

PHYTOPLANKTON DU LÉMAN

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2014

PAR

Frédéric RIMET

STATION D'HYDROBIOLOGIE LACUSTRE (INRA), BP 511, F - 74203 THONON LES BAINS Cedex

RÉSUMÉ

L'année 2014 est caractérisée par une biomasse hivernale et printanière dominée par des Diatomées centriques unicellulaires et filamenteuses, suivie d'une phase des eaux claires au mois de mai. Ensuite, la communauté algale change, les Diatomées disparaissent. Des Dinophycées indicatrices des épilimnions estivaux bien stratifiés des lacs eutrophes vont remplacer les Diatomées et dominer la biomasse jusqu'à la fin juillet. En août, une Diatomée pennée, caractéristique des milieux peux profonds, turbides et tolérante aux crues qui va dominer la biomasse. Sa présence est à relier aux fortes précipitations de l'été. Sa biomasse maximale atteinte fin août est équivalente aux biomasses atteintes lors des blooms de Mougeotia en 2001 et 2007. Il s'agit de la deuxième biomasse la plus élevée enregistrée pour une micro-algue depuis 1974. Cette espèce va voir sa biomasse diminuer rapidement en automne. Les Cyanobactéries et les Chlorophycées sont les classes les plus fréquente en début d'automne, puis elles sont remplacées en fin d'année (novembre-décembre) par d'autres Diatomées pennées, indicatrices de milieux stratifiés.

Pour l'évolution interannuelle sur la période 1974-2014, on observe que 2014 a une biomasse nettement plus élevée que les années précédentes. Il s'agit de la huitième biomasse la plus élevée de la chronique 1974-2014, elle est au dessus de la limite de 1000 µg/l (biomasse annuelle moyenne) fixée par la CIPEL dans son plan d'action 2011-2020. Ceci est à relier à la forte biomasse du mois d'août. Mais ceci ne remet pas en cause le statut trophique du lac qui reste mésotrophe à faiblement eutrophe selon l'indice de Brettum et moyen selon les critères européens de l'"Intercalibration lake type".

ABSTRACT

2014 was characterized by a biomass in winter and spring dominated by filamentous unicellular centric diatoms, followed by a phase of clear waters in May. Next, the algal community changes and the diatoms disappeared. Dinophyceae indicative of well stratified summerly epilimnions from eutrophic lakes replaced the diatoms and dominated the biomass until the end of July. In August a pinnate diatom, characteristic of shallow and turbid environments tolerant to flooding dominated the biomass. Its presence was linked to heavy precipitations in summer. Its maximum biomass reached by the end of August was equivalent to the biomasses reached during the 2001 and 2007 Mougeotia blooms. This is the second-highest biomass recorded for a micro algae since 1974. This species sees its biomass decrease rapidly in autumn. Cyanobacteria and Chlorophyceae are the most frequent classes in early autumn, before being replaced toward the end of the year (November-December) by other pennate diatoms, indicative of stratified environments.

Inter-annual dynamics of phytoplankton reveal that mean annual biomass in 2014 was considerably higher than in the previous years. This is the eight highest biomass in the 1974-2014 study period and exceeds the 1000 µg/l limit set by CIPEL in its 2011-2020 action plan. This elevated biomass can be conducted to the elevated biomass in the month of August. Yet this does not challenge the trophic state of the lake, which remains mesotrophic to slightly eutrophic according to the Brettum index and on average according to the European criteria of lake intercalibration types.

1. INTRODUCTION

Le compartiment phytoplanctonique a fait l'objet d'un suivi durant l'année 2014 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 diversité (indice de Shannon, Weaver & Shannon 1949), les groupes fonctionnels de Reynolds et al. (2002), ainsi que l'indice de trophie de Brettum (1989), ont été calculés sur toute la série chronologique (1974-2014). Les concentrations en chlorophylle *a* et la production phytoplanctonique font l'objet d'un chapitre séparé.

2. METHODES

Pour le Grand Lac, le phytoplancton a été récolté de janvier à décembre 2014 dans les 18 premiers mètres de la colonne d'eau à l'aide d'une cloche intégratrice d'eau brute (Pelletier & Orand 1978 a et b). Ces prélèvements ont été effectués une fois par mois en janvier, février, juin, décembre et deux fois par mois pour les autres mois de l'année. Au final, 21 campagnes ont été menées en 2014.

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 Utermohl (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 <http://www.dijon.inra.fr/thonon>.

