



Diversité génétique et taxonomique des communautés à isoétides des lacs et étangs du littoral aquitain

Estelle-Marie Debailleul

► To cite this version:

Estelle-Marie Debailleul. Diversité génétique et taxonomique des communautés à isoétides des lacs et étangs du littoral aquitain. Sciences de l'environnement. Université de Bordeaux, 2026. Français. ⟨NNT: 2026BORD0037⟩. ⟨tel-05626607⟩

HAL Id: tel-05626607

<https://theses.hal.science/tel-05626607v1>

Submitted on 19 May 2026

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0 - Attribution - Non-commercial use - No Derivative Works - International License



THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES COMMUNAUTÉS

Par Estelle-Marie DEBAILLEUL

**DIVERSITE GENETIQUE ET TAXONOMIQUE DES COMMUNAUTÉS A
ISOETIDES DES LACS ET ETANGS DU LITTORAL AQUITAIN**

Sous la direction de : Aurélien JAMONEAU
& Olivier LEPAIS

Soutenue le 24 Mars 2026

Membres du jury :

DR VALERO Myriam	Directrice de recherche, UMR 7144 Adaptation et diversité en milieu marin, CNRS, Sorbonne Université, Station Biologique de Roscoff.	Rapporteure
DR BECH Nicolas	Maitre de conférences HDR, UMR 7267 Ecologie et biologie des interactions, CNRS, Université de Poitiers.	Rapporteur
PR THIEBAUT Gabrielle	Professeure, UMR 6552 Ecosystèmes biodiversité evolution, CNRS, Université de Rennes.	Examineur
DR EVANNO Guillaume	Directeur de recherche, UMR 0985 Dynamique et durabilité des écosystèmes : de la source à l'océan, INRAE, Ifremer, Institut Agro Rennes-Angers.	Examineur
DR LEPAIS Olivier	Directeur de recherche, UMR 1202 Biodiversité gènes et communautés, INRAE, Université de Bordeaux.	Directeur
DR JAMONEAU Aurélien	Chargé de recherches, UR 1454 Ecosystèmes aquatiques et changements globaux, INRAE.	Directeur

Résumé en français

Diversité génétique et taxonomique des communautés a isoétides des lacs et étangs du littoral aquitain

Les communautés à isoétides des lacs oligotrophes côtiers aquitains constituent des écosystèmes uniques à l'échelle européenne, abritant des habitats prioritaires au titre de Natura 2000 (3110). Ces communautés de macrophytes aquatiques, adaptées aux conditions oligotrophes, subissent des pressions anthropiques croissantes : eutrophisation, changement climatique et espèces invasives. Dans ce contexte, comprendre les processus structurant leur biodiversité constitue un enjeu majeur pour leur conservation à long terme.

Cette thèse adopte une approche intégrative combinant écologie des communautés et génétique du paysage pour démêler la contribution relative des processus spatiaux et environnementaux dans la structuration de la diversité taxonomique et génétique. Nous avons développé des marqueurs microsatellites pour caractériser la diversité génétique de huit espèces de macrophytes (*Baldellia ranunculoides*, *Eleocharis multicaulis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus pungens*) à travers 27 stations réparties dans quatre lacs du littoral aquitain (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse).

Nos résultats révèlent des niveaux de différenciation génétique exceptionnellement élevés (F_{ST} moyen 0.26-0.27), trois à dix fois supérieurs aux valeurs typiques des plantes aquatiques, indiquant un flux génique extrêmement limité entre populations. L'isolement par la distance constitue le patron dominant, bien que son intensité varie fortement selon les taxons (de $r = 0.10$ pour *E. multicaulis* à $r = 0.80$ pour *J. bulbosus*), reflétant des capacités de dispersion contrastées. Parmi les espèces étudiées, deux bénéficient d'un statut de protection nationale et font l'objet d'un Plan National d'Actions : *L. dortmanna* présente une situation critique avec une hétérozygotie quasi-nulle ($H_e < 0.05$), tandis que *L. uniflora*, malgré un F_{ST} brut modéré, révèle une différenciation normalisée parmi les plus élevées du réseau ($F'_{ST} = 0.72$).

L'analyse des corrélations espèces-diversité génétique (SGDC) révèle une dépendance d'échelle marquée : l'absence quasi-généralisée de la corrélation à l'échelle locale (α -SGDC) contraste avec l'émergence de corrélations robustes à l'échelle régionale (β -SGDC) pour les huit. Chez *B. ranunculoides* et *S. pungens*, les seules espèces présentant des SGDC significatives aux deux échelles, la corrélation est entièrement liée aux facteurs environnementaux (surface lacustre, connectivité hydraulique, couvert naturel), démontrant que richesse spécifique et diversité génétique répondent parallèlement aux mêmes gradients sans corrélation direct. L'absence de corrélation entre coefficients α -SGDC et β -SGDC suggère que processus démographiques locaux et contraintes de dispersion régionales structurent la biodiversité de manière largement découplée.

Cette thèse démontre que limitation de dispersion et filtrage environnemental agissent conjointement pour structurer la biodiversité des lacs côtiers aquitains. La conservation des habitats d'intérêt communautaire 3110 nécessite une approche équilibrée combinant gestion locale de la qualité d'habitat (maintien de l'oligotrophie et limitation des perturbations

anthropiques) et gestion régionale de la connectivité fonctionnelle, avec une attention particulière pour *L. dortmanna* (espèce parapluie génétiquement appauvrie) et *L. uniflora* (populations fortement différenciées nécessitant une gestion distincte).

Mots-clés : Macrophytes ; SGDC, Connectivité ; Multi-espèces ; Isoétides ; Fragmentation ; Littoral aquitain.

English summary

Genetic and species diversity correlations in isoetid communities of Aquitanian shallow lakes

The isoetid communities of oligotrophic coastal lakes in Aquitaine constitute ecosystems unique at the European scale, harbouring sensitive habitats listed under the Habitats Directive (3110). These aquatic macrophyte communities, adapted to oligotrophic conditions, face increasing anthropogenic pressures: eutrophication, climate change, and invasive species. In this context, understanding the processes structuring their biodiversity represents a major challenge for their long-term conservation.

This thesis adopts an integrative approach combining community ecology and landscape genetics to disentangle the relative contribution of spatial and environmental processes in structuring taxonomic and genetic diversity. We developed microsatellite markers to characterise the genetic diversity of eight macrophyte species (*Baldellia ranunculoides*, *Eleocharis multicaulis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus pungens*) across 27 stations distributed among four lakes of the Aquitaine coast (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse).

Our results reveal exceptionally high levels of genetic differentiation (mean F_{ST} 0.26-0.27), three to ten times higher than values typical of aquatic plants, indicating extremely limited gene flow between populations. Isolation by distance constitutes the dominant pattern, although its intensity varies strongly among taxa (from $r = 0.10$ for *E. multicaulis* to $r = 0.80$ for *J. bulbosus*), reflecting contrasting dispersal capacities. Among the species studied, two benefit from national protection status and are subject to a National Action Plan: *L. dortmanna* presents a critical situation with near-zero heterozygosity ($He < 0.05$), while *L. uniflora*, despite a moderate raw F_{ST} , reveals one of the highest standardised differentiation values in the network ($F'_{ST} = 0.72$).

Analysis of species-genetic diversity correlations (SGDC) reveals marked scale-dependence: the near-complete absence of correlation at the local scale (α -SGDC) contrasts with the emergence of robust correlations at the regional scale (β -SGDC) for all eight species. In *B. ranunculoides* and *S. pungens*, the only species displaying significant SGDCs at both scales, the correlation is entirely mediated by environmental factors (lake surface area, hydraulic connectivity, natural land cover), demonstrating that species richness and genetic diversity respond in parallel to the same gradients without direct correlation. The absence of correlation between α -SGDC and β -SGDC coefficients suggests that local demographic processes and regional dispersal constraints structure biodiversity in a largely decoupled manner.

This thesis demonstrates that dispersal limitation and environmental filtering act jointly to structure biodiversity in Aquitaine coastal lakes. Conservation of habitats of community interest 3110 requires a balanced approach combining local habitat quality management (maintaining oligotrophy and limiting anthropogenic disturbance) and regional functional connectivity management, with particular attention to *L. dortmanna* (a genetically depauperate umbrella species) and *L. uniflora* (highly differentiated populations requiring distinct management).

Keywords: Macrophytes; SGDC; Connectivity; Multi-species; Isoetids; Fragmentation, Aquitanian coast.

**INRAE - Institut National de Recherche pour l'Agriculture,
l'Alimentation et l'Environnement**

**UR 1454 EABX - Écosystèmes aquatiques et changements
globaux**

50, avenue de Verdun 33612 Cestas Cedex France

Conditions optionnelles de réutilisation :



Remerciements

Je remercie l'ensemble des financeurs et partenaires de cette thèse pour avoir rendu ce projet possible : la Région Nouvelle-Aquitaine, l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, le métaprogramme Biosefaire de l'INRAE, le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (CBNSA), l'Agence Régionale de la Biodiversité et le SIABVELG. Mais également au syndicat mixte Géolandes et la chambre d'agriculture des Landes et la réserve naturelle de l'étang Noir pour leur accompagnement sur l'étang Blanc et à la Communauté de Communes des Grands Lacs

Je remercie également le Mésocentre de Calcul Intensif Aquitain (MCIA) pour le temps de calcul octroyé.

Merci à Karine Poumeyrau du Conservatoire des Espaces Naturels et la base aérienne 120 et Lola Deschamps du CEN Nouvelle-Aquitaine pour l'accès à la station de la base militaire, pour leur aide et l'expérience.

Je remercie les membres de mon jury de thèse : Myriam Valero, Nicolas Bech, Guillaume Evanno et Gabrielle Thiébaud, pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

À mes directeurs, Aurélien et Olivier, merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis d'être là aujourd'hui. J'ai découvert une région et un écosystème unique grâce à vous, et développé des compétences multidisciplinaires qui me sont précieuses. Merci pour vos retours riches et complémentaires, mais aussi pour votre bienveillance tout au long de ce parcours.

Vincent, un remerciement tout particulier pour toi. Tu as toujours été présent pour m'aider sur le projet, sur le terrain comme pour les missions. Merci de m'avoir intégrée au projet Vigie-Lacs et bravo pour ton travail remarquable. Ce projet n'aurait pas pu aboutir sans ton aide, tes données et ton investissement constant.

À toute l'équipe de la Plateforme Génome Transcriptome de Bordeaux (PGTB) - Émilie, Zoé, Adline, Erwan et Christophe - un immense merci pour ces heures de formation, pour votre aide précieuse au génotypage, pour avoir rattrapé mes bourdes et pour m'avoir accueillie si chaleureusement. Votre soutien a été indispensable.

Mention spéciale à Aurélien et Céline pour leur aide et leur patience durant ces longues heures de mise en plaque. Je ne sais pas comment j'aurais fait sans vous !

Bravo et merci à Aurélien Tauzin pour son stage qui a permis de développer la majorité des marqueurs pour les neuf espèces.

Merci à mon Comité de Suivi Individuel - Vincent Bertrin, Marie-Laure Acolas, Bert Van Bocxlaer, Laurent Augusto, Sandrine Lorient et Allan Raffard - pour m'avoir orientée, conseillée et rassurée lors de ces réunions. Merci pour votre temps et votre écoute.

Merci à tous mes compagnons de terrain, présents par tous les temps, même les plus maussades et venteux : Gwilherm Jan, Yoann Meignant, Baptiste François, Aurélien Tauzin, Alice Maujarret, Lola Deschamps et Sébastien Boutry. Mes petits échantillons étaient entre de bonnes mains.

Merci à Anaëlle du CBNSA pour son regard extérieur sur le projet et surtout pour les informations précieuses qu'elle a fournies.

À toute l'équipe de l'INRAE EABX : merci pour votre accueil, pour les pauses, pour les rires, pour les apéros et pour le soutien. Malgré mes absences, j'ai toujours eu l'impression d'avoir une place ici, et c'était toujours un plaisir de partager ces moments avec vous. Edel, Caroline (ma copine de bureau et de thèse, bravo pour ton parcours !), Mathilde, Violette, Emma, Yoann (l'éternel stagiaire), Alice, Eva, Chloé, Stéphane (pour les discussions sur le vin et Switch), Béné, Mario, Jérémy, Maud, Benjamin, Albin, Pierre et tous les autres.

Merci à Soizic d'avoir été là pour m'écouter et me guider.

Merci aux doctorants de BIOGECO que j'ai eu moins l'occasion de croiser, mais qui ont toujours laissé leur porte ouverte quand j'avais l'occasion de pointer mon nez !

Merci aux copains du Nord, les Zigotos - Tom, Bastien, Gabriel, Romane et Gatien - pour ces pauses lilloises, votre soutien, vos memes et surtout pour les cubes. Merci à Léa, Solène, Margaux et Valéria (team licence) pour votre amitié qui m'est si chère. Je vous aime, les potos.

Merci à la team du Talos - Vincent, Selenn, Matthieu et Alice - pour les escapades viniques, culturelles (et moins culturelles), les Nouvel An, les appels et les JDR. Vous m'avez aidée à décompresser entre les rendus.

Merci aux Bordelais - Julietta, Léa, Audrey, Nina, Jason et Coralie, Paul et Léa, Cardaire et Yousra, Titi et Lisa, Hamza, Antoine, Léa l'Alsacienne et Maxime - pour l'impro, les verres, les sorties, vos rires, les voyages et la découverte de cette belle région. Spécial coucou à Thibaut, AOM !

Merci à ma famille : Maman, Lucie-Jeanne, Papy JC, Mamie Denise et Papy Roro et Monique, ainsi qu'à ma belle-famille - Corinne, Fred, Jacques, Marine, Igor, Margaux, Éléonore et Maria - pour votre soutien sous bien des formes et pour m'avoir accueillie dans le Nord tout au long de ces presque quatre ans. Merci de m'avoir écoutée essayer, de multiples fois, d'expliquer ce que je faisais ici. Je vous dois beaucoup.

Merci à Lavande et Tournesol pour les renommées « pauses-poules », pour ces moments câlins dont j'ai eu tant besoin, et pour avoir amélioré mon quotidien.

Et enfin, un immense et amoureux merci à mon mari, Sacha. Je ne pourrais pas décrire à quel point ton soutien a été sans faille. Merci d'avoir toujours été là, même quand je doutais, même dans les moments les plus difficiles. Merci de croire en moi et de m'aimer comme tu le fais. Cette thèse est là grâce à toi aussi. Je t'aime.

Table des matières

<i>Résumé en français</i>	<i>ii</i>
<i>English summary</i>	<i>iv</i>
<i>Remerciements</i>	<i>vii</i>
<i>Table des matières</i>	<i>ix</i>
<i>Liste des figures</i>	<i>xiv</i>
Chapitre 1 : Introduction générale	1
1. Contexte général : crise de la biodiversité et défis de la conservation	1
a. Perte de biodiversité actuelle	1
b. Déclin multi-factoriel	4
c. L'urgence des actions de conservation	5
2. L'importance de la génétique dans la conservation	7
a. La diversité génétique comme fondement de la capacité adaptative	7
b. Conséquences de la perte de diversité génétique dans les petites populations	9
c. Taille minimale viable des populations et considérations génétiques	10
d. La génétique en tant qu'outil de conservation	10
3. Approches historiques et actuelles de la génétique des populations et leurs limites	11
a. Les allozymes : pionnières de la génétique des populations	11
b. La révolution des microsatellites	13
c. La transition génomique : SNPs and RADseq	15
d. Génotypage des microsatellites basé sur les séquences : combler le fossé entre les approches traditionnelles et modernes	17
e. La distinction de diversité neutre-adaptative et ses implications	17
4. L'émergence de la génétique des communautés	17
5. Diversité génétique et taxonomique : Species-Genetic Diversity Correlations (SGDC)	18
a. Fondements conceptuelles	18
b. Mécanismes théoriques	19
c. Patrons empiriques	20
d. Défis méthodologiques	20
e. Implications pour la conservation	21
6. Écosystèmes d'eau douce comme hotspots critiques	21
a. Importance disproportionnée de la biodiversité par rapport à la surface	21
b. Haut niveau de menace	22
c. Vulnérabilités spécifiques aux milieux dulçaquicoles	23
d. Cas des lacs à isoétides	24
7. Questions scientifiques et objectifs	27
Chapitre 2 : Description des macrophytes du littoral Aquitain	29
1. <i>Baldellia ranunculoides</i> (L.) Parl.	29

2. <i>Chara fragifera</i> (Durieu)	30
3. <i>Eleocharis multicaulis</i> (Sm.) Desv., 1818	34
4. <i>Juncus bulbosus</i> L., 1753	36
5. <i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch., 1864	38
6. <i>Lobelia dortmanna</i> L., 1753	41
7. <i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC., 1815	44
8. <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud., 1840	46
9. <i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla, 1888	49
Chapitre 3 : Diversité génétique des macrophytes aquatiques des lacs aquitains.	53
1. Introduction au chapitre	53
2. Résumé en français	53
a. Contexte et objectifs.	53
b. Méthodologie.	54
c. Résultats principaux.	54
d. Implications pour la conservation.	55
Introduction	56
Materials and methods	58
Study area	58
Model species	58
Sampling and environmental data	59
Microsatellites detection and primer design	60
DNA extraction and sequencing	60
Bioinformatics	61
Clone identification	61
Population structure analyses	61
Genetic diversity	62
Contribution of lake and species characteristics to genetic diversity distribution	62
Results	63
Marker development and selection	63
Population structure	63
Genetic diversity	64
Genetic differentiation (F_{ST})	65
Clonality	67

Discussion	67
Evolutionary mechanisms underlying genetic diversity patterns	68
Clonality as an evolutionary strategy	69
Environmental influences on genetic structure	70
Conservation implications	70
Conclusion	71
Declarations	72
References	72
Chapitre 4 : Corrélations espèces-génétique causées par l'environnement : implications pour la conservation des macrophytes des écosystèmes lacustres	
a. Contexte et objectifs	75
b. Méthodologie	75
c. Résultats principaux	75
d. Implications pour la conservation	76
1. Abstract	78
2. Keywords	78
3. Introduction	79
4. Materials and methods	82
a. Study area: the Aquitaine Coastal Lakes	82
b. Isoetids community	83
c. Sampling protocol and environmental data	84
d. Microsatellites design, DNA sequencing and genotyping	85
e. Genetic and taxonomic diversity	85
f. Statistical analyses	86
5. Results	90
a. Environmental and Spatial correlations	90
b. Community level α -SGDC	94
c. Environmental mediation of α -SGDC – Global piecewise SEM model	95
d. Species-level α -SGDC variation	95
e. Species-by-lake α -SGDC heterogeneity	97
f. Species-specific environmental decomposition	99
6. Discussion	100
a. Decoupled Environmental Drivers of Genetic and Taxonomic Diversity	100
b. The <i>Hill Numbers</i> Framework and Sensitivity to Rareness	100
c. Spatial Heterogeneity: The Eastern Shore Hotspot	101
d. Species-Specific Responses and Biological Traits	101
e. Idiosyncratic Species-Genetic Diversity Correlations	102
f. Why do <i>B. ranunculoides</i> and <i>S. pungens</i> show significant α -SGDCs?	103
g. Context-Dependency and Conservation Implications	103
7. Conclusion	104
Chapitre 5 : Corrélations β-SGDC dans les métacommunautés de macrophytes lacustres	
a. Introduction au chapitre	106

