deficiency

Table I: continued

Codon	Habitat	Typical representatives	Tolerances	Sensitivities
G	Short, nutrient-rich water columns	<i>Eudorina</i> <i>Volvox</i>	high light	nutrient deficiency
J	shallow, enriched lakes ponds and rivers	<i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i> <i>Scenedesmus</i> <i>Golenkinia</i>		settling into low light
K	short, nutrient-rich columns	<i>Aphanothece</i> <i>Aphanocapsa</i>		deep mixing
H1	dinitrogen-fixing Nostocaleans	<i>Anabaena flos-aquae</i> <i>Aphanizomenon</i>	low nitrogen low carbon,	mixing, poor light, low phosphorus
H2	dinitrogen-fixing Nostocaleans of larger mesotrophic lakes	<i>Anabaena lemmermanni</i> <i>Gloeotrichia echinulata</i>	low nitrogen	mixing, poor light,
U	summer epilimnia	<i>Uroglena</i>	low nutrients	CO ₂ deficiency
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	?