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),
- les groupes fonctionnels (ou guildes écologiques) selon Reynolds *et al.* (2002),
- un indice de qualité trophique (Indice de Brettum calculé selon Kaiblinger *et al.*, 2009)

3. RESULTATS

3.1 EVOLUTION SAISONNIÈRE DE L'ANNÉE 2014

3.1.A. Evolution des classes d'algues et des taxons dominants

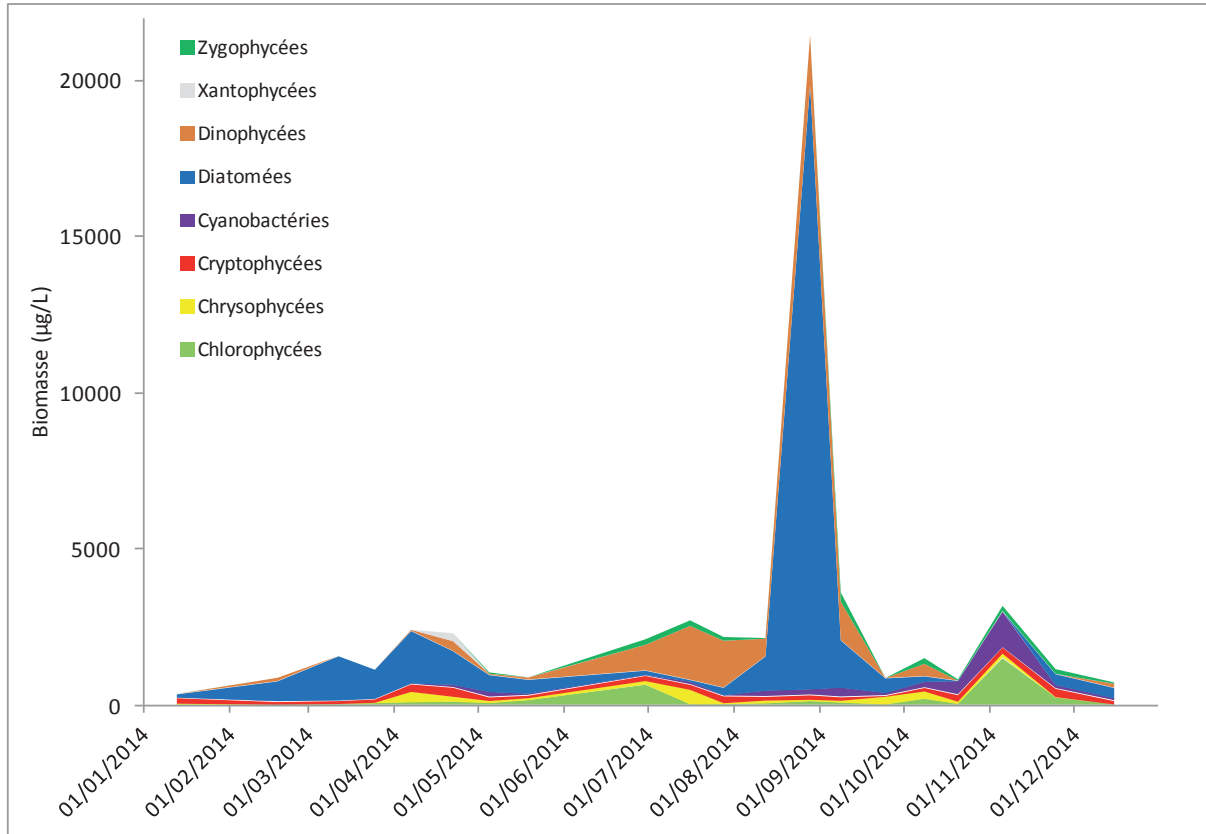


Figure 1 : Variations de la biomasse du phytoplancton par classe algale (sensus Bourrelly 1972, 1981, 1985) dans le Grand Lac (SHL 2) en 2014.

Figure 1 : Annual change in the biomass of phytoplankton groups (sensus Bourrelly, 1972, 1981, 1985) in Upper Lake Geneva during 2014.