1. Abstract	111
2. Key words	111
3. Introduction	112
4. Materials and methods	114
a. Study system, sampling design, and general methodology	114
b. Taxonomic and Genetic Beta-Diversity Across Spatial Scales	114
c. Isolation by Distance (IBD) and Environmental Drivers	114
d. Comparison of Taxonomic and Genetic Beta Diversity	115
e. Dispersal limitation and environmental selection	116
f. Variance Decomposition of β -SGDCs	116
5. Results	118
a. Patterns of Taxonomic and Genetic Dissimilarity	118
b. Isolation by Distance at Genetic and Taxonomic Levels	120
c. Environmental Drivers of Community Structure	122
d. Global and Species Genetic Diversity Correlations (β -SGDC)	123
e. Drivers of Community and Genetic Dissimilarity	126
f. Species-Specific Variance Decomposition of β -SGDCs	127
6. Discussion	128
a. Spatial and Environmental Drivers of Genetic and Taxonomic Dissimilarity	128
b. Species-Specific Responses: Life-History Traits Versus Historical Legacies	129
c. Mechanisms Underlying Unexplained β -SGDC	130
d. Historical Landscape as a Shared Driver of Taxonomic and Genetic Structure	132
e. Conservation implications: prioritizing regional connectivity	133
7. Conclusion	134
Chapitre 6 : Discussion générale	135
1. Synthèse des réponses aux questions de recherche	135
a. Q1 : Quel est l'état de la diversité génétique des macrophytes dans ce réseau lacustre ?	136
b. Q2 : La structuration spatiale domine-t-elle indépendamment de l'environnement ?	136
c. Q3 : Existe-t-il une corrélation spécifique-génétique (SGDC) et quels en sont les mécanismes ?	138
2. Implications pour la conservation des habitats 3110	140
a. Un équilibre entre qualité d'habitat et connectivité	140
b. Le paradoxe de <i>Littorella uniflora</i>	140
c. Le cas critique de <i>Lobelia dortmanna</i>	141
d. Intégration des données génétiques dans les plans de gestion	141
e. L'Étang Blanc : un cas d'alerte précoce	143
3. Limites méthodologiques	143
a. Contraintes d'échantillonnage et qualité de l'ADN	143
b. Choix des marqueurs	143
c. Variance résiduelle et facteurs non mesurés	143
d. Comparabilité des indices de diversité	144
4. Perspectives et questions ouvertes	145
a. Vers une résolution génomique : du neutre à l'adaptatif	145
b. Le cas critique de <i>Lobelia dortmanna</i>	146
c. Extension multi-espèces	146
d. Extensions méthodologiques pour le <i>monitoring</i> et la connectivité	146
e. Questions ouvertes : héritages historiques, invasions et changement climatique	147

Conclusion générale	149
1. Interaction entre limitation de dispersion et filtrage environnemental	149
2. La corrélation taxonomique et spécifique dépend de l'échelle d'observation	149
3. Effet héritage et dette d'extinction	150
4. Implications pour la conservation de l'habitat Natura 2000 3110	150
5. Perspectives	150
6. Synthèse finale	151
Références:	152
Publications scientifiques et présentations :	171
Annexes	174

Liste des figures

FIGURE 1 TAUX D'EXTINCTION DES PLANTES (1750-2017) POUR LES ZONES MONDIALES, INSULAIRES ET CONTINENTALES COMPARES AU TAUX D'EXTINCTION DE FOND (0,15 EXTINCTION PAR MILLION D'ESPECES-ANNEES (PIMM ET AL., 1995). TOUTES LES ESPECES DE LA LISTE ROUGE (GRAY, 2018)	2
FIGURE 2 L'EVOLUTION DU CADRE DES LIMITES PLANETAIRES. LICENCE SOUS CC BY-NC-ND 3.0 (CREDIT : AZOTE POUR LE CENTRE DE RESILIENCE DE STOCKHOLM, UNIVERSITE DE STOCKHOLM. BASE SUR RICHARDSON ET AL. (2023); ROCKSTRÖM ET AL. (2009); SAKSCHEWSKI ET AL. (2025); STEFFEN ET AL. (2015).	3
FIGURE 3 CAUSES DE LA PERTE DE BIODIVERSITE (VIJETA ET AL., 2021)	4
FIGURE 4 SCHEMA DES CASCADES TROPHIQUES ENGENDREES PAR LA REINTRODUCTION DU LOUP AU PARC NATIONAL DE YELLOWSTONE A LA FIN DU 20E SIECLE (GOLDTHORPE, 2016).	6
FIGURE 5 SCHEMA DES DIFFERENCES ENTRE LA VARIATION EXISTANTE ET LA NOUVELLE MUTATION DANS LA SIGNATURE ATTENDUE DE LA SELECTION AUTOUR D'UN ALLELE BENEFIQUE RECEMMENT FIXE (AU CENTRE). LA FIXATION D'UNE NOUVELLE MUTATION ELIMINE LE POLYMORPHISME PRES DU SITE (LIGNES ROUGES) PARCE QUE L'ALLELE AVANTAGEUX EST LIE DEPUIS SON ORIGINE A UN SEUL ENSEMBLE DE VARIANTES NEUTRES A PROXIMITE. LA FIXATION D'UN ALLELE PRESENT SOUS FORME DE VARIATION EXISTANTE PEUT RESULTER EN UNE REGION PLUS ETROITE DE POLYMORPHISME REDUIT QUE DANS LE CAS D'UNE NOUVELLE MUTATION CAR SON PLUS GRAND AGE L'A EXPOSE A PLUS D'EVENEMENTS DE RECOMBINAISON AVEC DES SITES NEUTRES A PROXIMITE AVANT LA PERIODE DE SELECTION (LIGNES VERTES). LA VARIATION EXISTANTE PEUT EGALEMENT INCLURE PLUSIEURS ALLELES QUI ONT SURGI INDEPENDAMMENT SUR DIFFERENTS ARRIERE-PLANS GENETIQUES, AUQUEL CAS LE POLYMORPHISME NE SERA PAS REDUIT AUTANT DANS LA REGION SELECTIONNEE (LIGNES BLEUES). (BARRETT ET SCHLUTER, 2008)	8
FIGURE 6 ÉTAPES DE LA METHODE D'ELECTROPHORESE DES PROTEINES : (A) PRELEVEMENT D'ECHANTILLONS ; (B) DISSECTION TISSULAIRE ET EXTRACTION ; (C) DEPOT SUR GEL D'AMIDON ; (D) SEPARATION ELECTROPHORETICQUE DES PROTEINES ; (E) COLORATION POUR VISUALISATION DES PRODUITS PROTEIQUES (BERRY, 1972)	12
FIGURE 7 MICROSATELLITES OU LES REPETITIONS EN TANDEM DE NOMBRE VARIABLE (VNTR) A UN LOCUS SPECIFIQUE SUR L'ADN NUCLEAIRE CHROMOSOMIQUE. LES REPETITIONS DINUCLEOTIDIQUES (CA) _N ENTRE DEUX REGIONS FLANQUANTES SONT LARGEMENT DISTRIBUEES DANS LES GENOMES EUCARYOTES AVEC UNE MUTATION ELEVEE. (THITARAM ET AL., 2008).....	13
FIGURE 8 REPRESENTATION GRAPHIQUE DES SNP ET DES INDEL CHEZ TROIS INDIVIDUS DIFFERENTS. TANDIS QUE LES SNP REPRESENTENT DES CHANGEMENTS DE NUCLEOTIDES UNIQUES, LES INDEL CONFORMENT A LA PRESENCE OU L'ABSENCE D'UNE COURTE SEQUENCE DE NUCLEOTIDES. CHAQUE BOITE COLOREE REPRESENTE UN NUCLEOTIDE SPECIFIQUE (A, G, T OU C), ET LES RECTANGLES NOIRS METTENT EN EVIDENCE LES EMPLACEMENTS DES VARIANTES : UN SNP (GAUCHE) ET UN INDEL (DROITE). LES BOITES GRISES AVEC DES TIRETS INDIQUENT LES NUCLEOTIDES SUPPRIMES. LES TROIS FIGURES A GAUCHE REPRESENTENT DIFFERENTS INDIVIDUS. (GUTIERREZ-HURTADO ET AL., 2025).....	16
FIGURE 9 SCHEMA CONCEPTUEL ENTRE LA DIVERSITE DES ESPECES ET LA DIVERSITE GENETIQUE (VELLEND AND GEBER, 2005)	19
FIGURE 10 DONNEES DE TENDANCE DES POPULATIONS POUR LES VERTEBRES TERRESTRES, MARINS ET D'EAU DOUCE ; BASEES SUR L'INDICE DE LA PLANETE VIVANTE (LPI) DU FONDS MONDIAL POUR LA NATURE (WWF) DE 2016 (REID ET AL., 2019)	22
FIGURE 11 RECONSTITUTION DE LA PALEOGEOGRAPHIE DU LAC DE CAZAUX-SANGUINET DEPUIS 4000 ANS (TASTET & CLAVE-PAPION, 2008). BC = BEFORE CHRIST (AVANT JC). LA FLECHE INDIQUE LA SITUATION DE LA PARTIE LA PLUS PROFONDE DU LAC ACTUEL. (TASTET ET AL., 2008).....	25
FIGURE 12 CARTE DE DISTRIBUTION EUROPEENNE DE LOBELIA DORTMANNA 2015-2020 ©GBIF	26
FIGURE 13 BALDELLIA RANUNCULOIDES	29
FIGURE 14 CARTE DES OBSERVATIONS DE BALDELLIA RANUNCULOIDES DE 2001 A 2021 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF.	30
FIGURE 15 CHARA FRAGIFERA © V. BERTRIN	31
FIGURE 16 CYCLE DE VIE DU GENRE CHARA © G. ASTITVA	32
FIGURE 17 CARTE DES OBSERVATIONS DE CHARA FRAGIFERA DE 2000 A 2021	33
FIGURE 18 ELEOCHARIS MULTICAULIS © AURELIEN JAMONEAU	34

FIGURE 19 CARTE DES OBSERVATIONS DE ELEOCHARIS MULTICAULIS DE 2001 A 2025.....	35
FIGURE 20 JUNCUS BULBOSUS © AURELIEN JAMONEAU	36
FIGURE 21 CARTE DES OBSERVATIONS DE JUNCUS BULBOSUS DE 2001 A 2026 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	37
FIGURE 22 LITTORELLA UNIFLORA © AURELIEN JAMONEAU	39
FIGURE 23 CARTE DES OBSERVATIONS DE LITTORELLA UNIFLORA DE 2001 A 2026 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	40
FIGURE 24 A) LOBELIA DORTMANNA EN FLEUR ©JAN VAN UYTVANCK B) LOBELIA DORTMANNA - FEUILLES © AURELIEN JAMONEAU	42
FIGURE 25 CARTE DES OBSERVATIONS DE LOBELIA DORTMANNA DE 2000 A 2025 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	43
FIGURE 26 MYRIOPHYLLUM ALTERNIFLORUM © AURELIEN JAMONEAU	44
FIGURE 27 CARTE DES OBSERVATIONS DE MYRIOPHYLLUM ALTERNIFLORUM DE 2001 A 2025 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	45
FIGURE 28 PHRAGMITES AUSTRALIS © AURELIEN JAMONEAU.....	47
FIGURE 29 CARTE DES OBSERVATIONS DE PHRAGMITES AUSTRALIS DE 2000 A 2026 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	48
FIGURE 30 SCHOENOPLECTUS PUNGENS © MNHN - CBNBP	49
FIGURE 31 CARTE DES OBSERVATIONS DE SCHOENOPLECTUS PUNGENS DE 2001 A 2026 © OPENSTREETMAP CONTRIBUTORS, © OPENMAPTILES, GBIF	50
FIGURE 32 MAP OF STUDY AREA SHOWING THE FOUR COASTAL LAKES ALONG THE ATLANTIC COAST OF SOUTHWESTERN FRANCE. BLACK CROSSES INDICATE SAMPLING STATIONS WHERE MACROPHYTE COMMUNITIES AND GENETIC SAMPLES WERE COLLECTED.....	83
FIGURE 33 MULTIVARIATE ENVIRONMENTAL CONTRAST BETWEEN SHORES. PCA BIPLLOT SHOWING THE SEGREGATION OF SAMPLING SITES BASED ON ENVIRONMENTAL AND HISTORICAL (1965 ; 2000) LANDSCAPE SIGNIFICANT VARIABLES. POINTS REPRESENT SAMPLING SITES COLORED BY SHORE (EAST: BLUE; WEST: ORANGE). ELLIPSES REPRESENT 95% CONFIDENCE INTERVALS. VECTORS INDICATE THE DIRECTION AND STRENGTH OF ENVIRONMENTAL VARIABLES.	90
FIGURE 34 COMPARISON OF GENETIC AND TAXONOMIC DIVERSITY BETWEEN EASTERN AND WESTERN SHORES. BOXPLOTS ILLUSTRATE THE DISTRIBUTION OF DIVERSITY INDICES ACROSS ALL SAMPLING STATIONS, WITH EASTERN SHORES (LIGHT GREY) AND WESTERN SHORES (DARK GREY) COMPARED USING WILCOXON RANK- SUM TESTS. TOP PANELS SHOW GENETIC DIVERSITY MEASURED AS ALLELIC RICHNESS (AR, Q=0), SHANNON EQUIVALENT DIVERSITY (D1, Q=1), AND EXPECTED HETEROZYGOSITY (HE, Q=2). BOTTOM PANELS SHOW TAXONOMIC DIVERSITY MEASURED AS SPECIES RICHNESS (Q=0), SHANNON DIVERSITY (Q=1), AND SIMPSON DIVERSITY (Q=2). P-VALUES INDICATE SIGNIFICANCE LEVELS: ***P < 0.001, **P < 0.01, *P < 0.05, NS = NON- SIGNIFICANT.	91
FIGURE 35 PEARSON CORRELATION COEFFICIENTS (R) BETWEEN ENVIRONMENTAL VARIABLES AND DIVERSITY INDICES. RESULTS ARE PARTITIONED INTO GENETIC DIVERSITY (LEFT) AND TAXONOMIC DIVERSITY (RIGHT). ENVIRONMENTAL PREDICTORS ARE GROUPED INTO THEMATIC BLOCKS. BARS REPRESENT THE CORRELATION STRENGTH, COLOR-CODED BY HILL NUMBERS: Q=0 (ALLELIC RICHNESS/SPECIES RICHNESS), Q=1 (SHANNON DIVERSITY), AND Q=2 (EXPECTED HETEROZYGOSITY/SIMPSON INDEX). SIGNIFICANCE LEVELS ARE INDICATED BY ASTERISKS: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001.	92
FIGURE 36 SPECIES-SPECIFIC PEARSON CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN ENVIRONMENTAL VARIABLES AND GENETIC DIVERSITY (D1, HILL ORDER Q=1) FOR THE EIGHT MACROPHYTE SPECIES STUDIED. VARIABLES ARE GROUPED INTO LOCAL HABITAT CHARACTERISTICS, LANDSCAPE COMPOSITION, AND HISTORICAL LAND COVER (1965 AND 2018). SIGNIFICANCE LEVELS: *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05.....	93
FIGURE 37 HEATMAP SHOWING PEARSON CORRELATION COEFFICIENTS BETWEEN THREE GENETIC DIVERSITY METRICS AND THREE TAXONOMIC DIVERSITY INDICES CALCULATED ACROSS ALL EIGHT MACROPHYTE SPECIES AND FOUR LAKES.	94
FIGURE 38 STRUCTURAL EQUATION MODEL (SEM) ILLUSTRATING ENVIRONMENTAL DRIVERS OF TAXONOMIC AND GENETIC DIVERSITY AT THE COMMUNITY LEVEL. PATH DIAGRAM SHOWS STANDARDIZED REGRESSION COEFFICIENTS FOR RELATIONSHIPS BETWEEN ENVIRONMENTAL PREDICTORS AND DIVERSITY LEVELS. SOLID ARROWS REPRESENT SIGNIFICANT PATHS (*P < 0.05), WHILE DASHED ARROWS INDICATE NON-SIGNIFICANT	

RELATIONSHIPS. ARROW WIDTH IS PROPORTIONAL TO EFFECT SIZE. BLUE ARROWS INDICATE POSITIVE EFFECTS, ORANGE ARROWS INDICATE NEGATIVE EFFECTS. THE DASHED ARROW BETWEEN SD AND GD REPRESENTS THE TESTED DIRECT CAUSAL LINK, WHICH WAS NON-SIGNIFICANT (COEFFICIENT = 0.0015, $P = 0.982$). CIRCLES LABELED U_{SD} AND U_{GD} REPRESENT UNEXPLAINED VARIANCE (ERROR TERMS) FOR EACH ENDOGENOUS VARIABLE, WITH VALUES INDICATING THE PROPORTION OF VARIANCE NOT CAPTURED BY THE MODEL. R^2 VALUES SHOW THE PROPORTION OF VARIANCE EXPLAINED: 51% FOR TAXONOMIC DIVERSITY (SHANNON INDEX) AND 12% FOR GENETIC DIVERSITY (D_1). MODEL FIT: FISHER'S $C = 15.6$, $P = 0.481$, INDICATING ADEQUATE FIT TO THE DATA. THE MODEL INCLUDED RANDOM INTERCEPTS BY SPECIES ($N = 8$ SPECIES, 27 SITES)	95
FIGURE 39 A-SGDC PROFILES FOR EIGHT MACROPHYTE SPECIES ACROSS THREE GENETIC INDICES (AR, D_1 , HE) AND THREE TAXONOMIC DIVERSITY MEASURES (RICHNESS, SHANNON, SIMPSON). FILLED CIRCLES INDICATE SIGNIFICANT CORRELATIONS ($P < 0.05$). THE DASHED RED LINE REPRESENTS THE GLOBAL MEAN CORRELATION ($R = 0.298$) FROM LAMY ET AL. (2017). (B) META-ANALYTICAL CONTEXT SHOWING THE DISTRIBUTION OF A-SGDC VALUES FROM LAMY ET AL. (2017) ($N = 155$ DATASETS). THE DASHED RED LINE MARKS THE SAME EMPIRICAL MEAN ($R = 0.298$), WHICH SERVES AS A BASELINE FOR EXPECTED A-SGDC STRENGTH IN NATURAL POPULATIONS.....	96
FIGURE 40 DECOMPOSITION OF SPECIES-GENETIC DIVERSITY CORRELATIONS (A-SGDC) FOR BALDELLIA RANUNCULOIDES AND SCHOENOPLECTUS PUNGENS. TOTAL PEARSON CORRELATION COEFFICIENTS (R) BETWEEN TAXONOMIC (SHANNON INDEX) AND GENETIC (D_1) DIVERSITY ARE PARTITIONED INTO ENVIRONMENTAL AND RESIDUAL COMPONENTS FOLLOWING LAMY ET AL. (2017). BARS REPRESENT THE CONTRIBUTION OF SIX ENVIRONMENTAL BLOCKS: PHYSICAL (PHYS.), SPATIAL (SPAT.), LOCAL CONDITIONS (LOC.), ISOLATION (ISOL.), HISTORICAL LANDSCAPE (HIST.), AND RECENT LANDSCAPE (REC.). DARK GRAY BARS (VAR.) INDICATE THE DIRECT CONTRIBUTION OF EACH BLOCK, WHILE LIGHT GRAY BARS (COV.) REPRESENT THE CONTRIBUTIONS ARISING FROM COVARIANCES BETWEEN ENVIRONMENTAL BLOCKS. THE WHITE BAR (RESID.) REPRESENTS THE RESIDUAL A-SGDC AFTER ACCOUNTING FOR ALL ENVIRONMENTAL EFFECTS. STATISTICAL SIGNIFICANCE FOR THE RESIDUAL COMPONENT WAS DETERMINED VIA PEARSON CORRELATIONS OF MODEL RESIDUALS (B. RANUNCULOIDES: $P = 0.250$; S. PUNGENS: $P = 0.051$). THE BLACK BAR (TOTAL) INDICATES THE OVERALL OBSERVED A-SGDC.	99
FIGURE 41 NON-METRIC MULTIDIMENSIONAL SCALING (NMDS) ORDINATION OF MACROPHYTE COMMUNITIES ACROSS THE FOUR AQUITAINE LAKES BASED ON BRAY-CURTIS DISSIMILARITY (STRESS = 0.156). POINTS REPRESENT SAMPLING STATIONS, COLOURS AND SHAPES INDICATE LAKE IDENTITY, AND DASHED ELLIPSES SHOW 95% CONFIDENCE INTERVALS FOR EACH LAKE. SPECIES NAMES ARE DISPLAYED IN ITALICS AT THEIR WEIGHTED AVERAGE POSITION IN ORDINATION SPACE.....	119
FIGURE 42 GENETIC (A) AND TAXONOMIC (B) DISSIMILARITY ACROSS SPATIAL SCALES. (A) MEAN PAIRWISE F_{ST} ($\pm$ SE) FOR EIGHT MACROPHYTE SPECIES. (B) MEAN BRAY-CURTIS DISSIMILARITY ($\pm$ SE) ACROSS ALL SITE PAIRS.	120
FIGURE 43 ISOLATION-BY-DISTANCE (IBD) PATTERNS AT GENETIC AND TAXONOMIC LEVELS. RELATIONSHIP BETWEEN LOG-TRANSFORMED GEOGRAPHIC DISTANCE (KM) AND (A) GENETIC DISSIMILARITY (F_{ST}) FOR EIGHT ISOETID SPECIES, AND (B) TAXONOMIC DISSIMILARITY (BRAY-CURTIS) AT THE COMMUNITY LEVEL. POINTS ARE COLORED BY COMPARISON TYPE (WITHIN-LAKE VS. BETWEEN-LAKE). MANTEL R STATISTICS AND P -VALUES ARE INDICATED IN EACH PANEL. LINEAR REGRESSION LINES ARE SHOWN IN BLACK WITH 95% CONFIDENCE INTERVALS.	121
FIGURE 44 ENVIRONMENTAL DRIVERS OF TAXONOMIC COMMUNITY STRUCTURE ACROSS AQUITAINE LAKES. NON-METRIC MULTIDIMENSIONAL SCALING (NMDS) ORDINATION OF MACROPHYTE COMMUNITY COMPOSITION BASED ON BRAY-CURTIS DISSIMILARITY. EACH POINT REPRESENTS A SAMPLING STATION, COLORED AND SHAPED BY LAKE IDENTITY. DASHED ELLIPSES INDICATE 95% CONFIDENCE INTERVALS FOR EACH LAKE. BLACK ARROWS REPRESENT ENVIRONMENTAL VARIABLES SIGNIFICANTLY CORRELATED WITH COMMUNITY STRUCTURE ($P < 0.05$, ENVFIT TEST WITH 999 PERMUTATIONS). ARROW LENGTH REFLECTS THE STRENGTH OF CORRELATION (R^2), AND ARROW DIRECTION INDICATES THE ENVIRONMENTAL GRADIENT ORIENTATION IN ORDINATION SPACE.	122
FIGURE 45 BETA SPECIES-GENETIC DIVERSITY CORRELATIONS (B-SGDC) ACROSS SPATIAL SCALES. HEATMAP OF MANTEL CORRELATION COEFFICIENTS (R) BETWEEN TAXONOMIC (BRAY-CURTIS) AND GENETIC (F_{ST}) DISSIMILARITY. RESULTS ARE SHOWN AT THE REGIONAL SCALE (ALL LAKES COMBINED) AND THE LOCAL	