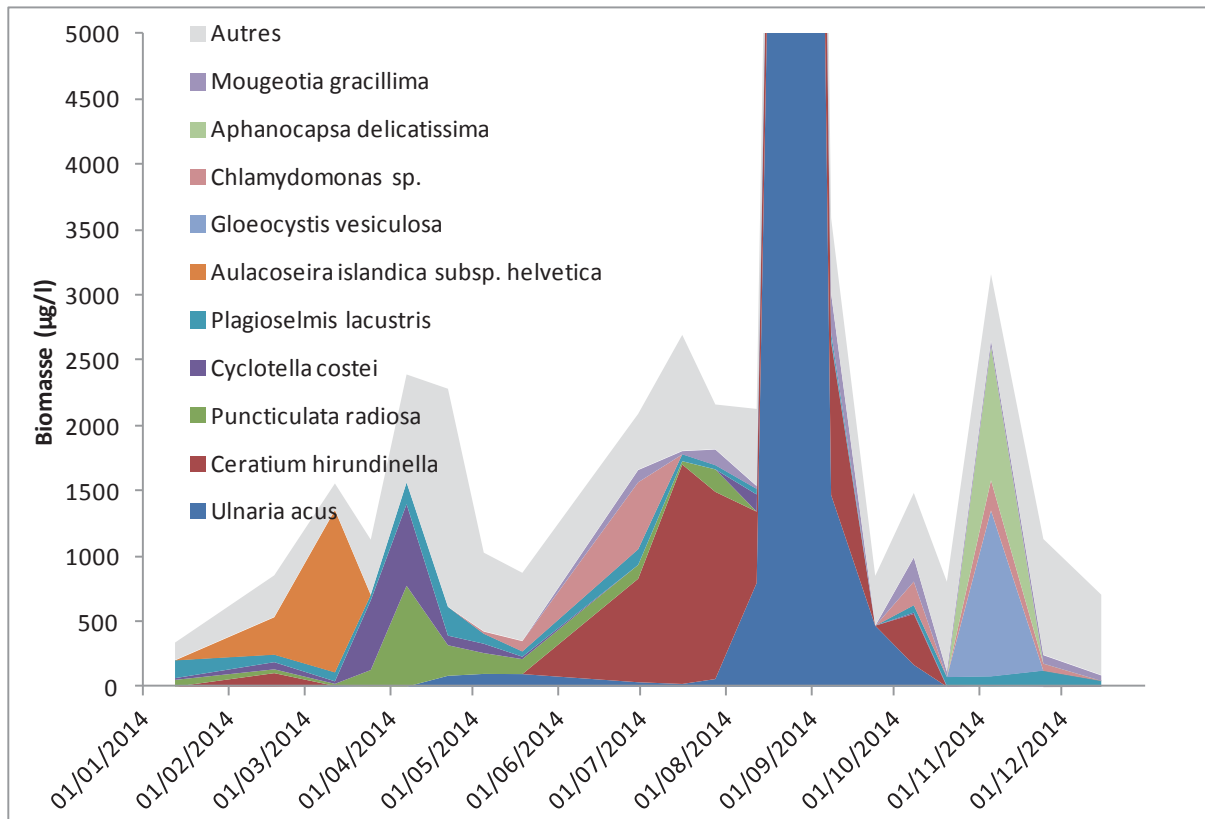


Figure 2 : Variations de la biomasse des principaux taxons du phytoplancton dans le Grand Lac (SHL 2) en 2014.

Figure 2 : Annual change in the biomass of the dominant phytoplankton taxa in Upper Lake Geneva during 2014

Pour le Grand Lac, plusieurs phases peuvent être distinguées au cours de l'année 2014 (figures 1 et 2) :

- une phase hivernale et printanière (13/01 au 19/05): cette phase est dominée par les Diatomées. Mais deux périodes peuvent se distinguer. Tout d'abord en début d'année (du 13/01 au 25/03), c'est une espèce de Diatomées, centrique filamenteuse qui domine la biomasse (*Aulacoseira islandica ssp. helvetica*). Ce taxon est indicateur de milieux mésotrophes et est sensible à la stratification de la masse d'eau (Padisak et al. 2009). Ensuite (du 7/04 au 19/05), ce sont des taxons unicellulaires (*Puncticulata*, *Cyclotella*) qui vont dominer la biomasse, ils préfèrent les milieux brassés et tolèrent mal la raréfaction en nutriments (Reynolds et al. 2002).
- une phase des eaux claires (05/05 au 19/05) : pendant cette période, la biomasse est faible et est dominée par des Diatomées centriques.
- une phase estivale (30/06 au 24/09) : après la phase des eaux claires, la composition phytoplanctonique change. Les Diatomées disparaissent et Elles sont remplacées dans un premier temps (30/06 au 28/07) par des Dinophycées (*Ceratium hirundinella*) qui dominent la biomasse avec des Chlorophycées (*Chlamydomonas sp.*). *Ceratium hirundinella* est un taxon indicateur d'épilimnion bien stratifié de lacs eutrophes en été (Reynolds et al. 2002). *Ceratium hirundinella* présente des biomasses importantes pendant tout l'été. A partir du 12/08, c'est une Diatomée pennée qui va dominer le phytoplancton, *Ulnaria acus*. Elle va même présenter une biomasse très importante le 28/08 (19367 µg/l), équivalentes aux biomasses des blooms de *Mougeotia* que l'on a rencontré dans les années 2007 et 2001 : il s'agit de la 2e biomasse la plus importante relevée pour une espèce micro-algale sur toute la chronique depuis 1974. Cette espèce est considérée comme indicatrice de milieux de faibles profondeurs, d'eaux turbides et enrichies en nutriments (notamment des rivières) et tolère les crues (Reynolds et al. 2002). Ceci est à mettre en relation avec les fortes pluies du mois de juillet qui ont entraîné de fortes crues se déversant dans le lac. Sa biomasse redevient faible à la fin de l'été.

- une phase automnale et hivernale (8/10 au 15/12) : ce sont d'abord les Chlorophycées (*Chlamydomonas* sp., *Stichococcus bacillaris*) et les cyanobactéries (*Aphanocapsa delicatissima*, *Gloeocystis vesiculosa*) qui vont dominer la biomasse phytoplanctonique (jusqu'au 5/11). Puis à partir du 24/11, les Diatomées dominent à nouveau la biomasse ; il s'agit de Diatomées pennées (*Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria flocculosa*) caractéristiques de milieux stratifiés et vivant dans les épilimions méso à eutrophes (Reynolds et al. 2002). La présence de ces taxons est reliée aux températures jusqu'en décembre 2014.

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 μm^3 , ceux du microphytoplancton une longueur supérieure à 20 μm et/ou un biovolume supérieur à 10 000 μm^3 .

La figure 3 présente la dynamique de ces deux compartiments dans le Grand Lac pour l'année 2014.

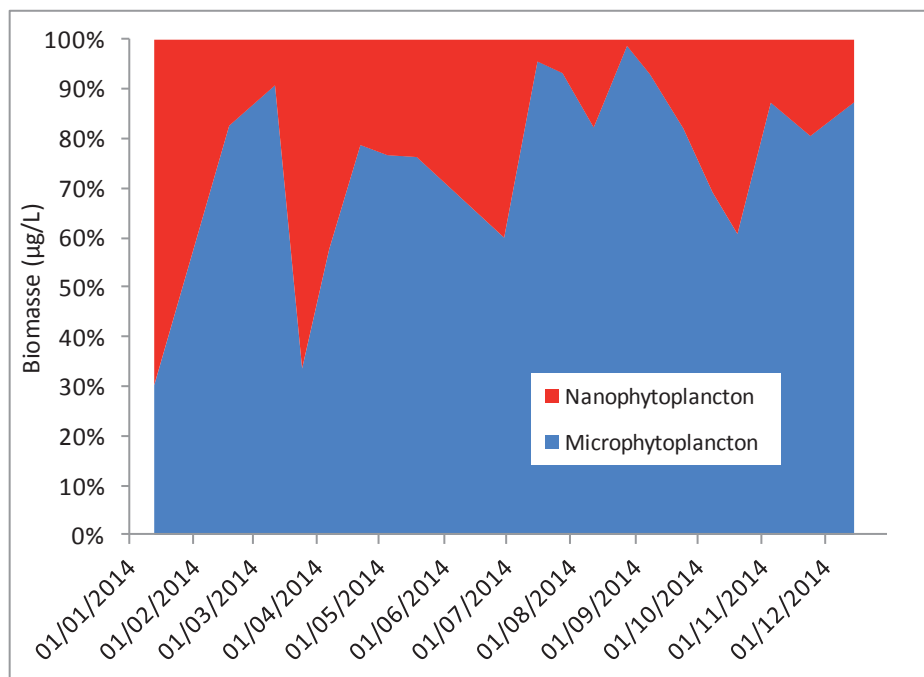


Figure 3 : Variations de la biomasse par classes de taille dans le Grand Lac (SHL 2) en 2014.

Figure 3 : Changes in biomass per size class in the Lake Geneva (SHL 2) in 2014.

Pour l'année 2014, on observe une augmentation progressive tout au long de l'année de la proportion représentée par la biomasse du micro-phytoplancton. C'est seulement le 15/01 et le 25/03 que le nanophytoplancton domine le phytoplancton.

3.2 EVOLUTION INTERANNUELLE

3.2.A. Evolution 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.