SCALE (WITHIN EACH LAKE). CELL VALUES INDICATE MANTEL R AND P-VALUES. ASTERISKS (*) DENOTE SIGNIFICANT CORRELATIONS ($P < 0.05$). ND (NOT DETERMINED) INDICATES SPECIES-LAKE COMBINATIONS WITH INSUFFICIENT DATA ($N < 4$ STATIONS) FOR MANTEL TESTS.	124
FIGURE 46 RESULTS OF PARTIAL MANTEL TESTS SHOWING THE β -SGDC (CORRELATION (R) BETWEEN TAXONOMIC DISSIMILARITY (BRAY-CURTIS DISSIMILARITY) AND GENETIC DISSIMILARITY (PAIRWISE F_{ST})) FOR EIGHT AQUATIC PLANT SPECIES, CONTROLLING FOR GEOGRAPHIC DISTANCE. THE DASHED HORIZONTAL LINE REPRESENTS THE GLOBAL PARTIAL MANTEL CORRELATION ACROSS ALL SPECIES ($R = 0.175$, $P = 0.018$). BARS REPRESENT STANDARDIZED MANTEL COEFFICIENTS (R) FOR EACH SPECIES, WITH NAMES INDICATED IN ITALICS. ALL SPECIES-SPECIFIC CORRELATIONS REACHED HIGH STATISTICAL SIGNIFICANCE ($P = 0.001$).	125
FIGURE 47 CAUSAL DIAGRAM DEPICTING THE RESULTS OF MULTIPLE REGRESSIONS ON DISTANCE MATRICES (MRM) OF SPATIAL, PHYSICAL, ISOLATION, AND LANDSCAPE DISTANCES (RECENT AND HISTORICAL) ON β -TAXONOMIC DISSIMILARITY (TD) AND β -GENETIC DISSIMILARITY (GD) CONDUCTED AT THE REGIONAL MULTI-SPECIES SCALE. ARROWS REPRESENT PUTATIVE CAUSAL EFFECTS THROUGH STANDARDIZED REGRESSION COEFFICIENTS (B); SOLID ARROWS INDICATE SIGNIFICANT EFFECTS ($P < 0.05$), WHILE DOTTED ARROWS INDICATE NON-SIGNIFICANT RELATIONSHIPS. ARROW WIDTH IS PROPORTIONAL TO THE ABSOLUTE COEFFICIENT VALUE. THE R^2 VALUES REPRESENT THE PROPORTION OF VARIANCE EXPLAINED BY THE MRM MODELS FOR TD (LEFT) AND GD (RIGHT). UTD AND UGD REPRESENT UNEXPLAINED FACTORS (RESIDUALS) INFLUENCING TAXONOMIC AND GENETIC DISSIMILARITY, RESPECTIVELY ($U = (1 - R^2)$). THE DOUBLE-HEADED ARROW BETWEEN TD AND GD REPRESENTS THE SIGNIFICANT RESIDUAL CORRELATION ($R = 0.191$, $P = 0.007$) CALCULATED VIA A MANTEL TEST ON THE RESIDUALS OF BOTH MODELS.	126
FIGURE 48 VARIANCE PARTITIONING OF β -SPECIES-GENETIC DIVERSITY CORRELATIONS (β -SGDC) FOR EIGHT MACROPHYTE SPECIES. BARS SHOW THE CONTRIBUTION OF EACH ENVIRONMENTAL VARIABLE GROUP TO THE OBSERVED β -SGDC (PEARSON R). WHITE RECTANGLE INDICATE TOTAL SGDC RESIDUALS.	128
FIGURE 49 SYNTHESE COMPARATIVE REGIONALE DES PARAMETRES GENETIQUES ET DES METRIQUES SGDC POUR LES HUIT ESPECES DE MACROPHYTES. LES VALEURS SONT CENTREES ET REDUITES PAR COLONNE (Z-SCORES) POUR PERMETTRE LA COMPARAISON DE VARIABLES AUX UNITES HETEROGENES. LES VALEURS NUMERIQUES BRUTES SONT INDIQUEES DANS CHAQUE CELLULE ; LES ASTERISQUES (*) SIGNALENT LES RESULTATS SIGNIFICATIFS POUR LES TESTS D'IBD ET DE SGDC ($P < 0,05$). LE DENDROGRAMME A GAUCHE ILLUSTRE LE REGROUPEMENT DES ESPECES SELON LA SIMILARITE DE LEURS PROFILS DE REPONSE GENETIQUE ET ECOLOGIQUE	135
FIGURE 50 RELATION ENTRE LA DIVERSITE LOCALE (α -SGDC) ET REGIONALE (β -SGDC) POUR HUIT ESPECES DE MACROPHYTES. CHAQUE POINT REPRESENT UNE ESPECE ; LES COULEURS ET LES FORMES INDIQUENT LES MOTIFS DE SIGNIFICATIVITE : CERCLES ROUGES (SIGNIFICATIF AUX DEUX ECHELLES), TRIANGLES ORANGE (UNIQUEMENT POUR β -SGDC) ET CERCLES GRIS VIDES (NON SIGNIFICATIF AUX DEUX ECHELLES). LA LIGNE NOIRE PLEINE REPRESENT LA REGRESSION LINEAIRE AVEC SON INTERVALLE DE CONFIANCE A 95 % (ZONE GRISEE). LA LIGNE GRISE EN POINTILLES ($Y = X$) INDIQUE UNE FORCE DE CORRELATION EGALE AUX DEUX ECHELLES ; LES ESPECES SITUEES SOUS CETTE LIGNE PRESENTENT UNE CONGRUENCE LOCALE PLUS FORTE QUE LA REGIONALE. LA CORRELATION STATISTIQUE A ETE TESTEE PAR UN TEST DE CORRELATION DE PEARSON ($N = 8$ ESPECES)	139
FIGURE 51 CADRE DECISIONNEL POUR LA CONSERVATION GENETIQUE DES ISOETIDES PROTEGEES (LITTORELLA UNIFLORA ET LOBELIA DORTMANNA) DERIVE DE KLÜTSCH & LAIKRE (2021). L'ARBRE DE DECISION INTEGRE SUCCESSIVEMENT LE STATUT TAXONOMIQUE, LE NIVEAU DE DIFFERENCIATION GENETIQUE ENTRE POPULATIONS, LA DIVERSITE GENETIQUE INTRA-POPULATIONNELLE ET LE DEGRE DE CONSANGUINITE POUR ORIENTER VERS DES STRATEGIES DE GESTION ADAPTEES. LES RECOMMANDATIONS VONT DU SIMPLE MAINTIEN DE LA CONNECTIVITE (SITUATIONS FAVORABLES, EN VERT) JUSQU'AUX INTERVENTIONS INTENSIVES INCLUANT LA CONSERVATION EX SITU ET LES TRANSLOCATIONS AVEC PRECAUTION (SITUATIONS CRITIQUES, EN ROUGE). LE GRADIENT DE COULEUR DU TRIANGLE INDIQUE L'AUGMENTATION DES COÛTS ET DE LA COMPLEXITE DE GESTION ASSOCIES A CHAQUE NIVEAU D'INTERVENTION. LA POSITION DE L. UNIFLORA (DIFFERENCIATION MODEREE A FORTE, HAUTE RICHESSE ALLELIQUE) ET DE L. DORTMANNA (FAIBLE DIFFERENCIATION, QUASI-MONOMORPHISME) DANS CE CADRE ILLUSTRE LES TRAJECTOIRES DE GESTION CONTRASTEES REQUISES POUR CES DEUX ESPECES PROTEGEES.	142

Chapitre 1 : Introduction générale

1. Contexte général : crise de la biodiversité et défis de la conservation

a. Perte de biodiversité actuelle

La crise mondiale de la biodiversité représente l'un des défis environnementaux les plus pressants de notre époque. Les taux d'extinction actuels diffèrent fondamentalement des processus évolutifs naturels : alors que le taux d'extinction de fond - estimé à environ une espèce par million d'espèces et par an (E/MSY) - caractérise les périodes stables, les taux contemporains sont estimés entre 100 et 1 000 fois supérieurs, avec certaines estimations atteignant 10 000 fois ce niveau (Ceballos et al., 2015; Pimm et al., 1995). En d'autres termes, des extinctions qui se produiraient sur plusieurs millénaires dans des conditions naturelles surviennent aujourd'hui en quelques décennies à siècles (Ceballos et al., 2015).

Depuis 1970, l'abondance moyenne des espèces indigènes dans la plupart des grands habitats terrestres a diminué d'au moins 20%, principalement depuis 1900 (IPBES et al., 2019), tandis que les populations de vertébrés ont décliné en moyenne de 69% depuis 1970. Cette restructuration s'accompagne d'une transformation radicale de la composition de la biomasse : comparée aux niveaux préindustriels, la biomasse de mammifères sauvages a été réduite de plus de 96%, remplacée par le bétail et les humains qui en constituent désormais 96% de la biomasse totale (Bar-On et al., 2018; Leclère et al., 2020).

L'ampleur de la perte d'espèces contemporaine a conduit de nombreux scientifiques à conclure que les activités humaines ont déclenché une extinction de masse, ou en sont à la veille. Plus d'un million d'espèces animales et végétales sont menacées d'extinction en raison des activités humaines, représentant environ 25% de toutes les espèces évaluées (IPBES et al., 2019; Purvis et al., 2000). Même en adoptant des hypothèses conservatrices, i.e. en ne considérant que les vertébrés documentés et en excluant les extinctions non détectées, le taux moyen de perte d'espèces au cours du dernier siècle reste 100 fois supérieur au taux de fond (Ceballos et al., 2015), confirmant qu'une sixième extinction de masse, d'origine anthropique, est déjà en cours. Contrairement aux extinctions précédentes causées par des phénomènes naturels tels que les impacts d'astéroïdes, celle-ci est directement due à l'activité humaine, ce qui la rend unique dans l'histoire de la Terre (Figure 1).

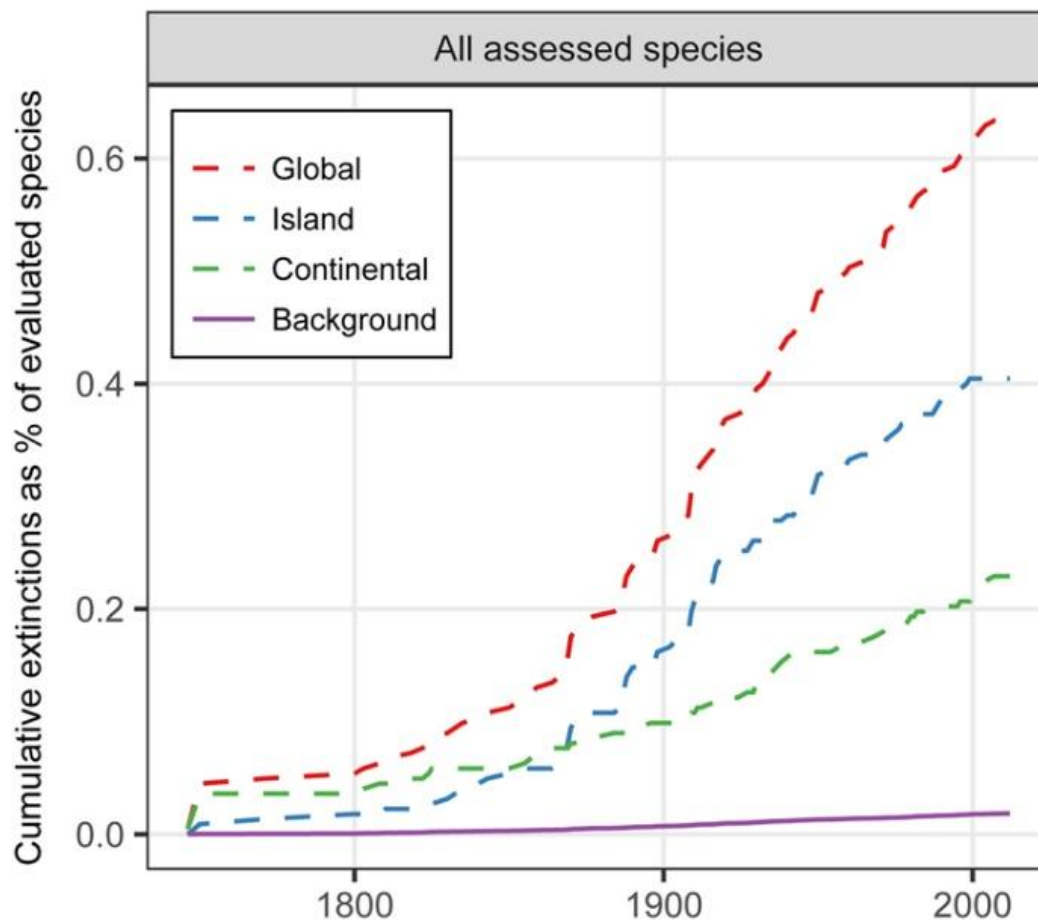


Figure 1 Taux d'extinction des plantes (1750-2017) pour les zones mondiales, insulaires et continentales comparés au taux d'extinction de fond (0,15 extinction par million d'espèces-années (Pimm et al., 1995). Toutes les espèces de la Liste rouge (Gray, 2018)

La crise de la biodiversité s'inscrit dans le cadre plus large des limites planétaires, un concept identifiant neuf processus du système terrestre dont les seuils critiques ne doivent pas être dépassés pour maintenir une planète stable et résiliente (Rockström et al., 2009). Ces limites comprennent la perte de biodiversité, le changement climatique, les cycles de l'azote et du phosphore, l'acidification océanique, le changement d'utilisation des terres, l'utilisation des eaux douces, l'appauvrissement de la couche d'ozone, les aérosols atmosphériques et la pollution chimique (Figure 2). La limite de biodiversité est aujourd'hui largement transgressée, avec des taux d'extinction excédant de 10 à 100 fois le seuil proposé (IPBES et al., 2019; Steffen et al., 2015). Ce cadre révèle que la perte de biodiversité, le changement climatique et la perturbation des flux biogéochimiques forment une triade de limites centrales, interconnectées par des rétroactions positives. La perte de biodiversité amplifie les transgressions des autres limites, par exemple en réduisant la capacité des écosystèmes à atténuer le changement climatique, tandis que le changement climatique et l'altération biogéochimique accélèrent la perte d'espèces. Ces effets en cascade menacent les conditions environnementales stables dont dépendent les civilisations humaines.