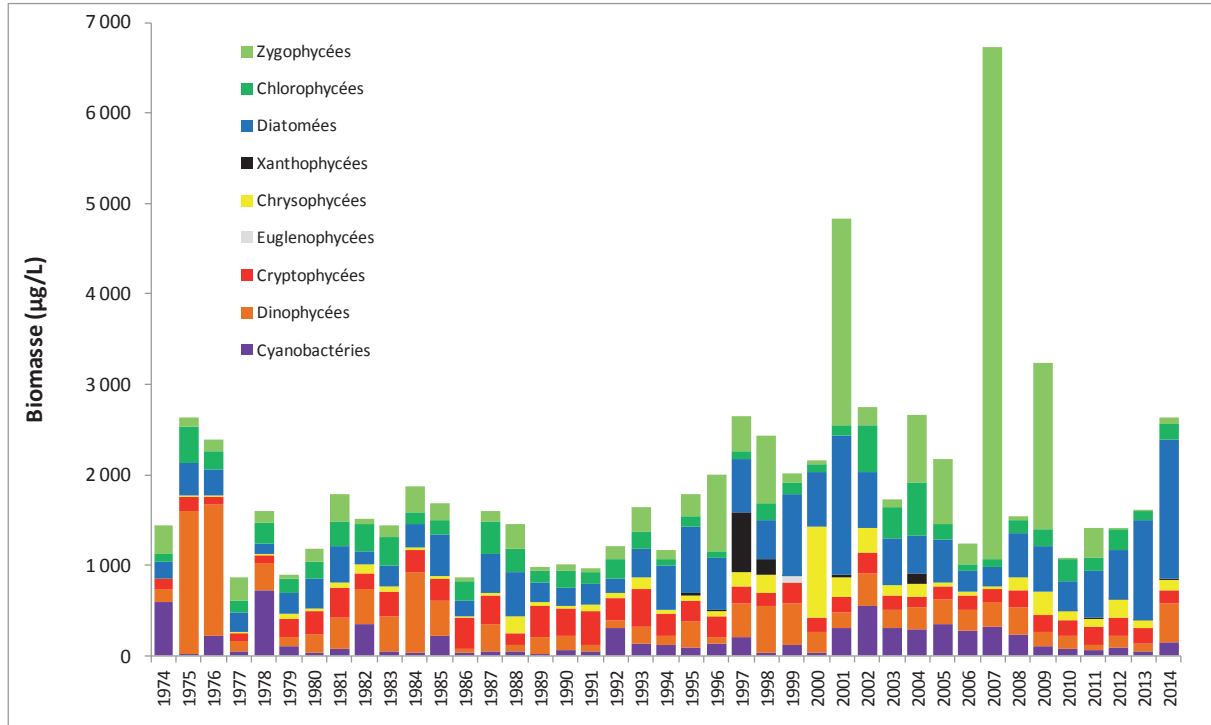


Figure 4 : Evolution interannuelle des principales classes algales (biomasse annuelle moyenne) dans le Grand Lac.

Figure 4 : Inter-annual change in annual mean biomass of phytoplankton groups in Upper Lake Geneva

Pour le Grand Lac, l'année 2014 présente des biomasses nettement supérieures à celles des 4 années précédentes. Cette biomasse plus élevée est à relier à la forte biomasse de *Ulnaria acus* au mois d'août. La biomasse de l'année 2014 est la 8ème biomasse de la chronique 1974-2014 (les autres années étant par ordre décroissant : 2007, 2001, 2009, 2002, 2004, 1997, 1975).

Par contre les proportions des différentes classes algales sont similaires depuis 2010, les Diatomées restant la classe majoritaire.

Note : La CIPEL a fixé à 1000 µg/l la biomasse annuelle moyenne à ne pas dépasser pour le Léman.

3.2.B Evolution de la diversité

Un indice de diversité annuelle a été calculé sur la chronique 1974-2014. 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 de 1974 à 2014 est donnée sur la figure 5.

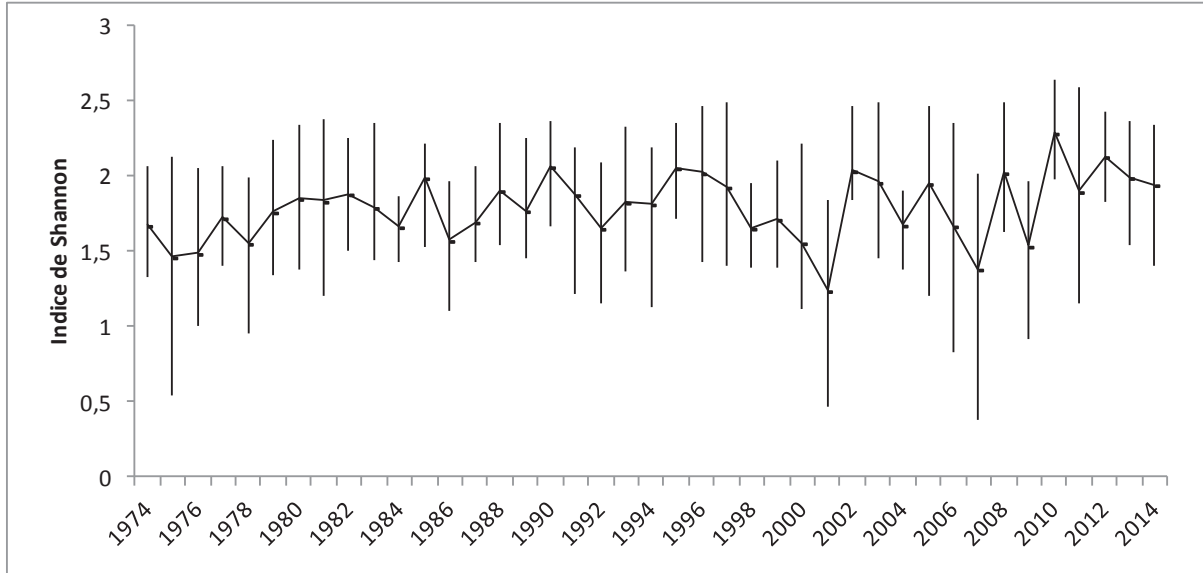


Figure 5 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité de Shannon. La ligne représente l'évolution de la moyenne, les extrémités de la barre verticale 10e et 90e centile.