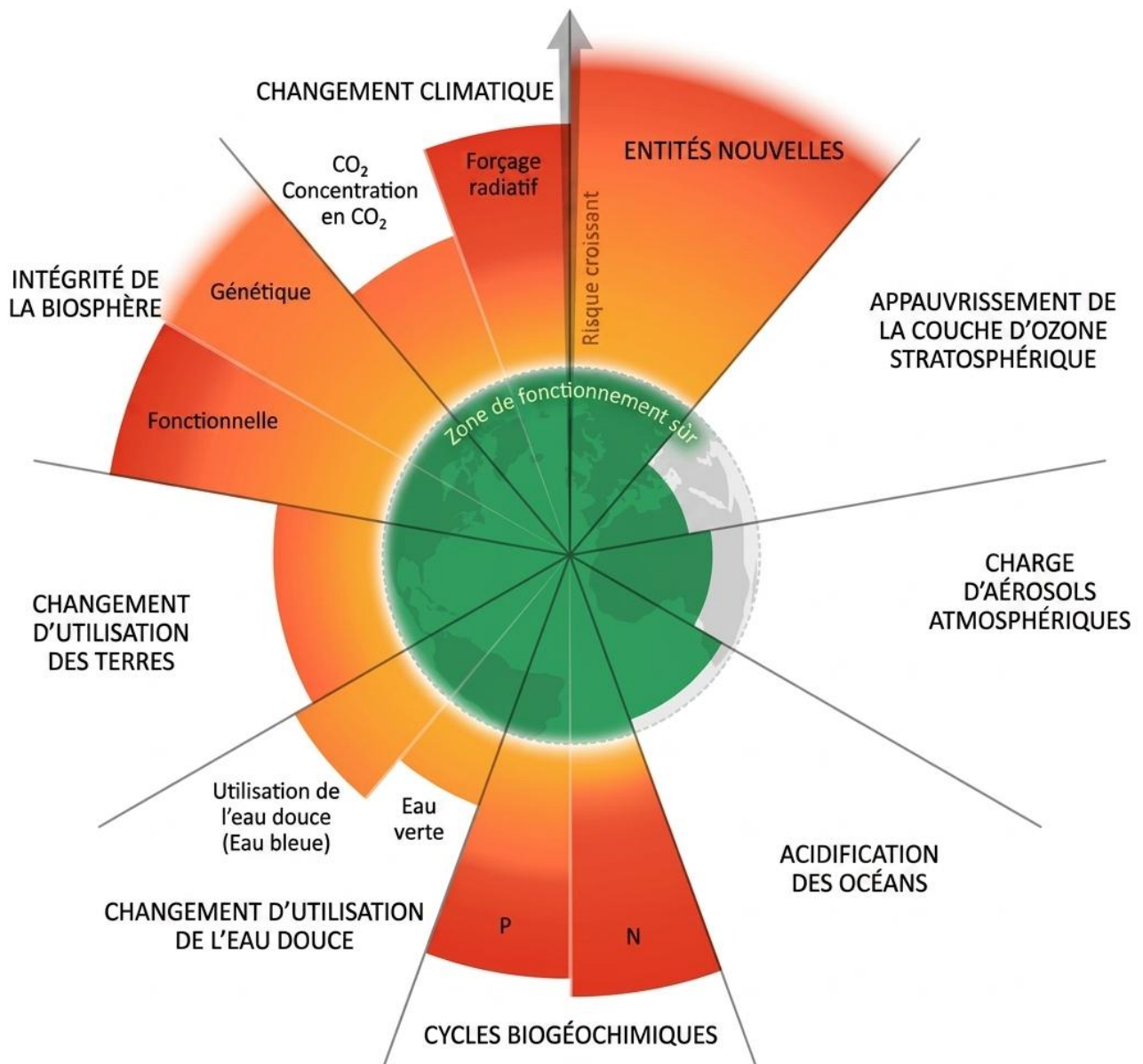


Figure 2 L'évolution du cadre des limites planétaires, traduit en français. Licencié sous CC BY-NC-ND 3.0 (Crédit : Azote pour le Centre de résilience de Stockholm, Université de Stockholm. Basé sur Richardson et al. (2023); Rockström et al. (2009); Sakschewski et al. (2025); Steffen et al. (2015).

b. Déclin multi-factoriel

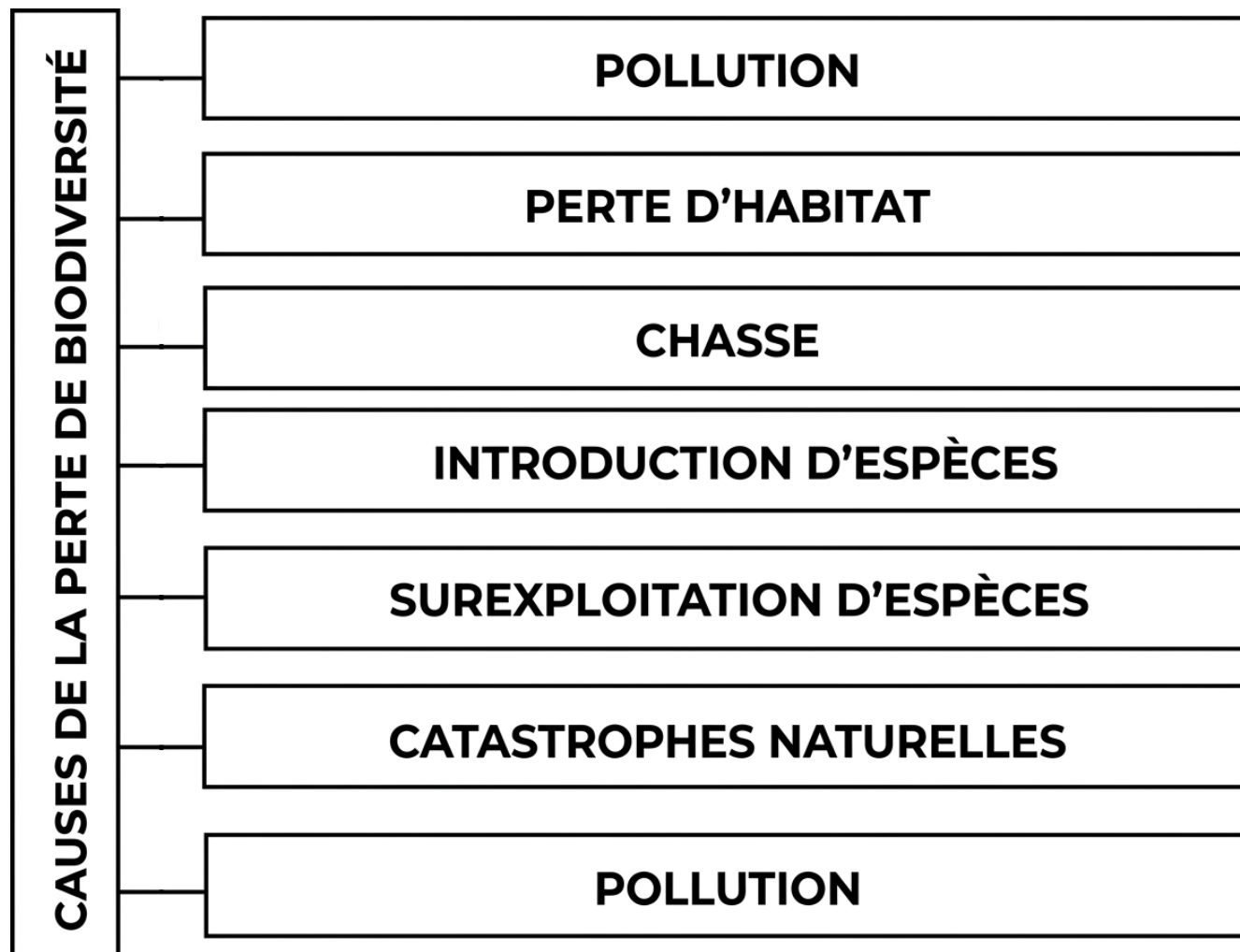


Figure 3 Causes de la perte de biodiversité (Vijeta et al., 2021). Traduis de l'anglais.

La perte de biodiversité résulte de l'interaction complexe de multiples facteurs anthropiques opérant à différentes échelles et intensités (Figure 3). L'utilisation intense des terres et des mers a été le facteur direct dominant de la perte de biodiversité récente à l'échelle mondiale (IPBES et al., 2019; Newbold et al., 2015), ayant altéré plus de 75% des environnements terrestres et 40% des systèmes marins (Díaz et al., 2019). La principale cause directe de perte de biodiversité est le changement d'affectation des terres (principalement pour la production alimentaire à grande échelle), qui entraîne environ 30% du déclin de la biodiversité au niveau mondial. Ainsi, l'activité humaine a déjà altéré plus de 70% de toutes les terres sans glace (Ellis et al., 2010). La fragmentation des habitats amplifie ces effets : les écosystèmes naturels se réduisent en petites parcelles isolées, ce qui limite la connectivité et les flux génétiques au sein des populations.

L'exploitation directe des ressources naturelles arrive en deuxième position. La surexploitation entraînant environ 20% du déclin de la biodiversité au niveau mondial (Venter et al., 2016), affectant les espèces dans tous les écosystèmes, qu'ils soient terrestres, d'eau douce et marins. Par exemple, la pêche industrielle a réduit les populations mondiales de poissons de 90% depuis 1950 (Lotze and Worm, 2009).

La pollution, notamment celle provenant de produits chimiques et de déchets, est un facteur majeur du changement de biodiversité, avec des effets directs particulièrement dévastateurs sur les habitats d'eau douce et marins (Malaj et al., 2014). La pollution marine en particulier a augmenté de dix fois depuis 1980 (Borrelle et al., 2020). La pollution chimique démontre des effets particulièrement insidieux : le dépôt d'azote modifie les écosystèmes terrestres à l'échelle mondiale, tandis que les perturbateurs endocriniens et les pesticides peuvent stériliser des populations entières (Marlatt et al., 2022; Stevens et al., 2018).

Les espèces exotiques envahissantes représentent un facteur majeur de perte de biodiversité, leur introduction et établissement étant accélérés par les réseaux commerciaux et de transport mondialisés (Seebens et al., 2017). Ces espèces peuvent exclure compétitivement la flore et la faune indigènes, modifier la structure des écosystèmes et introduire des pathogènes contre lesquels les espèces natives n'ont aucune défense évolutive (Simberloff et al., 2013). La propagation de pathogènes émergents, souvent facilitée par le commerce mondial et la dégradation environnementale, a gravement impacté certains taxons ; le champignon chytride *Batrachochytrium dendrobatidis* a ainsi contribué au déclin de plus de 500 espèces d'amphibiens dans le monde (Scheele et al., 2019). Les coûts économiques et écologiques sont considérables : les espèces envahissantes causent environ 423 milliards de dollars de dommages annuels à l'échelle mondiale et sont impliquées dans 40 % des extinctions animales documentées depuis le 17^e siècle (Bellard et al., 2016; Diagne et al., 2021).

Le changement climatique, bien qu'actuellement classé troisième parmi les facteurs directs mondiaux responsables du déclin de la biodiversité (Jaureguiberry et al., 2022), devient de plus en plus important. Certains modèles prédisent que le changement climatique deviendra la principale cause du déclin de la biodiversité au cours des prochaines décennies (Pereira et al., 2024). Le changement climatique a altéré les écosystèmes marins, terrestres et dulçaquicoles à travers le monde entraînant les premières extinctions causées par le climat (Román-Palacios and Wiens, 2020). L'augmentation des températures a déjà forcé les espèces à migrer vers les pôles et vers des altitudes plus élevées, avec des décalages d'aire de répartition moyens de 16,9 km par décennie en latitude et 11 m par décennie en altitude (Chen et al., 2011). Les menaces écologiques posées par la perte d'habitat et le changement climatique peuvent être mutuelles, constituant un « cocktail anthropique mortel » pour la biodiversité, car il devient de plus en plus difficile pour les espèces de décaler leur aire de répartition lorsque leur habitat est fragmenté (Brook et al., 2008; Sala et al., 2000).

c. L'urgence des actions de conservation

Le rythme et l'intensité de la perte de biodiversité mondiale appellent des mesures de conservation rapides, systématiques et ambitieuses. La crise d'extinction actuelle transcende le simple comptage des espèces pour restructurer fondamentalement les communautés écologiques par des effets en cascade pouvant mener à l'effondrement des écosystèmes. Lorsque les prédateurs disparaissent des systèmes, les cascades trophiques résultantes peuvent transformer des paysages entiers. Par exemple, l'élimination des loups de Yellowstone a déclenché l'explosion des populations de cerfs qui a empêché la régénération des forêts jusqu'à ce que la réintroduction des loups inverse ces effets (Ripple and Beschta, 2012) (Figure 4). Les extinctions secondaires, i.e. où l'élimination d'une espèce déclenche la disparition des espèces dépendantes par la rupture de liens écologiques, représentent une dimension particulièrement alarmante de la perte de biodiversité. Les modèles de réseaux trophiques démontrent que même une perte aléatoire d'espèces peut déclencher des cascades d'extinction, et la vulnérabilité

à de telles cascades augmente de manière exponentielle au fur et à mesure que les réseaux écologiques se simplifient (Dunne, 2005)

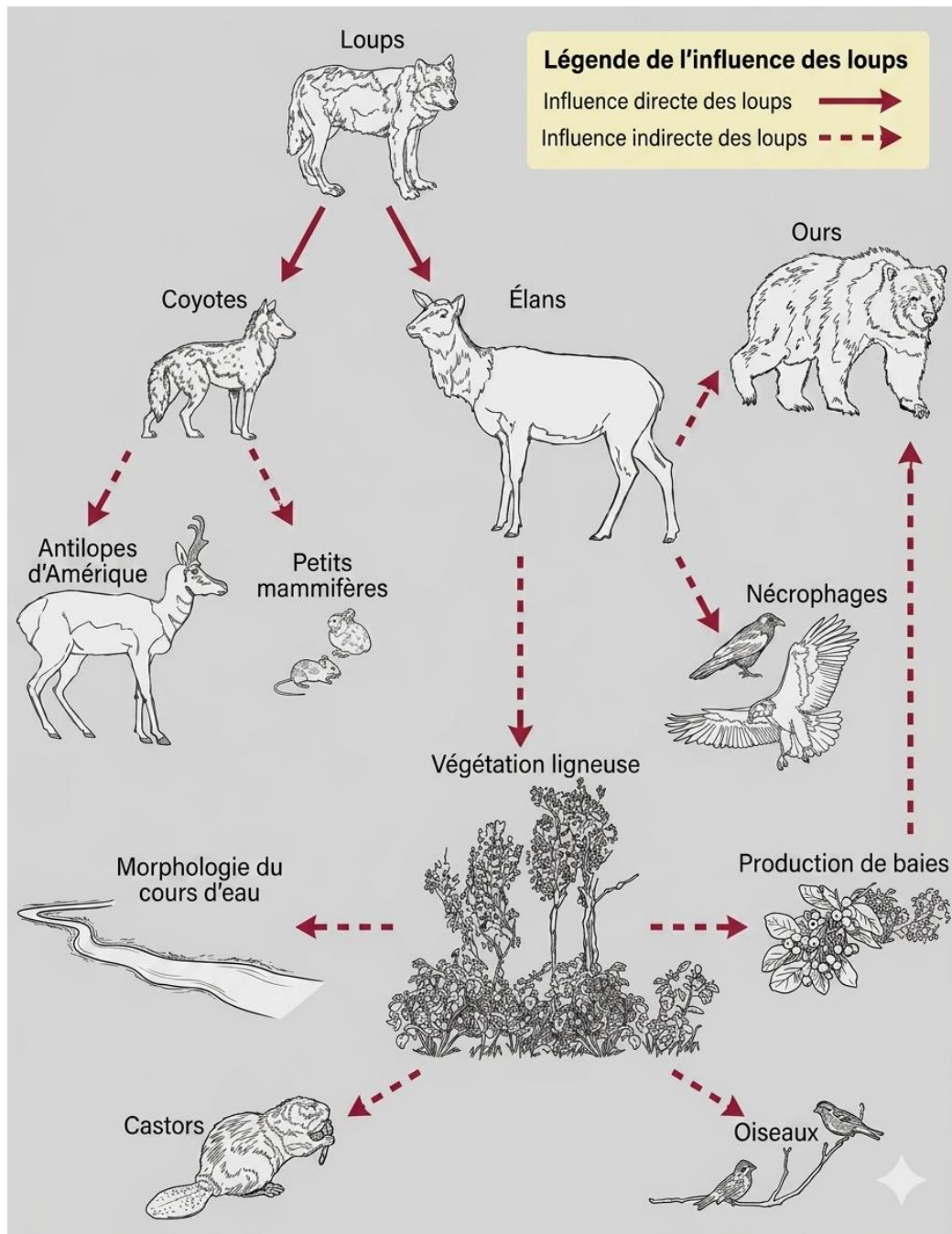


Figure 4 Schéma des cascades trophiques engendrées par la réintroduction du loup au parc national de Yellowstone à la fin du 20e siècle (Goldthorpe, 2016).

Les conséquences fonctionnelles de la perte de biodiversité vont au-delà des interactions entre espèces : elle réduit la résilience des écosystèmes et compromet les services écosystémiques essentiels, les exposant à un risque d'effondrement fonctionnel. Le déclin des pollinisateurs menace la sécurité alimentaire mondiale puisque 35% de la production agricole dépend de la pollinisation animale (Klein et al., 2007). Chaque perte d'espèce réduit la redondance fonctionnelle qui permet aux écosystèmes de maintenir leur stabilité sous l'effet des perturbations environnementales, créant des systèmes de plus en plus fragiles et vulnérables à un effondrement soudain.

Bien qu'il existe encore une brève fenêtre pour inverser cette trajectoire et sauvegarder les services vitaux que fournissent les écosystèmes, cette opportunité se rétrécit rapidement. Le renforcement des actions de conservation dès maintenant pourrait générer d'énormes bénéfices socio-économiques, débloquant potentiellement des milliers de milliards de dollars de valeur économique et générant des centaines de millions d'emplois d'ici la fin de la décennie (IPBES et al., 2019). En revanche, repousser une action significative augmenterait drastiquement les coûts futurs de restauration et réduirait les possibilités de rétablissement des écosystèmes dégradés.

La perte de biodiversité n'est pas une question isolée, elle affecte pratiquement chaque aspect du développement durable. Les déclinés actuels de la biodiversité et des fonctions écosystémiques menacent les progrès sur la majorité des objectifs de développement durable des Nations unies, notamment la sécurité alimentaire (ODD 2), l'accès à l'eau propre (ODD 6), la santé humaine (ODD 3) et l'action climatique (ODD 13) (Reyers and Selig, 2020). Sans action mondiale coordonnée, le taux d'extinction des espèces devrait s'accroître au fur et à mesure que les réseaux écologiques se déstabilisent (Landi et al., 2018). La perte de biodiversité est intrinsèquement liée à la durabilité du développement humain. Inverser ce déclin est à la fois un impératif écologique et une opportunité de transformer nos systèmes socio-économiques vers plus de durabilité et d'équité (Raworth, 2012).

2. L'importance de la génétique dans la conservation

Bien que la crise de la biodiversité ait principalement attiré l'attention sur les extinctions au niveau taxonomique et écosystémique, la diversité génétique représente un élément fondamental de la biodiversité qui a reçu, comparativement, moins d'attention dans les politiques et pratiques de conservation (Laikre et al., 2020). La diversité génétique contribue à l'adaptation et la survie des espèces, la résilience des écosystèmes et l'innovation sociétale, mais les instruments internationaux de conservation de la biodiversité ont largement négligé de protéger et surveiller cette composante cruciale de la biodiversité. Cette omission représente une lacune critique dans la stratégie de conservation, car la diversité génétique est essentielle à l'adaptation des individus et des populations dans leur environnement, et donc à la survie à long terme des populations et des espèces qui assurent la résilience des écosystèmes (Hoban et al., 2021; Schmidt et al., 2023).

a. La diversité génétique comme fondement de la capacité adaptative

La diversité génétique fournit la matière première de la sélection naturelle et de l'adaptation évolutive aux changements environnementaux. À mesure que les conditions environnementales se modifient en raison du changement climatique, de la modification des habitats et de l'émergence de nouvelles maladies, les populations possédant une plus grande diversité génétique ont un plus grand potentiel évolutif pour répondre aux nouvelles pressions de sélection (De Meester et al., 2019). Ce potentiel adaptatif devient crucial à mesure que le rythme des changements environnementaux s'accroît.

Les populations peuvent s'adapter à des environnements nouveaux selon deux voies distinctes : (i) la sélection sur de nouvelles mutations ou (ii) la sélection sur une variation génétique préexistante (Barrett and Schluter, 2008). L'adaptation à partir de la variation génétique existante (le réservoir de diversité allélique déjà présent dans les populations) offre plusieurs avantages (Figure 5). Elle conduit généralement à des réponses évolutives plus rapides, permet la fixation d'allèles ayant des effets individuels plus faibles, et peut impliquer la propagation d'allèles récessifs qui seraient moins susceptibles de s'établir à partir de nouvelles mutations. De plus, selon l'architecture génétique de

cette variation préexistante, son âge, le contexte génétiques sur lesquels elle s'est accumulée, la sélection laisse des signatures distinctes dans le polymorphisme local : une variation d'origine récente montre une réduction marquée du polymorphisme, tandis qu'une variation ancienne, exposée à de multiples événements de recombinaison, ou présente sur plusieurs fonds génétiques indépendants, préserve davantage de variabilité génétique autour du locus sélectionné (Barrett and Schluter, 2008).