Figure 5 : Interannual evolution of Shannon's diversity index. The line represents changes in the average, the extremities of the vertical bar (THE?) 10th and 90th percentile.

La diversité peut être un indicateur de niveau en nutriment en milieu aquatique, des relations sont régulièrement établies entre diversité et concentration en nutriments (ex. Russel-Hunter 1970, Schelske & Stoermer 1971). Cependant, on observe une relative stabilité de l'indice, sauf les dernières années (2010-2014), où l'indice semble augmenter.

Par contre, dans les années récentes (2001, 2007 et 2009), on observe des diversités faibles : ceci correspond aux blooms de *Mougeotia gracillima* qui dominait fortement le peuplement.

3.2.C. Evolution de l'indice de qualité 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 une concentration en phosphore. Plus cet indice est élevé plus l'état trophique est faible.

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

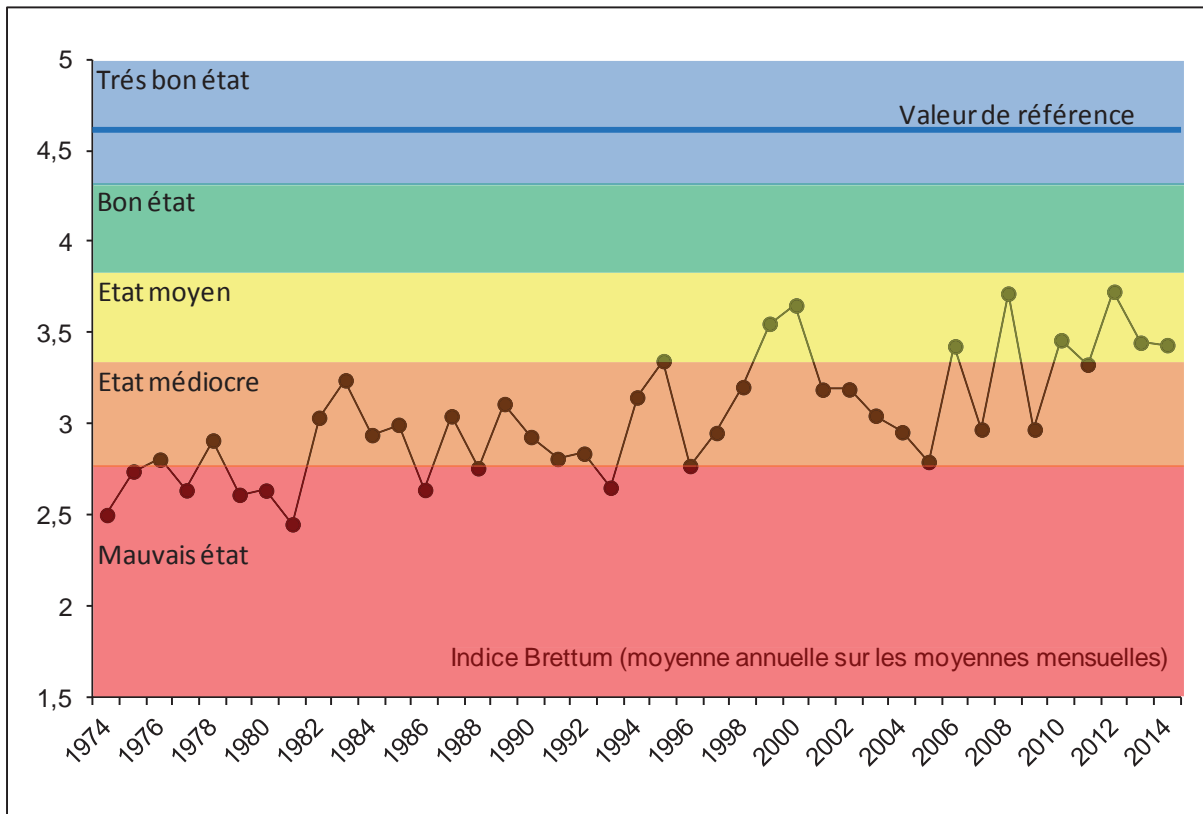


Figure 6 : Evolution de l'indice de qualité phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac. Les valeurs des limites de classes de qualité écologique correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration lake type (Wolfram et al. 2007).

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).

Pour le Grand Lac, globalement une amélioration de la qualité des eaux est observable depuis 1974 (Figure 6). Entre 1974 et 1980 le lac était eutrophe selon l'indice de Brettum. L'indice présente une hausse, indiquant une amélioration de l'état trophique.