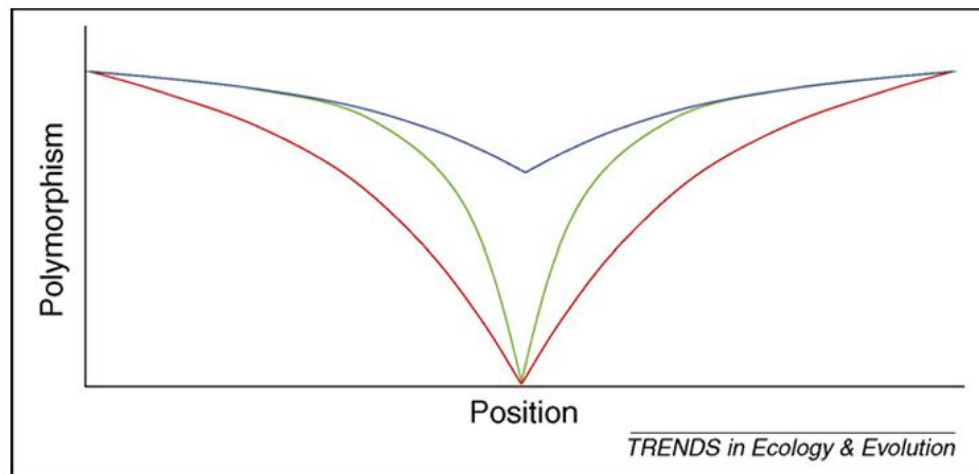


Figure 5 Schéma des différences entre la variation existante et la nouvelle mutation dans la signature attendue de la sélection autour d'un allèle bénéfique récemment fixé (au centre). La fixation d'une nouvelle mutation élimine le polymorphisme près du site (lignes rouges) parce que l'allèle avantageux est lié depuis son origine à un seul ensemble de variantes neutres à proximité. La fixation d'un allèle présent sous forme de variation existante peut résulter en une région plus étroite de polymorphisme réduit que dans le cas d'une nouvelle mutation car son plus grand âge l'a exposé à plus d'événements de recombinaison avec des sites neutres à proximité avant la période de sélection (lignes vertes). La variation existante peut également inclure plusieurs allèles qui ont surgi indépendamment sur différents arrière-plans génétiques, auquel cas le polymorphisme ne sera pas réduit autant dans la région sélectionnée (lignes bleues). (Barrett et Schluter, 2008)

Cependant, une grande partie de la variation génétique existante dans les populations apparaît neutre dans les conditions actuelles mais peut devenir sélectivement avantageuse lorsque les environnements changent. Cela signifie que les variantes génétiques sans fonction apparente actuelle peuvent représenter une « assurance évolutive » contre les défis environnementaux futurs, soulignant l'importance de conserver la diversité génétique même lorsque sa valeur adaptative immédiate n'est pas claire.

En génétique de la conservation, la diversité génétique neutre sert de proxy pratique pour le potentiel adaptatif, principalement parce que la variation génétique adaptative est plus difficile et coûteuse à mesurer directement (Chung et al., 2023). Cette approche est justifiée par plusieurs principes biologiques : la diversité génétique neutre et adaptative sont toutes deux influencées par des processus démographiques similaires incluant la taille de la population, le flux génique et la dérive génétique (Reed and Frankham, 2003). Les populations ayant une diversité génétique neutre plus élevée indiquent généralement des tailles de population efficaces historiquement plus grandes et des goulots d'étranglement démographiques réduits, des conditions qui favorisent également la préservation de la variation génétique existante disponible pour l'adaptation future.

La relation entre la diversité génétique et la stabilité des écosystèmes opère à plusieurs échelles. Des études provenant de populations terrestres et aquatiques démontrent que la diversité génétique améliore la résilience des populations aux perturbations environnementales (Reynolds et al., 2012;

Sjöqvist and Kremp, 2016). Dans les environnements marins, par exemple, la diversité génétique augmente à la fois la résistance et la capacité de récupération des populations benthiques suite à (i) des perturbations naturelles telles que les vagues de chaleur et les proliférations d'algues, et (ii) des impacts anthropiques comme l'eutrophisation (Vásquez et al., 2023). Ces bénéfices résultent d'une variation phénotypique accrue qui permet aux populations de répondre à l'hétérogénéité environnementale et d'une capacité de tampon accrue contre les événements stochastiques.

Dans les écosystèmes d'eau douce, cette importance est renforcée par leur exposition simultanée à de multiples pressions environnementales et anthropiques. Des études expérimentales et observationnelles ont démontré que des niveaux élevés de diversité génétique au sein des populations de producteurs primaires augmentent la tolérance aux vagues de chaleur, réduisent les effets négatifs des proliférations d'algues et atténuent les impacts de l'eutrophisation (Reid et al., 2019; Reusch et al., 2005). Dans un contexte d'accélération des changements environnementaux, l'intégration explicite de la diversité génétique dans les stratégies de conservation des communautés de plantes aquatiques apparaît essentielle pour renforcer leur capacité d'adaptation (Jump et al., 2009).

Les analyses mondiales récentes révèlent que la diversité génétique intra-population diminue selon des échelles de temps cohérentes avec les impacts humains, soulignant l'urgence d'intégrer les considérations génétiques dans les stratégies de conservation (Shaw et al., 2025). Le maintien de la diversité génétique représente ainsi une police d'assurance fondamentale contre les changements environnementaux futurs et soutient la fourniture à long terme des services écosystémiques.

b. Conséquences de la perte de diversité génétique dans les petites populations

Les petites populations isolées font face à de multiples menaces génétiques qui aggravent leur risque d'extinction. La dépression de consanguinité est la réduction de la valeur adaptative biologique causée par la perte de diversité génétique en conséquence de la consanguinité, i.e. de l'accouplement d'individus étroitement apparentés. La gravité de ces effets est substantielle : le taux de mortalité de la progéniture de parents apparentés est souvent 30 à 40% plus élevé que lorsque les parents ne sont pas apparentés, et la progéniture consanguine survivante a souvent une santé, des taux de croissance ou une fertilité réduits (Crnokrak and Roff, 1999; Keller, 2002; Neaves et al., 2015).

Les goulots d'étranglement démographiques exacerbent ces menaces génétiques par plusieurs voies. La dérive génétique causée par un goulot d'étranglement démographique peut modifier la distribution aléatoire des allèles et même entraîner la perte d'allèles, y compris les allèles adaptatifs. Les chances de consanguinité et d'homogénéité génétique peuvent augmenter, conduisant possiblement à une dépression de consanguinité. De plus, une taille de population plus petite peut également engendrer l'accumulation de mutations délétères, créant une charge génétique qui réduit la valeur adaptative de la population même lorsque la consanguinité est minimisée (Dussex et al., 2023; Grossen et al., 2020).

Les conséquences démographiques des facteurs génétiques vont au-delà des effets sur la valeur adaptative individuelle. La dépression de consanguinité peut réduire la viabilité des petites métapopulations, y compris dans des systèmes caractérisés par une dynamique active d'extinction-colonisation et des niveaux élevés de dispersion entre populations locales. Ces résultats remettent en question l'hypothèse selon laquelle la stochasticité démographique et la connectivité suffisent à dominer la dynamique des très petites populations, et montrent que les facteurs génétiques

interagissent avec les processus démographiques pour contribuer aux extinctions locales des populations ainsi qu'à l'effondrement des métapopulations (DiLeo et al., 2024; Nonaka et al., 2019).

c. Taille minimale viable des populations et considérations génétiques

Le concept de taille minimale viable (TMV ou « MVP » Minimum viable population) a évolué pour intégrer explicitement les facteurs génétiques aux côtés des considérations démographiques. Les directives traditionnelles, telles que la « règle 50/500 » (stipulant qu'une $N_e \geq 50$ est nécessaire pour limiter la dépression de consanguinité à court terme et $N_e \geq 500$ pour maintenir le potentiel évolutif à long terme (Franklin et al., 1980; Jamieson and Allendorf, 2012)), ont été mises à jour suite aux recherches récentes en simulation génétique : Frankham et al. (2014) ont proposé un seuil de taille efficace de population révisé à court/long terme de $N_e \approx 100/1\,000$. Frankham et al. (2014) ont proposé des seuils révisés de $N_e \approx 100/1\,000$ à court/long terme. Ces estimations ont été affinées par des simulations récentes (Pérez-Pereira et al., 2023): la taille efficace minimale pour éviter une dépression de consanguinité grave à court terme est de l'ordre de $N_e \approx 70$ pour un large éventail de taux de reproduction des espèces, tandis que $N_e \approx 500$ est généralement requise pour conserver la diversité génétique à long terme, et $N_e \approx 1\,000$ devient nécessaire pour les espèces à faible taux de reproduction. Cependant, ces seuils doivent être interprétés avec prudence car ils dépendent de facteurs incluant la charge génétique des mutations délétères, l'efficacité de la sélection d'épuration et l'horizon temporel sur lequel la viabilité est évaluée (Pérez-Pereira et al., 2023).

d. La génétique en tant qu'outil de conservation

Le sauvetage génétique, défini comme l'amélioration de la valeur adaptative d'une population par l'introduction d'une nouvelle variation génétique, est devenu une stratégie de conservation puissante, bien que souvent sous-utilisée. Dans une méta-analyse exhaustive, Frankham (2015) a constaté que le croisement de populations consanguines a conduit à des améliorations de la valeur adaptative dans 92,9 % des 156 cas présélectionnés comme présentant un faible risque de dépression de croisement. L'augmentation médiane de la fitness composite (combinant fécondité et survie) était de 148 % dans les environnements stressants et de 45 % dans les conditions favorables, soulignant le potentiel important du sauvetage génétique lorsqu'il est soigneusement mis en œuvre.

Malgré ces preuves d'efficacité, le sauvetage génétique reste sous-utilisé : aux États-Unis, il n'a été mentionné que dans 11 plans de rétablissement et mis en œuvre pour seulement 3 espèces de vertébrés menacés au niveau fédéral (Whiteley et al., 2015). Cette sous-utilisation reflète plusieurs freins, notamment les préoccupations historiques concernant la dépression de croisement (outbreeding depression), les coûts logistiques de telles interventions et un manque de formation des gestionnaires aux concepts de génétique de la conservation (Frankham, 2015). Pourtant, les recommandations actuelles, soutenues par la théorie évolutive et validées empiriquement, indiquent que les risques sont généralement faibles lorsque les populations sources sont correctement sélectionnées, et conseillent de maximiser la diversité génétique dans les populations cibles (Frankham, 2010; Hedrick and Fredrickson, 2010).

Plus largement, l'intégration des considérations génétiques dans la pratique de la conservation nécessite de surmonter plusieurs barrières conceptuelles et pratiques. Les objectifs de maintien de la diversité génétique ont principalement concerné les espèces cultivées et le bétail, et les actions rapportées se sont concentrées sur les installations ex situ et la législation plutôt que sur le suivi et

l'intervention in situ. Cette approche néglige la grande majorité des espèces qui pourraient bénéficier de mesures de conservation génétique (Hoban et al., 2020; Laikre et al., 2010). Les implications économiques sont pourtant substantielles : la diversité génétique des parents sauvages de cultures, sources de résistance aux ravageurs et maladies et d'amélioration des rendements, a été évaluée à 115 milliards de dollars par an à l'échelle mondiale (Pimentel et al., 1997). Bien que centrée sur les applications agricoles, cette évaluation illustre les bénéfices sociétaux plus larges du maintien de la diversité génétique à travers les taxons.

3. Approches historiques et actuelles de la génétique des populations et leurs limites

L'étude de la variation génétique dans les populations naturelles a connu une évolution spectaculaire au cours des cinq dernières décennies, passant de marqueurs basés sur les protéines à des approches basées sur l'ADN et finalement à des analyses pangénomiques. Chaque avancée méthodologique a apporté de nouvelles perspectives tout en révélant les limitations des approches antérieures, façonnant fondamentalement notre compréhension des processus évolutifs et de la génétique des populations. Cette progression illustre à la fois la puissance et les contraintes des différentes techniques moléculaires, avec des implications importantes pour les stratégies de conservation.

a. Les allozymes : pionnières de la génétique des populations

Le fondement de la génétique moléculaire des populations a été établie au milieu des années 1960 avec l'introduction de l'électrophorèse permettant de détecter la variation des allozymes. Les allozymes sont les différentes formes de protéines codées par plusieurs allèles sur un locus. La méthode de détection des allozymes consiste à séparer les molécules d'enzymes dans un homogénat brut ou purifié par électrophorèse à travers une matrice support (généralement de l'amidon ou de l'acrylamide, Figure 6). Les deux premiers articles décrivant la variation génétique à de multiples loci dans les populations naturelles ont été publiés il y a environ 50 ans (Harris, 1966; Lewontin and Hubby, 1966). Ces deux publications ont lancé un mouvement de caractérisation systématique de la variation génétique chez de nombreuses espèces en utilisant l'électrophorèse des protéines.

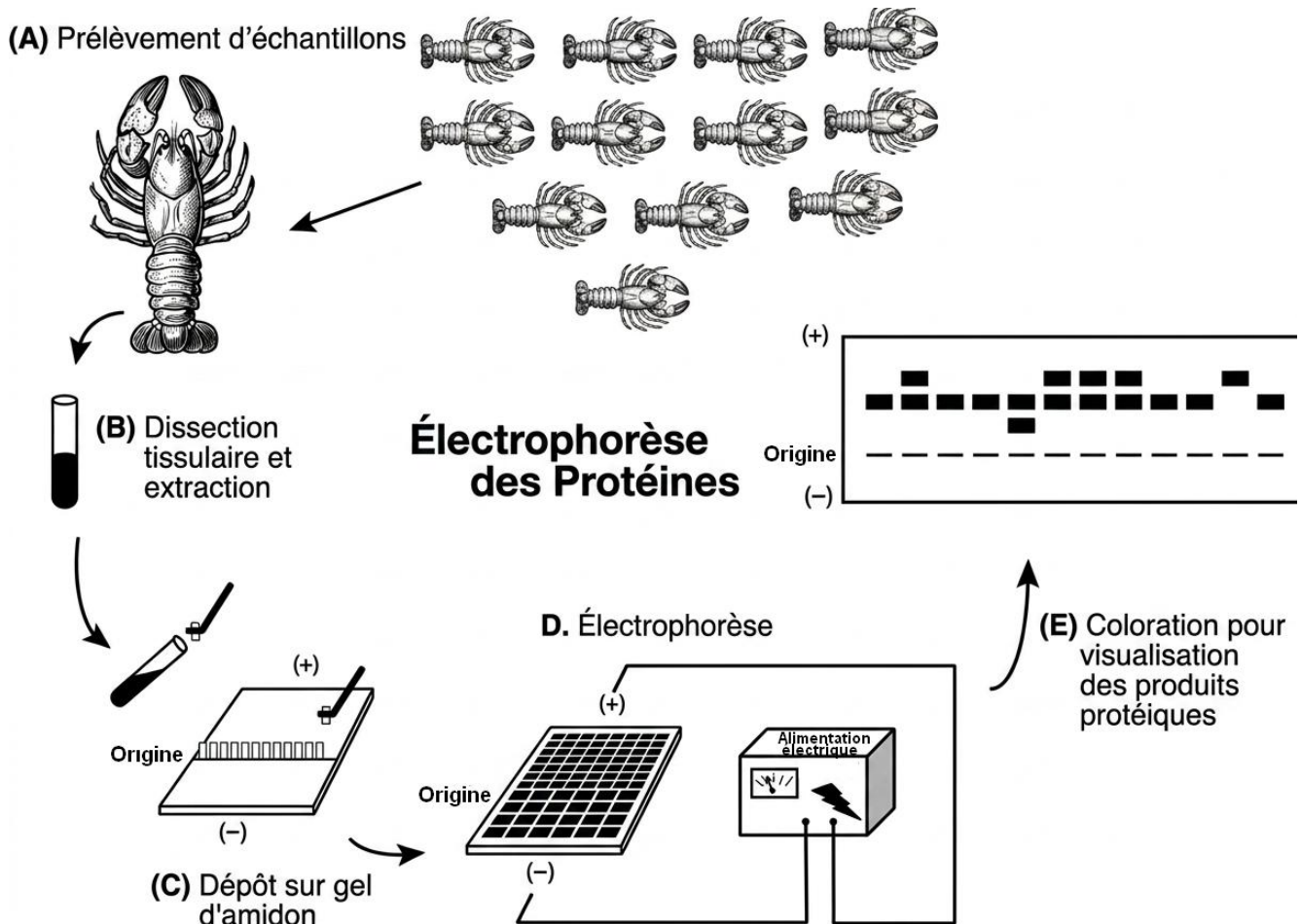


Figure 6 Étapes de la méthode d'électrophorèse des protéines : (A) Prélèvement d'échantillons ; (B) Dissection tissulaire et extraction ; (C) Dépôt sur gel d'amidon ; (D) Séparation électrophorétique des protéines ; (E) Coloration pour visualisation des produits protéiques (Berry, 1972). Traduis de l'anglais.

Cette technique a révolutionné la génétique des populations en fournissant les premières estimations relativement impartiales de la diversité génétique dans les populations naturelles. Les études fondatrices ont révélé des niveaux étonnamment élevés de variation génétique, remettant en question les hypothèses prédominantes concernant l'uniformité génétique dans les populations sauvages (Avice, 1994). Toutefois, ces travaux ont également mis en évidence certaines espèces présentant des niveaux exceptionnellement faibles de variation génétique aux loci allozymiques, notamment l'éléphant de mer du Nord et le guépard. Ces résultats ont suscité un débat majeur, car les données allozymiques seules ne permettaient pas de déterminer si cette faible diversité résultait de déclin démographiques récents d'origine anthropique ou de tailles efficaces historiquement réduites par des goulots d'étranglement anciens (Frankham, 1995).

Malgré leur importance historique, les allozymes possédaient plusieurs inconvénients qui ont limité leur utilité pour les études de génétique des populations. En effet, l'analyse des allozymes se concentre sur les variations dans les gènes codant des protéines et peut ne pas capturer la variation génétique dans les régions non codantes du génome, qui peuvent jouer des rôles importants dans l'évolution et l'adaptation. Par conséquent, cette technique était imitée aux séquences représentant seulement une petite fraction du génome, et ne pouvait détecter que les variations résultant de changements d'acides aminés affectant la charge ou la mobilité des protéines.

De plus, l'analyse des allozymes ne permet d'examiner qu'un nombre limité de loci enzymatiques, souvent allant de quelques unités à plusieurs dizaines. Ce nombre limité de marqueurs peut ne pas fournir une couverture suffisante du génome pour capturer avec précision la diversité génétique et la structure des populations, en particulier chez les espèces ayant des génomes grands ou complexes. D'autant plus que la plupart des enzymes sont invariantes au sein des populations (ou même entre espèces et taxa supérieurs), et que la plupart des enzymes polymorphes n'ont que quelques variantes (généralement deux). Néanmoins, et bien que la puissance de l'analyse des allozymes pour résoudre les différences génétiques soit limitée, les allozymes représentent une méthode efficace en temps et en coût pour la recherche (Awise, 1994; Moritz, 1994).

b. La révolution des microsatellites

Les microsatellites, également appelés SSR (Simple Sequence Repeats) ou STR (Short Tandem Repeats), sont des séquences d'ADN constituées de motifs de 1 à 6 nucléotides répétés en tandem sur un locus donné (Figure 7). Leur abondance dans les génomes eucaryotes, leur héritage co-dominant et leur taux de mutation élevé, principalement dû à des erreurs de réplication, en font des marqueurs particulièrement informatifs pour l'étude de la variabilité génétique intra- et inter-populations (Jarne and Lagoda, 1996; Tautz, 1989).

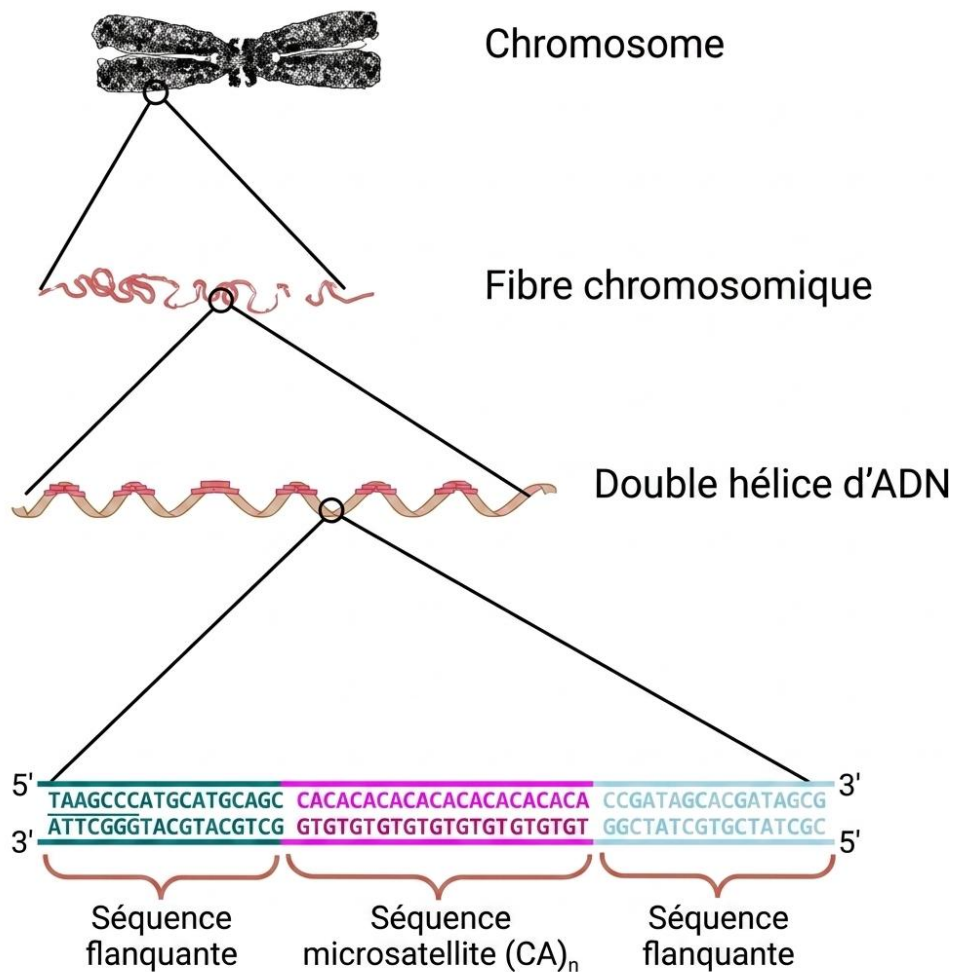


Figure 7 Microsatellites ou les répétitions en tandem de nombre variable (VNTR) à un locus spécifique sur l'ADN nucléaire chromosomique. Les répétitions dinucléotidiques (CA)_n entre deux régions flanquantes sont largement distribuées dans les génomes eucaryotes avec une mutation élevée. (Thitaram et al., 2008). Traduis de l'anglais.

Le développement et la diffusion des marqueurs microsatellites dans les années 1990 ont représenté une avancée majeure en génétique des populations, notamment grâce à leur compatibilité avec la réaction en chaîne par polymérase (PCR). Cette approche a permis le génotypage à partir de quantités infimes d'ADN et de sources d'échantillonnage variées, y compris des échantillons non invasifs tels que les fèces, les poils, les traces de sang d'hôte dans les tiques ou encore des grains de pollen isolés. Ces avancées ont considérablement élargi les possibilités d'étude des espèces rares, menacées ou difficiles à échantillonner.

Comparés aux allozymes, les microsatellites présentent un polymorphisme nettement plus élevé, avec de nombreux allèles par locus, ce qui améliore fortement leur pouvoir de discrimination génétique. Cette richesse allélique permet de caractériser finement la structure génétique des populations, y compris entre populations étroitement apparentées, et d'estimer des paramètres clés tels que la diversité génétique, les relations de parenté et la taille efficace des populations (N_e). Leurs taux de mutation élevés les rendent particulièrement sensibles aux changements démographiques récents et aux flux géniques, en faisant des outils de choix pour étudier la dynamique contemporaine des populations (Jarne and Lagoda, 1996).

Mise en œuvre technique et applications interspécifiques

Le développement des microsatellites a traditionnellement nécessité un investissement initial substantiel en temps et ressources pour le développement de marqueurs spécifiques à chaque espèce. Cependant, les microsatellites démontrent une transférabilité considérable entre espèces apparentées, avec des taux de succès qui rendent l'amplification interspécifique une approche viable pour de nombreuses études. Selon Guichoux et al. (2011), les microsatellites peuvent souvent être transférés avec succès entre espèces du même genre et parfois au-delà, élargissant leur utilité à travers les groupes taxonomiques.

Le succès du transfert dépend de la conservation de la séquence dans les sites de liaison des amorces et de la stabilité du motif de répétition. Bien que le succès diminue avec l'augmentation de la distance phylogénétique entre l'espèce source et l'espèce cible, cette relation est prévisible et permet aux chercheurs de prendre des décisions éclairées sur les stratégies de développement des marqueurs. Lorsque le transfert interspécifique est moins fructueux, en raison par exemple d'un échec de l'amplification, d'un polymorphisme réduit ou de l'augmentation d'un polymorphisme réduit ou d'une fréquence élevée d'allèles nuls, cette difficulté peut souvent être résolue par l'optimisation des marqueurs ou la conception alternative des amorces.

Les considérations techniques supplémentaires incluent la présence d'allèles nuls en raison des mutations dans les sites de liaison des amorces, qui peut affecter l'efficacité d'amplification, et la chute allélique (« allelic dropout » : amplification aléatoire d'un seul allèle chez les hétérozygotes) dans les échantillons d'ADN dégradé. Ces problèmes sont bien caractérisés et peuvent être gérés efficacement par des mesures de contrôle de qualité appropriées et des approches analytiques. La standardisation entre laboratoires s'est améliorée considérablement avec les protocoles établis et les matériaux de référence.

Limitations fondamentales des microsatellites

Le succès de la génétique des populations basée sur les microsatellites dépend de la compréhension de leurs propriétés mutationnelles uniques et de l'adaptation des approches analytiques en

conséquence. Contrairement aux modèles traditionnels qui supposent que chaque mutation crée un allèle unique (modèle d'allèle infini), les microsatellites mutent principalement par glissement de brin pendant la réplication de l'ADN, entraînant un gain ou une perte d'unités de répétition. Ce processus de mutation par étapes peut occasionnellement conduire à des tailles d'allèles identiques provenant de voies mutationnelles différentes, un phénomène connu sous le nom d'homoplasie (Putman and Carbone, 2014).

Bien que l'homoplasie puisse compliquer certaines inférences sur les relations entre populations, son impact varie considérablement en fonction du contexte de recherche spécifique et de l'échelle temporelle. Estoup et al. (2002) ont démontré par simulation que les niveaux d'homoplasie restent gérables pour la plupart des applications de génétique des populations, en particulier lorsque des cadres analytiques appropriés sont employés. La fréquence de l'homoplasie augmente avec des taux de mutation plus élevés, des tailles de population plus petites et des temps de divergence plus longs, ce qui en fait une considération principalement pour les analyses phylogénétiques profondes plutôt que pour les études de populations contemporaines.

Pratiques actuelles et solutions émergentes

Les microsatellites restent des outils largement utilisés et hautement efficaces en génétique des populations lorsqu'ils sont appliqués avec des considérations méthodologiques appropriées. Les bonnes pratiques actuelles intègrent de plus en plus des mesures de contrôle de qualité et des approches de PCR multiplexe - qui permettent d'amplifier simultanément plusieurs microsatellites dans une seule réaction - bien que Guichoux et al. (2011) aient noté que l'adoption de ces avancées pourrait être plus généralisée.

Les développements technologiques récents ont encore amélioré les applications des microsatellites. Les technologies de séquençage de nouvelle génération permettent l'identification rentable d'un grand nombre de loci microsatellites chez les espèces non modèles, tandis que les capacités de multiplexage améliorées peuvent combiner 30 à 40 SSR dans une seule réaction. Plus significativement, les approches de génotypage basées sur les séquences fournissent un accès direct aux séquences de motifs microsatellites plutôt qu'à seulement les tailles de fragments, réduisant les préoccupations concernant l'homoplasie et améliorant la standardisation inter-laboratoires.

Ces avancées ont renforcé la position des microsatellites en tant qu'outils fiables pour l'analyse génétique des populations tout en facilitant simultanément leur intégration avec les approches génomiques plus larges dans la recherche contemporaine.

c. La transition génomique : SNPs and RADseq

L'émergence des polymorphismes nucléotidiques uniques (Single Nucleotide Polymorphisms, SNPs) a marqué une nouvelle transition en génétique des populations, en permettant l'accès à des milliers, voire des millions, de marqueurs distribués dans l'ensemble du génome (Figure 8). Les SNPs correspondent à des variations d'un seul nucléotide à une position donnée du génome et constituent la classe de marqueurs polymorphes la plus abondante chez la plupart des organismes. Bien que chaque SNP soit généralement bi-allélique et donc moins informatif individuellement que les microsatellites, leur très grande densité génomique et leurs taux de mutation relativement faibles offrent des avantages importants pour l'inférence des processus évolutifs à moyen et long terme (Morin et al., 2018).

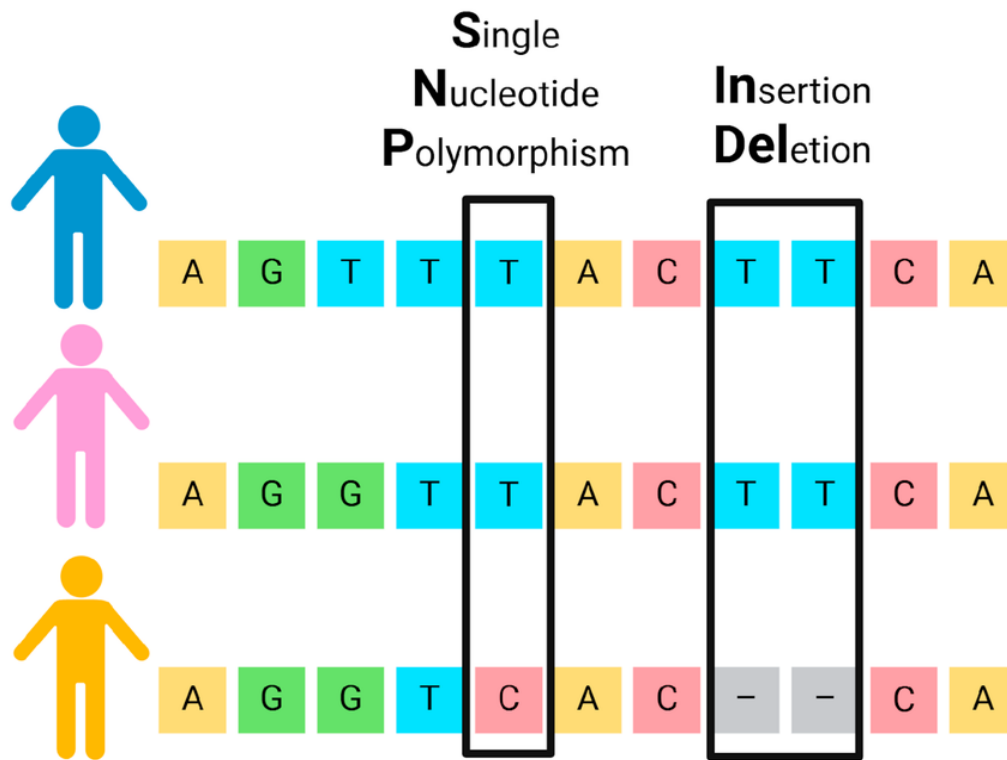


Figure 8 Représentation graphique des SNP et des INDEL chez trois individus différents. Tandis que les SNP représentent des changements de nucléotides uniques, les INDEL conformément à la présence ou l'absence d'une courte séquence de nucléotides. Chaque boîte colorée représente un nucléotide spécifique (A, G, T ou C), et les rectangles noirs mettent en évidence les emplacements des variantes : un SNP (gauche) et un INDEL (droite). Les boîtes grises avec des tirets indiquent les nucléotides supprimés. Les trois figures à gauche représentent différents individus. (Gutiérrez-Hurtado et al., 2025)

Malgré ces différences de propriétés, les analyses basées sur les microsatellites et les SNPs conduisent souvent à des conclusions qualitativement similaires concernant les patrons généraux de structuration génétique des populations, tels que l'existence de groupes génétiquement différenciés, les gradients de différenciation spatiale ou les contrastes relatifs de diversité entre populations. Toutefois, les valeurs quantitatives des estimations de différenciation génétique peuvent varier entre types de marqueurs. En particulier, les estimations de la différenciation génétique mesurée par F_{ST} - qui quantifie la proportion de la variance génétique totale attribuable aux différences entre populations - sont fréquemment plus élevées lorsqu'elles sont calculées à partir de SNPs que de microsatellites.

Ces différences quantitatives ne reflètent pas une fiabilité réduite des SNPs, mais plutôt des propriétés mutationnelles distinctes des marqueurs. Les microsatellites, caractérisés par des taux de mutation élevés et une hétérozygotie intra-population souvent très forte, tendent à produire des valeurs de F_{ST} plus faibles - car une forte diversité intra-population réduit mécaniquement la valeur maximale atteignable de F_{ST} . À l'inverse, les SNPs, avec des taux de mutation plus faibles et une hétérozygotie intra-population généralement plus modérée, permettent des valeurs de F_{ST} plus élevées pour un même niveau de différenciation réelle entre populations.

Le développement des technologies de séquençage de nouvelle génération a également permis l'essor d'approches de réduction de la complexité du génome, telles que le séquençage de l'ADN associé aux sites de restriction (Restriction-site Associated DNA sequencing, RADseq). Cette méthode repose sur l'utilisation d'enzymes de restriction, qui reconnaissent et coupent l'ADN à des séquences nucléotidiques spécifiques, appelées sites de restriction. Les fragments d'ADN adjacents à ces sites sont

ensuite sélectionnés et séquencés, permettant de générer des centaines à des milliers de marqueurs SNP répartis dans l'ensemble du génome, sans nécessiter de référence génomique préalable (Baird et al., 2008). Malgré ces avantages, les approches RADseq présentent plusieurs contraintes pratiques limitant leur accessibilité pour certains programmes de recherche : des coûts encore élevés pour les grandes tailles d'échantillons, des pipelines bioinformatiques complexes, ainsi que des restrictions liées aux brevets et aux licences associées à certaines variantes de la méthode.

d. Génotypage des microsatellites basé sur les séquences : combler le fossé entre les approches traditionnelles et modernes

Un développement prometteur récent permet de s'affranchir des nombreuses limitations des approches de microsatellites traditionnelles en utilisant le génotypage de microsatellites basé sur les séquences (SSRseq). L'application des technologies de séquençage haut débit au génotypage des microsatellites permet d'éliminer les limitations liées aux méthodes basées sur l'électrophorèse et d'affiner l'inférence de la diversité génétique et de la structure des populations. Cette approche représente une renaissance pour les marqueurs microsatellites, utilisant leur polymorphisme élevé tout en se libérant des contraintes techniques traditionnelles (Lepais et al., 2020).

Contrairement aux méthodes basées uniquement sur la taille des allèles, le génotypage SSRseq donne accès à la séquence nucléotidique complète des allèles. Cette information révèle des polymorphismes supplémentaires qui ne se traduisent pas nécessairement par des différences de longueur, tels que des substitutions nucléotidiques ou de courts insertions-délétions au sein des régions répétées ou flanquantes. De plus, des allèles de taille identique peuvent correspondre à des séquences différentes, par exemple lorsque des variations de motifs adjacents se compensent en longueur. En réduisant ainsi l'homoplasie liée à la taille des allèles, les SSRseq permettent des estimations plus précises de la diversité génétique et améliorent la résolution des analyses de structure des populations par rapport aux approches microsatellites traditionnelles (Šarhanová et al., 2018).

e. La distinction de diversité neutre-adaptative et ses implications

Les marqueurs génétiques neutres tels que les microsatellites fournissent des perspectives précieuses pour l'étude des processus évolutifs fondamentaux affectant les populations. Ces marqueurs peuvent nous informer sur la dérive génétique, les modèles de migration, les taux de mutation, et indirectement révéler les effets de la sélection naturelle par des patrons de différenciation génétique et des goulots d'étranglement démographiques. Comprendre ces processus écologiques par la diversité génétique neutre est essentiel pour évaluer la santé génétique des populations et le potentiel évolutif, particulièrement dans les contextes de conservation où le maintien de la diversité génétique pangénomique représente l'approche la plus pratique pour préserver la capacité adaptative (Teixeira and Huber, 2021).

4. L'émergence de la génétique des communautés

L'approche traditionnelle de la génétique de la conservation s'est concentrée sur des analyses monospécifiques, examinant la variation génétique au sein de populations isolées. Cependant, cette perspective ne capture pas les interactions écologiques complexes qui façonnent la biodiversité à l'échelle des communautés. Face à ce constat, la génétique des communautés a émergé comme une

discipline pour comprendre comment la variation génétique intraspécifique influence la structure et le fonctionnement des communautés à travers plusieurs espèces (Whitham et al., 2006).

Ce domaine repose sur l'observation que des différences génétiques au sein d'une espèce peuvent générer des effets en cascade à travers les réseaux écologiques. Les études empiriques ont montré que la diversité génétique au sein des espèces dominantes structure les communautés entières en influençant leur composition taxonomique et les fonctions écosystémiques (Bailey et al., 2009; Schweitzer et al., 2008). Cette intégration entre génétique des populations et écologie des communautés souligne le besoin d'approches multi-espèces cohérentes.

La variation génétique intraspécifique peut déclencher des effets écologiques en cascade en modifiant les traits qui façonnent les interactions entre espèces. À des échelles spatiales fines, la composition génétique locale d'une espèce influence directement les interactions interspécifiques et la composition des communautés : par exemple, la diversité génétique d'une plante hôte affecte la richesse et l'abondance des communautés d'arthropodes qui lui sont associées (Whitham et al., 2006). À des échelles plus larges, les patrons génétiques régionaux gouvernent la dynamique des métacommunautés, c'est-à-dire l'ensemble des communautés locales connectées par la dispersion (Leibold et al., 2004). La configuration spatiale des habitats, la présence de corridors, la fragmentation ou les gradients environnementaux créent des patrons complexes de flux génique qui structurent cette diversité génétique à l'échelle du paysage (Manel et al., 2003). Comprendre comment les caractéristiques du paysage affectent la connectivité génétique au sein et entre espèces apporte des connaissances cruciales pour la conception des réseaux d'aires protégées, la restauration des habitats et l'établissement de corridors de dispersion.

Le développement de la génétique des communautés questionne les limites des approches de conservation monospécifiques. Intégrer les données génétiques de multiples espèces en interaction permet d'identifier le réseau complexe de dépendances génétiques qui sous-tend la stabilité des communautés. Une diversité génétique élevée à l'échelle de la communauté améliore la résilience aux stress environnementaux et soutient le fonctionnement stable de l'écosystème (Hughes et al., 2008; Reusch et al., 2005). Bien que les évaluations multi-espèces exigent un investissement significatif, elles offrent des bénéfices considérables : meilleure évaluation de la vulnérabilité des écosystèmes, prévisions plus robustes des réponses aux perturbations et planification plus holistique des stratégies de conservation à l'échelle du paysage (Allendorf et al., 2010).

5. Diversité génétique et taxonomique : Species-Genetic Diversity Correlations (SGDC)

a. Fondements conceptuels

La génétique des populations et l'écologie des communautés se sont développées indépendamment au cours du XXe siècle, créant une approche compartimentée de la biodiversité. La reconnaissance des interconnexions entre diversité génétique et taxonomique n'a émergé que tardivement, entraînée par les progrès en biologie moléculaire et les enjeux de conservation (Vellend and Agrawal, 2010; Whitham et al., 2003). Cette convergence a établi les « Species-Genetic Diversity Correlations » (SGDC) comme cadre intégratif, synthétisant des domaines séparés en une compréhension holistique de la biodiversité.

Les SGDC représentent les relations statistiques entre la diversité génétique intraspécifique et la diversité taxonomique, mesurées par les corrélations entre indices de diversité génétique (hétérozygotie, richesse allélique) et richesse des espèces. Ces corrélations fournissent des perspectives sur les processus écologiques et évolutifs gouvernant simultanément ces deux échelles biologiques (Figure 9) (Vellend and Geber, 2005; Lamy et al., 2017).

b. Mécanismes théoriques

Plusieurs facteurs peuvent gouverner les modèles SGDC. Les facteurs environnementaux et la taille des populations, influencent simultanément la diversité génétique et taxonomique par leurs effets sur la dérive génétique et la limitations de ressources (Frankham, 1996). L'hétérogénéité environnementale maintient à la fois des lignées génétiques distinctes par adaptation locale et la diversité des espèces via la disponibilité de niches multiples (Stein et al., 2014). Les barrières aux flux géniques créent des restrictions parallèles à la dispersion des espèces, générant des autocorrélations spatiales similaires pour gènes et espèces (Manel et al., 2003). Les facteurs historiques, refuges glaciaires, colonisation postglaciaire, structurent également et durablement les deux niveaux (Hewitt, 2000).