La valeur de 2014 est de 3.43 ce qui place le lac dans un état de qualité écologique moyen. Cette valeur pour l'année 2014 est similaire à celle de 2013. Ces deux dernières valeurs sont légèrement plus faible que celle de 2012 mais ne remettent pas en cause l'augmentation générale de l'indice depuis plusieurs dizaines d'années.

Note : La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman.

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 donne les différents groupes fonctionnels de Reynolds *et al.* (2002).

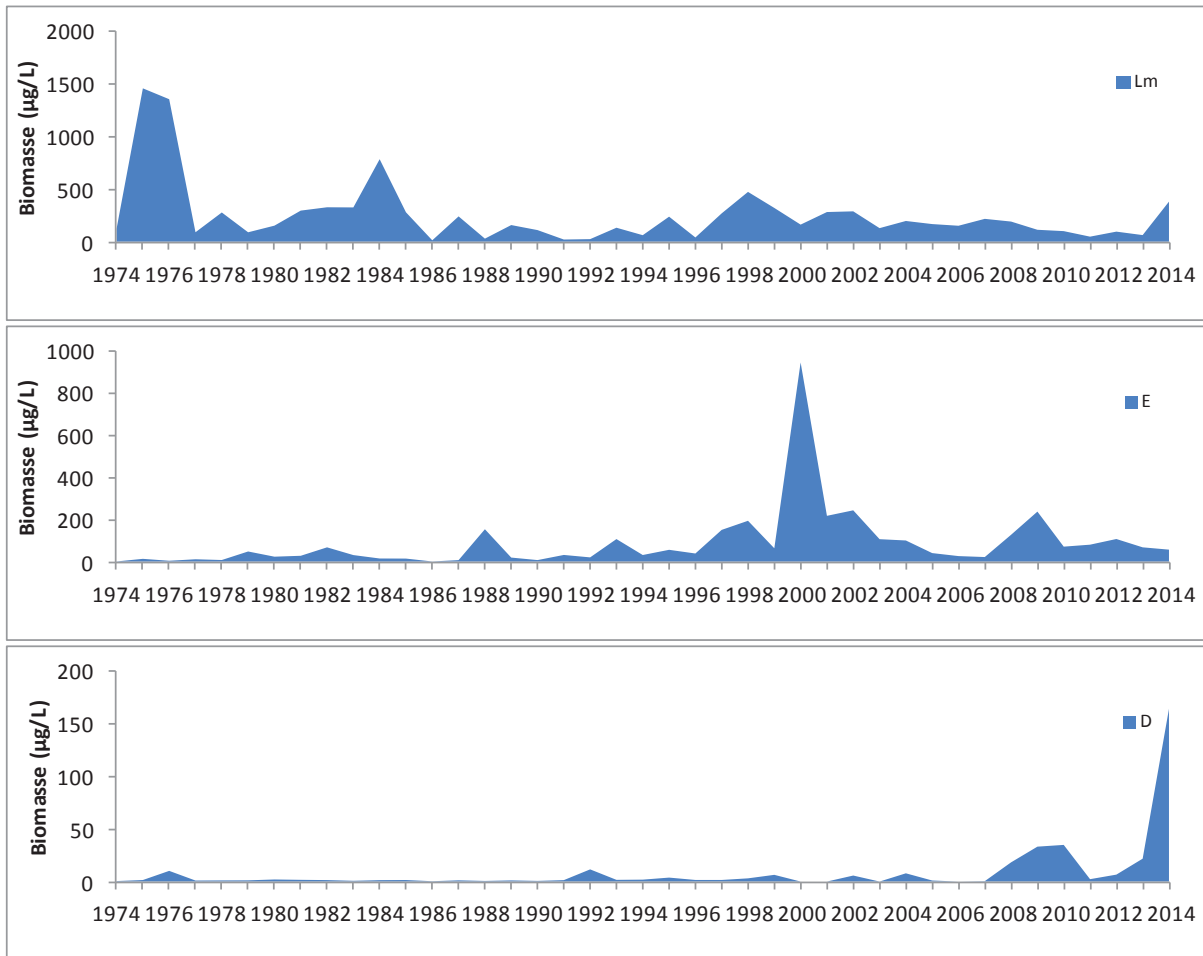


Figure 7 : Evolution de la dynamique interannuelle des groupes fonctionnels Lm,E et D de Reynolds et al. (2002).

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

Les différents groupes fonctionnels de Reynolds sont présentés dans l'annexe 1.

Le groupe Lm rassemble les taxons caractéristiques des épilimnions eutrophes bien stratifiés. On observe une raréfaction de sa biomasse de l'année 1974 à l'année 2014 (figure 7). L'année 2014 présente une biomasse plus importante de ces taxons (*Peridinium*, *Ceratium*) probablement due à une stratification importante de la masse d'eau pendant une longue période cette année. Le groupe E, qui rassemble des taxons caractéristiques des milieux oligotrophes, présente une dynamique inverse (figure 7). Ces dynamiques indiquent une ré-oligotrophisation de la masse d'eau.