Au niveau des interactions biotiques, la compétition interspécifique intense réduit les tailles de population et la diversité génétique, restreignant simultanément le nombre d'espèces coexistantes (HilleRisLambers et al., 2012). La facilitation augmente les tailles de population et améliore la persistance des espèces, promouvant ainsi les deux échelles de diversité (Bruno et al., 2003). Les effets phénotypiques étendus créent un lien direct entre variation génétique intraspécifique et structure de la communauté : chez les espèces fondatrices comme certains arbres, différents génotypes expriment des traits distincts (composition chimique des feuilles, architecture) qui attirent des assemblages d'espèces associées différents. Ainsi, la diversité génétique de l'espèce fondatrice structure directement la diversité taxonomique de la communauté qui en dépend (Whitham et al., 2006).

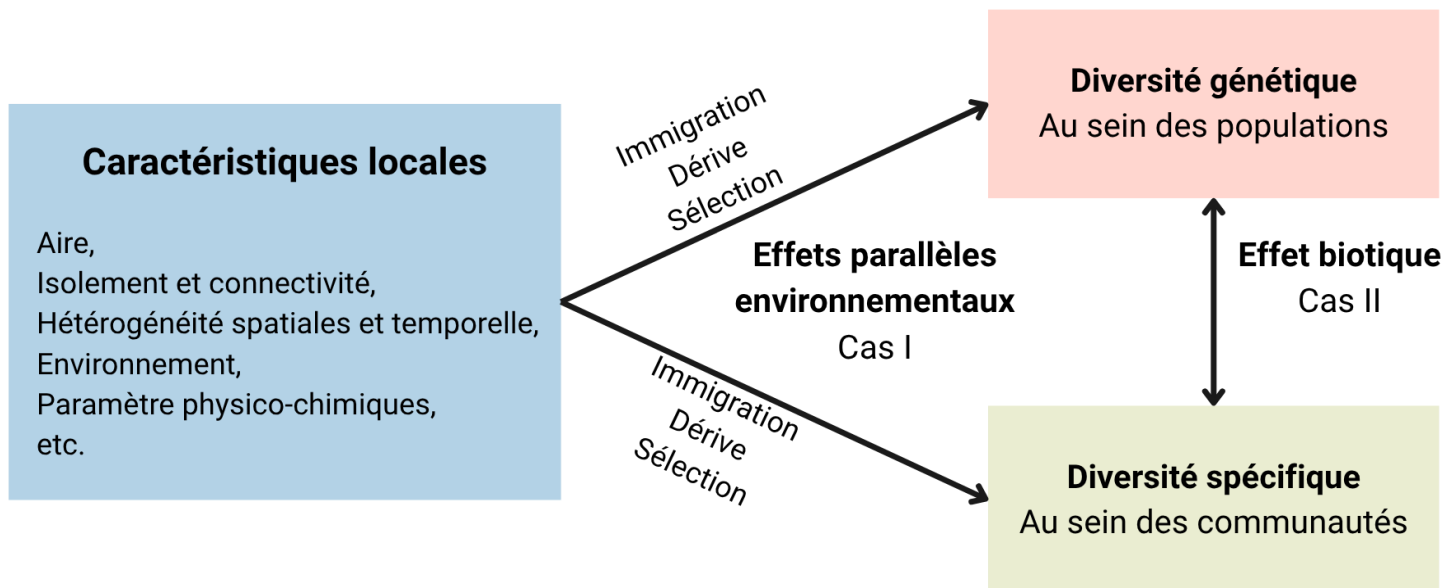


Figure 9 Schéma conceptuel entre la diversité des espèces et la diversité génétique adapté de Vellend and Geber (2005)

c. Patrons empiriques

Les méta-analyses montrent une prédominance de corrélations SGDC positives (~70% des études), s'alignant avec les attentes théoriques (Vellend and Geber, 2005; Lamy et al., 2017). Cependant, les tailles d'effet restent modérées ($r \approx 0,15$ en moyenne ; Xie et al., (2021)), et l'intensité varie substantiellement selon les contextes. Les systèmes aquatiques montrent des relations plus fortes que les systèmes terrestres, probablement en raison de leurs limites d'habitat discrètes et des limitations de dispersion prévisibles (Lamy et al., 2017). Les traits des espèces modulent également la SGDC : la faible capacité de dispersion (Keyghobadi, 2007) et les espèces allogames montrent généralement des corrélations plus fortes (Hamrick and Godt, 1996). Les gradients de stress environnementaux créent une variation dépendante du contexte : les relations SGDC sont généralement les plus fortes sous stress modéré, où le filtrage environnemental affecte parallèlement diversité génétique et taxonomique (Chase, 2003). Le stress extrême peut affaiblir ou inverser les modèles en réduisant la diversité génétique des survivants et la diversité taxonomique aux seuls taxa tolérants (Young et al., 1996).

Mais les corrélations SGDC peuvent également être faibles ou négatives suggérant l'implication de plusieurs processus écologiques. Par exemple, l'exclusion compétitive peut générer des SGDC négatives quand des populations génétiquement diverses dominent et excluent les compétiteurs (Vellend, 2006). Aussi, les décalages temporels entre les processus génétiques et écologiques peuvent découpler les relations : la diversité génétique reflète les tailles de population historiques tandis que la composition taxonomique répond aux changements environnementaux récents, créant des situations où la diversité génétique héritée coïncide avec des communautés dégradées (Williams and Jackson, 2007). Les limitations méthodologiques, tailles d'échantillon inadéquates, protocoles de collecte incohérents, choix de mesures de diversité différents, peuvent également générer des SGDC apparemment faibles (Gotelli and Colwell, 2001).

d. Défis méthodologiques

Les principales limitations de l'étude des SGDC incluent : (1) l'inférence causale - les corrélations SGDC ne distinguent pas entre relations causales directes, réponses partagées à facteurs environnementaux communs ou associations artificielles résultant d'autocorrélation spatiale (Kahilainen et al., 2014) ; (2) le contrôle des variables de confusion - l'autocorrélation spatiale omniprésente crée des corrélations positives ne reflétant pas les processus biologiques sous-jacents, nécessitant des cadres analytiques avancés (Griffith and Peres-Neto, 2006) ; (3) les approches mono-espèce versus multi-espèces - les études mono-espèce offrent plus de puissance et de clarté interprétative mais limitent la généralisation, tandis que les approches multi-espèces fournissent plus de généralité au coût d'une puissance réduite (Lamy et al., 2017).

Sur le plan technique, les marqueurs neutres (microsatellites, SNP) capturent efficacement les processus démographiques et sont appropriés pour les études SGDC (Holsinger and Weir, 2009). Les exigences de taille d'échantillon varient selon le type de marqueur : la richesse allélique nécessite généralement 15-25 individus par population (Hale et al., 2012), et détecter les SGDC avec une puissance adéquate nécessite plus de 15-20 sites. La résolution taxonomique requiert un équilibre entre inventaires complets et contraintes pratiques : la résolution fine fournit des estimations de diversité plus complètes mais nécessite une expertise plus fine, tandis que la résolution grossière facilite les relevés standardisés mais peut sous-estimer les véritables relations SGDC.

e. Implications pour la conservation

Quand des relations SGDC fortement positives existent à l'échelle régionale, les sites à forte diversité en espèces peuvent de manière fiable abriter des populations avec une forte diversité génétique, permettant d'identifier les zones d'intérêt génétique par des données taxonomiques facilement disponibles plutôt que par des enquêtes génétiques coûteuses (Lamy et al., 2017). Cependant, les relations SGDC établies à l'échelle régionale peuvent ne pas être maintenues à l'échelle locale, et la validation empirique comparant prédictions SGDC et évaluations génétiques indépendantes est essentielle avant d'appuyer les décisions de conservation sur de telles relations proxy (Allendorf et al., 2010).

Le cadre SGDC permet une conservation unifiée de la diversité génétique et taxonomique plutôt que de prioriser une échelle biologique par rapport à l'autre (Moritz, 2002). L'analyse diagnostique révèle que les sites s'écartant des modèles SGDC régionaux méritent une attention particulière : les sites déficitaires en diversité génétique (comparé à leur diversité taxonomique) peuvent nécessiter un sauvetage génétique, tandis que les sites déficitaires en diversité taxonomique peuvent nécessiter une restauration d'habitat (Hoban et al., 2020). Le suivi des SGDC peut ainsi fournir des signaux d'alerte précoces de dégradation écosystémique en révélant comment la diversité génétique et taxonomique réagissent indépendamment aux changements environnementaux.

6. Écosystèmes d'eau douce comme hotspots critiques

a. Importance disproportionnée de la biodiversité par rapport à la surface

Les écosystèmes d'eau douce concentrent une richesse extraordinaire d'espèces sur une étendue spatiale extrêmement limitée. Bien que les habitats d'eau douce couvrent moins de 1% de la surface terrestre, ils abritent environ 10% de toutes les espèces connues, dont près de 40% de toutes les espèces de poissons, démontrant une densité de biodiversité qui dépasse de loin la plupart des écosystèmes terrestres ou marins (Dudgeon et al., 2006; Strayer and Dudgeon, 2010). Ce rapport espèce-surface exceptionnelle reflète les conditions écologiques uniques de ces environnements : micro-habitats divers, opportunités de niches spécialisées et isolement évolutif des masses d'eau discrètes qui favorisent la radiation adaptative et la spéciation (Balian et al., 2008).

La concentration de biodiversité dans les milieux aquatiques devient particulièrement frappante lorsqu'on considère les radiations endémiques. De nombreux taxa sont endémiques à des plans d'eau spécifiques, certains systèmes lacustres soutenant des radiations entières d'espèces qui ont évolué en isolement pendant des milliers d'années. Le Lac Malawi abrite ainsi plus de 800 espèces endémiques de cichlides, diversifiées à partir de quelques lignées ancestrales en 1 à 2 millions d'années (Seehausen, 2006). Le Lac Baïkal possède environ 1 700 espèces endémiques issues de lignées qui ont divergé anciennement, incluant le seul phoque d'eau douce du monde (Cristescu et al., 2010; Watanabe et al., 2020). Ces exemples illustrent comment l'isolement géographique crée des laboratoires naturels pour l'évolution, générant des niveaux exceptionnels d'endémisme local.

Malgré leur faible superficie, les écosystèmes d'eau douce fournissent des services écosystémiques d'une valeur disproportionnée : purification de l'eau, contrôle des inondations, recharge des eaux souterraines et séquestration du carbone. Les zones humides seules fournissent des services estimés à 14,9 milliards de dollars annuels à l'échelle mondiale, représentant la plus haute valeur par hectare

de tout écosystème alors qu'ils ne couvrent que 6% de la surface terrestre (Costanza et al., 2014). Cette valeur disproportionnée reflète le rôle des systèmes d'eau douce dans les bassins-versants, où ils accumulent et traitent les nutriments, sédiments et polluants en provenance des paysages environnants, soutenant simultanément la biodiversité aquatique et terrestre.

b. Haut niveau de menace

La biodiversité des milieux dulçaquicoles connaît des taux de déclin qui surpassent ceux observés dans les environnements terrestres et marins (respectivement 84 %, 69 % et 35 % pour les milieux dulçaquicoles, terrestres et marins depuis les années 1970 pour les vertébrés), soulignant la vulnérabilité exceptionnelle de ces écosystèmes aux pressions anthropogéniques (Almond et al., 2020; Reid et al., 2019) (Figure 10). Ce taux important de perte de biodiversité dans les milieux d'eau douce est particulièrement alarmant pour les espèces endémiques, avec des taux d'extinction estimés cinq fois plus élevés que ceux des environnements terrestres (Ricciardi and Rasmussen, 1999). Les poissons dulçaquicoles font face à des taux d'extinction 877 fois supérieurs au taux d'extinction de fond naturel, tandis que les mollusques d'eau douce exhibent les taux d'extinction les plus élevés enregistrés de tout groupe taxonomique (Burkhead, 2012; Régnier et al., 2009). Ces modèles reflètent la vulnérabilité composée des espèces d'eau douce aux menaces multiples, soulignant l'urgence de la conservation de ce milieu.

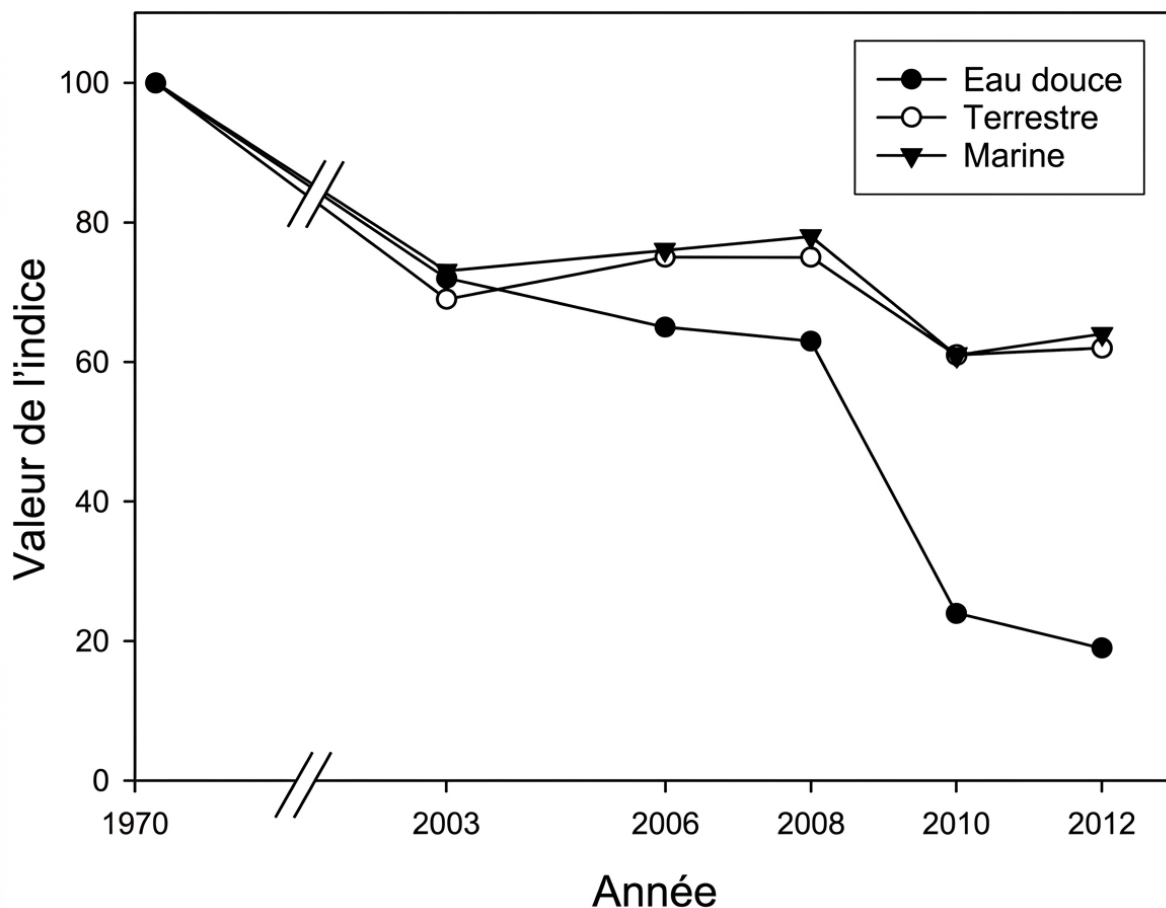


Figure 10 Données de tendance des populations pour les vertébrés terrestres, marins et d'eau douce ; basées sur l'indice de la planète vivante (LPI) du Fonds mondial pour la nature (WWF) de 2016 (Reid et al., 2019). Traduis de l'anglais.

Les écosystèmes d'eau douce sont soumis à un ensemble sans précédent de pressions anthropogéniques simultanées qui interagissent de manière synergique pour amplifier leurs impacts individuels sur la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème. Les menaces majeures incluent l'exploitation directe par la pêche, la chasse et la récolte des ressources aquatiques, la pollution chimique provenant du ruissellement agricole, du rejet industriel et individuel, la modification physique de l'habitat par la construction de barrages, la canalisation et l'extraction de matériaux, les invasions biologiques, les prélèvements d'eau pour l'agriculture et le développement urbain et les impacts divers du changement climatique sur l'hydrologie et les régimes de température (Reid et al., 2019; Vörösmarty et al., 2010). Ces perturbations opèrent rarement seules ; plutôt, elles créent des réseaux d'interaction complexes où l'impact combiné dépasse la somme des effets individuels. Par exemple, la pollution par les nutriments et le réchauffement des températures favorisent de manière synergique les proliférations d'algues qui perturbent les communautés aquatiques (Paerl and Huisman, 2008). L'indice de stress cumulatif pour les systèmes d'eau douce (combinant les impacts de la fragmentation par les barrages, l'extraction d'eau, la pollution et l'urbanisation) indique que plus de 80% de la population humaine mondiale vit près de masses d'eau menacées (Vörösmarty et al., 2010). Cet environnement multi-contraintes crée des conditions où même les systèmes dulçaquicoles relativement vierges peuvent rapidement passer d'un état sain à dégradé quand les seuils critiques sont dépassés.

De nombreux écosystèmes d'eau douce réagissent à des réponses de seuil aux stress environnementaux, où l'accumulation graduelle des perturbations engendre des changements d'état soudains et souvent irréversibles qui altèrent fondamentalement la composition et le fonctionnement des communautés. Ces points de basculement écologiques sont particulièrement communs dans les lacs peu profonds, où le chargement en nutriments peut déclencher une transition rapide d'un état d'eaux claires dominé par les macrophytes à des conditions d'eaux troubles dominées par le phytoplancton, persistant même après que les apports de nutriments soient réduits (Carpenter et al., 1999; Scheffer et al., 1993). Des réponses de seuil peuvent également se produire en réponse à d'autres pressions, tels que l'introduction de prédateurs envahissants ou le dépassement des seuils de température critique qui mènent à l'effondrement des communautés de poissons indigènes (Comte and Olden, 2017; Jackson et al., 2001). L'existence d'états stables alternatifs dans les systèmes d'eau douce signifie que les efforts de restauration peuvent nécessiter une intervention intensive pour inverser les conditions dégradées, avec certains systèmes potentiellement verrouillés dans des états dégradés pendant des décennies ou plus même après le retrait de la pression (Suding et al., 2004). Comprendre et prévenir ces transitions de seuil représente un défi critique pour la conservation des milieux aquatiques, car la détection précoce et l'intervention sont essentielles pour maintenir l'intégrité de l'écosystème avant que les changements irréversibles ne se produisent.

c. Vulnérabilités spécifiques aux milieux dulçaquicoles

La connectivité hiérarchique des systèmes d'eau douce crée des vulnérabilités uniques où les perturbations en amont propagent les effets en aval à travers des bassins-versants entiers. L'intensification agricole dans les têtes de bassins-versants peut augmenter la charge en nutriments et pesticides, modifier les régimes hydrologiques et de transport des sédiments, affectant potentiellement les communautés aquatiques à des centaines de kilomètres en aval (Allan, 2004; Carpenter et al., 1999; Foley et al., 2005). Cette vulnérabilité liée à la connectivité signifie que la

conservation efficace des habitats aquatiques nécessite des approches de gestion à l'échelle du paysage qui intègrent l'ensemble du bassin-versant.

La fragmentation de l'habitat pose des défis particuliers pour les écosystèmes d'eau douce en raison de la nature discrète des masses d'eau et leur dépendance aux connexions hydrologiques. Pour de nombreux taxa aquatiques, particulièrement les plantes et invertébrés, le flux génique entre les masses d'eau dépend d'événements de dispersion rares par les oiseaux aquatiques, les inondations ou les transports humains (Figuerola and Green, 2002). Cependant, la capacité de dispersion varie considérablement parmi les taxa dulçaquicoles, et de nombreuses espèces démontrent des capacités de colonisation surprenantes à travers les paysages fragmentés.