Le groupe D rassemble les taxons indicateurs (dont *Ulnaria acus*) des milieux turbides/faible profondeur, et qui indiquent également des événements de crues selon Reynolds et al. (2002). Ceci est à relier aux fortes pluies qui provoquent des crues dans les rivières qui se déversent dans le lac, et qui par voie de conséquence favorisent ce type de groupe fonctionnel dans le lac.

4. CONCLUSIONS

La dynamique annuelle de l'année 2014 est caractérisée par une biomasse hivernale et printanière dominée par des Diatomées centriques unicellulaires et filamenteuses. La phase des eaux claires se situe entre le 5 et le 19/05. Après cette phase la communauté phytoplanctonique change. Les Diatomées disparaissent et la biomasse va être dominée à la fin juin et au mois de juillet par des Chlorophycées et Dinophycées. Ces dernières sont caractéristiques des épilimnions estivaux eutrophes bien stratifiés. Ensuite, une Diatomée pennée (*Ulnaria acus*) se développe au mois d'août et présente des biomasses équivalentes à celles des blooms de *Mougeotia* des années 2001 et 2007. C'est une espèce caractéristique des milieux de faibles profondeurs, des eaux turbides et qui tolère les crues. La présence de ce taxon est à relier aux fortes précipitations estivales qui ont provoqué des crues dans les rivières qui arrivent dans le Léman, ceci a donc favorisé leur développement. La biomasse de cette espèce diminue en début d'automne. En automne, ce sont les cyanobactéries et les Chlorophycées qui dominent le peuplement. En fin d'année, les Diatomées redeviennent dominantes avec des espèces pennées caractéristiques de milieux stratifiés (*Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria flocculosa*).

La dynamique interannuelle du phytoplancton montre que la biomasse de 2014 est nettement plus élevée que les années précédentes. Il s'agit de la huitième biomasse la plus élevée de la chronique 1974-2014. Cette biomasse élevée est à relier à la forte biomasse de *Ulnaria acus* du mois d'août, espèce indicatrice de milieux turbides et de faibles profondeurs. Cependant, ces observations ne remettent pas en cause l'évolution générale du niveau trophique du lac ; l'indice de Brettum qui évalue le niveau trophique du lac continue à placer le lac dans un état mésotrophe à faiblement eutrophe ou état moyen selon l'"Intercalibration lake type" de Wolfram *et al.* (2007).

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, DECO470, 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.
- Padisak J., Crossetti L.O. & Naselli-Flores L., 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- Pelletier, J. P. & Orand, A., 1978a. Appareil de prélèvement d'un échantillon dans un fluide. Brevet d'invention 76.08579.
- Pelletier, J. P. & Orand, A., 1978b. Bouteille à prélèvement intégré - Mode d'emploi. INRA Thonon, France: 9 pp.
- 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.
- 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.
- Utermohl, H., 1958. Zur 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.

Tableau 1 : Définition des groupes fonctionnels selon Reynolds *et al.* (2002).

Table 1 : Definition of functional groups according to Reynolds *et al.* (2002).

JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH | VOLUME 24 | NUMBER 5 | PAGES 417-428 | 2002

Table I: Trait-separated functional groups of phytoplankton (updated from Reynolds, 1997)

Codon	Habitat	Typical representatives	Tolerances	Sensitivities
A	Clear, often well-mixed, base poor, lakes	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>	Nutrient deficiency	pH rise
B	Vertically mixed, mesotrophic small-medium lakes	<i>Aulacoseira subarctica</i> <i>Aulacoseira islandica</i>	Light deficiency	pH rise, Si depletion stratification
C	Mixed, eutrophic small-medium lakes	<i>Asterionella formosa</i> <i>Aulacoseira ambigua</i> <i>Stephanodiscus rotula</i>	Light, C deficiencies	Si exhaustion stratification
D	Shallow, enriched turbid waters, including rivers	<i>Synedra acus</i> <i>Nitzschia spp</i> <i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Flushing	nutrient depletion
N	mesotrophic epilimnia	<i>Tabellaria</i> <i>Cosmarium</i> <i>Staurodesmus</i>	Nutrient deficiency	stratification pH rise
P	eutrophic epilimnia	<i>Fragilaria crotonensis</i> <i>Aulacoseira granulata</i> <i>Closterium aciculare</i> <i>Staurastrum pingue</i>	Mild light and C deficiency	stratification Si depletion
T	deep, well-mixed epilimnia	<i>Geminella</i> <i>Mougeotia</i> <i>Tribonema</i>	Light deficiency	Nutrient deficiency
S1	turbid mixed layers	<i>Planktothrix agardhii</i> <i>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
L ₀	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	?