L'eutrophisation représente une menace omniprésente qui restructure fondamentalement les communautés d'eau douce. L'enrichissement en nutriments provenant des engrais agricoles, du rejet d'eaux usées et du dépôt atmosphérique modifie la composition des communautés par le développement d'espèces à croissance rapide et opportunistes, au détriment des espèces spécialisées à croissance lente adaptées aux conditions oligotrophes (Smith et al., 1999). Au-delà du déplacement compétitif, l'eutrophisation engendre des transformations irréversibles des conditions physico-chimiques (chimie de l'eau, transparence, composition chimique des sédiments) qui rendent l'habitat inhospitalier pour les espèces spécialisées, même après réduction des apports de nutriments (Jeppesen et al., 2005). La restauration du milieu nécessite souvent des décennies de gestion active, et de nombreuses espèces spécialisées disparaissent définitivement des systèmes où elles étaient historiquement abondantes, représentant des pertes de biodiversité irréversibles à l'échelle de l'écosystème.

d. Cas des lacs à isoétides

Les lacs à isoétides (ou 'isoetid lakes'), aussi appelés lacs à Lobélie (Arts 2002, Free et al. 2009) représentent un type d'écosystème d'eau douce oligotrophe caractérisé par des eaux claires et pauvres en nutriments qui soutiennent des communautés de plantes dominées par les isoétides – i.e. plantes aquatiques présentant une morphologie caractéristique en rosette avec un système racinaire développé. Les espèces dominantes incluent *Isoetes lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora* et *Subularia aquatica*, qui partagent des adaptations évolutives convergentes à la limitation extrême des ressources et aux conditions acides de ces environnements (Raven et al., 1988). Ces systèmes lacustres se distinguent en effet par leurs conditions hydro-chimiques uniques : pH très faible (généralement 4,5-6,5), nutriments dissous minimaux, transparence de l'eau élevée et substrats sablonneux ou organiques créant des habitats hautement spécifiques (Roelofs et al., 1994). Ces écosystèmes se trouvent généralement dans les régions glaciaires du nord de l'Europe et de l'Amérique du Nord, développés dans des dépressions creusées durant l'ère glaciaire et remplies d'eau pauvre en nutriments (Arts, 2002; Smolders et al., 2002).

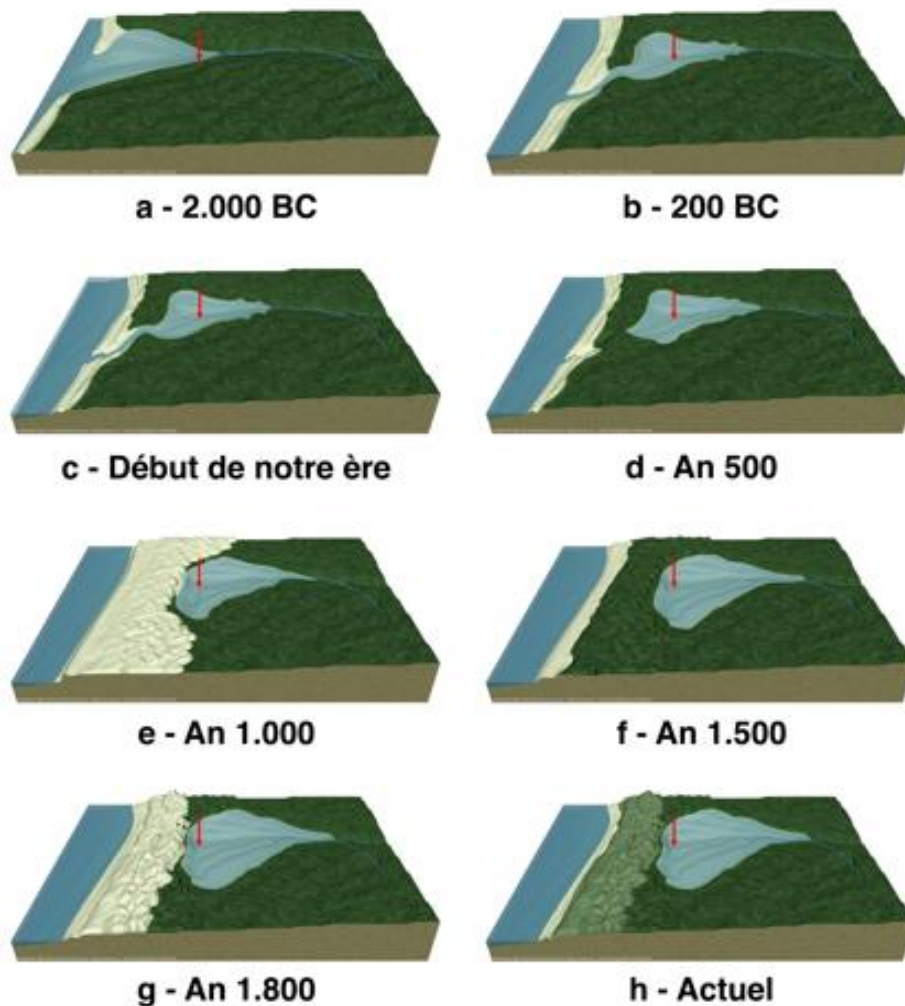


Figure 11 Reconstitution de la paléogéographie du lac de Cazaux-Sanguinet depuis 4000 ans (Tastet & Clavé-Papion, 2008). BC = Before Christ (Avant JC). La flèche indique la situation de la partie la plus profonde du lac actuel. (Tastet et al., 2008)

Les lacs côtiers d'Aquitaine représentent une variante unique de ce type d'écosystème, partageant de nombreuses caractéristiques écologiques clés tout en différant dans leur origine géologique et leur contexte biogéographique. Contrairement aux lacs à isoétides glaciaires des régions nordiques, les lacs côtiers d'Aquitaine se sont formés par des processus géomorphologiques côtiers impliquant le développement d'une barrière physique créée par la formation du cordon dunaire qui a bloqué les exutoires fluviaux et créé des lagunes peu profondes au cours des quelques derniers millénaires (Tastet et al., 2008) (Figure 11). Malgré cette origine différente, ces lacs ont développé des conditions oligotrophes similaires caractérisées par un pH acide, de faibles concentrations de nutriments et des eaux claires qui ont permis l'établissement de communautés de plantes isoétides remarquablement similaires à celles trouvées dans les lacs à isoétides du nord de l'Europe (Berghen, 1964; Bertrin, 2018). Ainsi, les lacs du littoral Aquitain abritent plusieurs espèces caractéristiques des lacs à isoétides incluant *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*, ainsi qu'une espèce d'isoète endémique *Isoetes boryana* (Jamoneau et al., 2021). Ces systèmes figurent parmi les localisations les plus méridionales de *Lobelia dortmanna* en Europe (Figure 12).

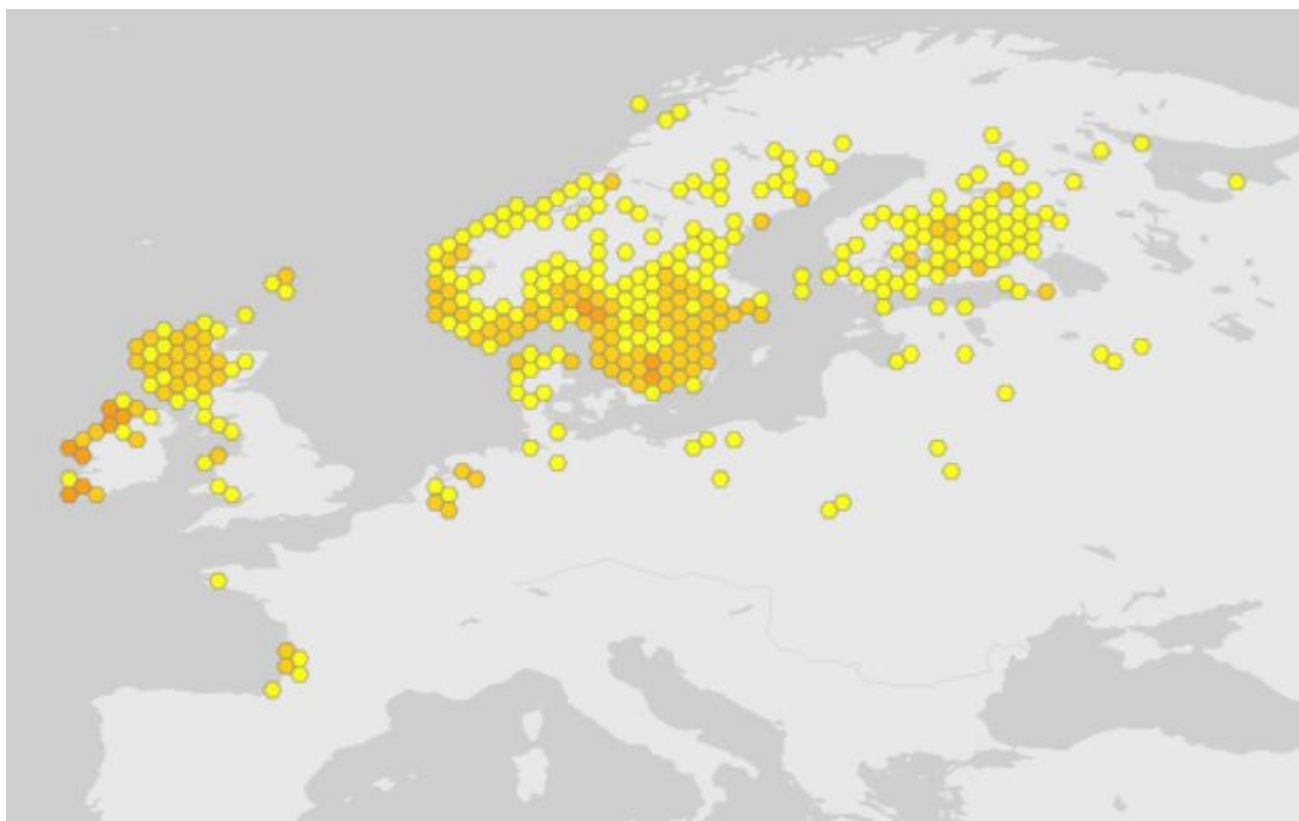


Figure 12 Carte de distribution européenne de *Lobelia dortmanna* 2015-2020 ©GBIF

Les lacs à isoétides connaissent un déclin généralisé à l'échelle européenne, avec de nombreuses populations disparaissant ou se raréfiant dans leurs habitats historiques (Free et al., 2009; Klimaszyk et al., 2020; Murphy, 2002; Smolders et al., 2002). Ce déclin européen reflète l'exposition combinée de ces écosystèmes uniques aux multiples pressions anthropogéniques décrites précédemment (eutrophisation, modification hydromorphologique, changement climatique) qui perturbent les conditions oligotrophes essentielles à la persistance des isoétides.

Les communautés isoétides des lacs d'Aquitaine suivent cette trajectoire de déclin. *Lobelia dortmanna*, autrefois présente dans la plupart des lacs naturels du littoral Aquitain, est aujourd'hui restreinte à 4 de ces plans d'eau, tandis que *Isoetes boryana* ne persiste que dans seulement 2 d'entre eux (Bertrin, 2018; Jamoneau et al., 2021). D'autres espèces caractéristiques incluant *Littorella uniflora* et *Isoetes lacustris* ont montré des déclin similaires, avec des extinctions locales se produisant dans plusieurs systèmes lacustres où ces espèces étaient historiquement présentes (Bensettiti et al., 2004). Les causes de ces déclin sont probablement multifactorielles, incluant l'eutrophisation due au développement agricole et urbain, la gestion du niveau de l'eau (à des fins récréatives et de contrôle des inondations), les effets du changement climatique et l'altération des conditions hydromorphologiques des habitats (Jamoneau et al., 2019).

Le déclin des communautés isoétides des lacs du littoral Aquitain a incité les pouvoirs publics à mettre en place un Plan National d'Action (PNA) pour ces végétations arrières littorales (Loriot, 2020). Ces communautés sont reconnues comme des habitats prioritaires selon la Directive Habitat de l'UE (habitat 3110 - eaux oligotrophes contenant très peu de minéraux), reflétant leur importance de conservation à l'échelle européenne. Cependant, les stratégies de conservation efficaces restent entravées par des lacunes critiques dans les connaissances concernant la structure génétique et la

connectivité des populations. Les questions fondamentales sur la diversité génétique des populations, la connectivité démographique entre les lacs et la différenciation génétique des populations restent inexplorées, limitant la capacité à concevoir des stratégies de conservation basées sur le sauvetage génétique, la réintroduction ou la priorisation des habitats (Frankham et al., 2004). Sans cette information génétique, les gestionnaires font face à des décisions difficiles concernant l'allocation des ressources, les priorités de restauration et les stratégies d'intervention pour ces communautés menacées.

7. Questions scientifiques et objectifs

La situation critique de conservation des communautés isoétides dans les lacs du littoral Aquitain, combinée au besoin urgent de stratégies de gestion, fournit une opportunité unique pour avancer à la fois la compréhension fondamentale de la génétique des communautés et les applications pratiques de conservation. Cette thèse adopte une approche centrée sur un même niveau trophique, en examinant comment la diversité génétique neutre se rapporte à la structure des communautés de macrophytes aquatiques. En utilisant des marqueurs microsatellites, ce travail explore si les processus génétiques à l'échelle de la population sont corrélés aux patrons écologiques à l'échelle de la communauté, fournissant des perspectives sur les fondements génétiques de la biodiversité dans ces écosystèmes d'eau douce fragmentés.

Cette recherche est structurée autour de trois questions complémentaires qui ensemble fournissent une évaluation globale de la diversité génétique et ses implications écologiques dans les communautés à isoétides.

Quelle est la diversité génétique actuelle et la structure des communautés à isoétides dans les lacs d'Aquitaine ? Cette question aborde les lacunes fondamentales dans notre compréhension de la diversité génétique des populations et de l'histoire démographique dans les lacs du littoral Aquitain. Nous émettons l'hypothèse que la diversité génétique reflétera les influences combinées de l'histoire démographique, du stress environnemental et des traits d'histoire de vie des espèces. Ainsi, les populations dans les lacs plus dégradés ou géographiquement isolés devraient présenter une diversité génétique réduite en raison des effets de goulot d'étranglement et de la dérive génétique. En comparant la diversité génétique à travers de multiples espèces ayant différentes histoires de vie et capacités de dispersion, cette analyse révélera comment les traits des espèces modifient les réponses aux changements environnementaux et à la fragmentation de l'habitat à l'échelle du paysage.

Existe-t-il une corrélation entre la diversité génétique et taxonomique (SGDC) dans les communautés à isoétides ? Cette question teste si la diversité taxonomique peut servir de proxy pour évaluer la diversité génétique des populations. Nous nous attendons à trouver des relations SGDC positives résultant de la covariance entre facteurs environnementaux partagés et processus démographiques communs, mais anticipons que la force de ces corrélations varie entre les espèces selon leurs sensibilités respectives aux pressions environnementales. Comprendre les modèles SGDC dans ce système permettra d'évaluer l'utilité des données taxonomiques pour prédire la structure génétique des populations dans les lacs d'Aquitaine.

Dans quelle mesure les renouvellements de diversité génétique et taxonomique (β -diversité) sont-ils couplés à l'échelle du paysage, et quels mécanismes (filtrage environnemental ou limitation de la dispersion) pilotent ce lien ? Cette question examine si les patrons de *turnover* taxonomique et

génétique entre sites répondent aux mêmes contraintes spatiales et environnementales. Nous émettons l'hypothèse que la β -diversité génétique et taxonomique covariant positivement à l'échelle régionale, reflétant l'action conjointe de la limitation de dispersion et du filtrage environnemental. Toutefois, la contribution relative de ces deux mécanismes devrait varier selon les espèces en fonction de leurs capacités de dispersion et de leur tolérance écologique. En partitionnant la variance expliquée par la distance géographique et les variables environnementales, cette analyse permettra d'identifier les leviers prioritaires, restauration de la connectivité ou gestion de la qualité d'habitat, pour la conservation de ces communautés à l'échelle du réseau lacustre.

Ensemble, ces trois interrogations constituent un cadre intégratif visant à décrypter les interactions entre diversité génétique, diversité taxonomique et forçages environnementaux à travers différentes échelles spatiales et niveaux d'organisation. En explorant spécifiquement la corrélation espèces-gènes (SGDC), ce travail cherche à identifier si les processus structurant les communautés de macrophytes, tels que la dérive, la sélection ou les corridors cryptiques de dispersion, agissent de concert sur les pools géniques et spécifiques. Les réponses apportées permettront non seulement d'établir une base de référence génétique inédite pour les communautés d'isoétides des lacs aquitains, mais également de quantifier la part de stochasticité et de déterminisme qui façonne la biodiversité de ces paysages sentinelles. Ces connaissances sont cruciales pour concevoir des stratégies de conservation fondées sur des preuves, intégrant la connectivité fonctionnelle et la diversité génétique comme piliers de la résilience des écosystèmes lacustres face aux changements globaux.

Chapitre 2 : Description des macrophytes du littoral Aquitain

Les communautés de plantes isoétides des lacs du littoral Aquitain sont caractéristiques de l'habitat prioritaire de l'UE 3110 (eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses), tel que défini par la Directive Habitat. Cet habitat est caractérisé par un assemblage spécifique de macrophytes adaptés aux conditions pauvres en nutriments et avec des eaux plutôt acides. Dans le cadre de ce travail, 9 espèces de cet habitat ont été sélectionnées, représentant à la fois les espèces indicatrices qui définissent cette végétation et les espèces compagnes qui contribuent à sa structure et son fonctionnement écologique.

1. *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl.

B. ranunculoides est une petite herbe aquatique pérenne (5-60 cm) de la famille des *Alismataceae*. Morphologiquement, elle se caractérise par une rosette basale de feuilles dimorphes : feuilles immergées linéaires et rubanées, feuilles aériennes elliptiques à lancéolées (2-15 cm de longueur) ainsi que trois nervures parallèles dans le limbe foliaire (Kozłowski et al., 2008). Le système souterrain consiste en rhizomes courts et fibreux permettant l'ancrage et la propagation végétative par division du système racinaire basal (Vuille, 1988). L'inflorescence porte 3-12 fleurs hermaphrodites blanches à roses en ombelles, formant après fructification une grappe caractéristique de petits akènes (1,5-2,5 mm) (Figure 13).

L'espèce combine reproduction sexuée (floraison mai-septembre) et propagation clonale extensive. Différentes sous-espèces exhibent des stratégies distinctes : *B. ranunculoides* subsp. *ranunculoides* est autogame de façon prédominante, tandis que *B. ranunculoides* subsp. *repens* s'appuie sur la

pollinisation par les insectes (Kozłowski and Matthies, 2009). La floraison est strictement liée aux périodes de baisse du niveau d'eau, essentielle au recrutement des semis (Vuille, 1988). La dispersion des graines est hydrochorique, zoochorique et barochorique locale.

Géographiquement, *B. ranunculoides* suit une distribution paléarctique occidentale, du sud de la Scandinavie au nord de l'Afrique (Maroc, Algérie, Tunisie), couvrant les côtes atlantiques et méditerranéennes (Figure 14). Des populations insulaires existent aux Açores, Baléares, Corse et Sardaigne. Les analyses phylogénétiques positionnent *Baldellia* comme monophylétique au sein du clade tempéré d'*Alismataceae*, avec origines suggérées au Crétacé tardif (Li et al., 2022). Cette distribution reflète une colonisation complexe



Figure 13 *Baldellia ranunculoides*

façonnée par les refuges du Pléistocène (Péninsule ibérique, régions italienne/balkanique), avec une structure phylogéographique correspondant à des lignées régionales cohérentes (Arrigo et al., 2011).

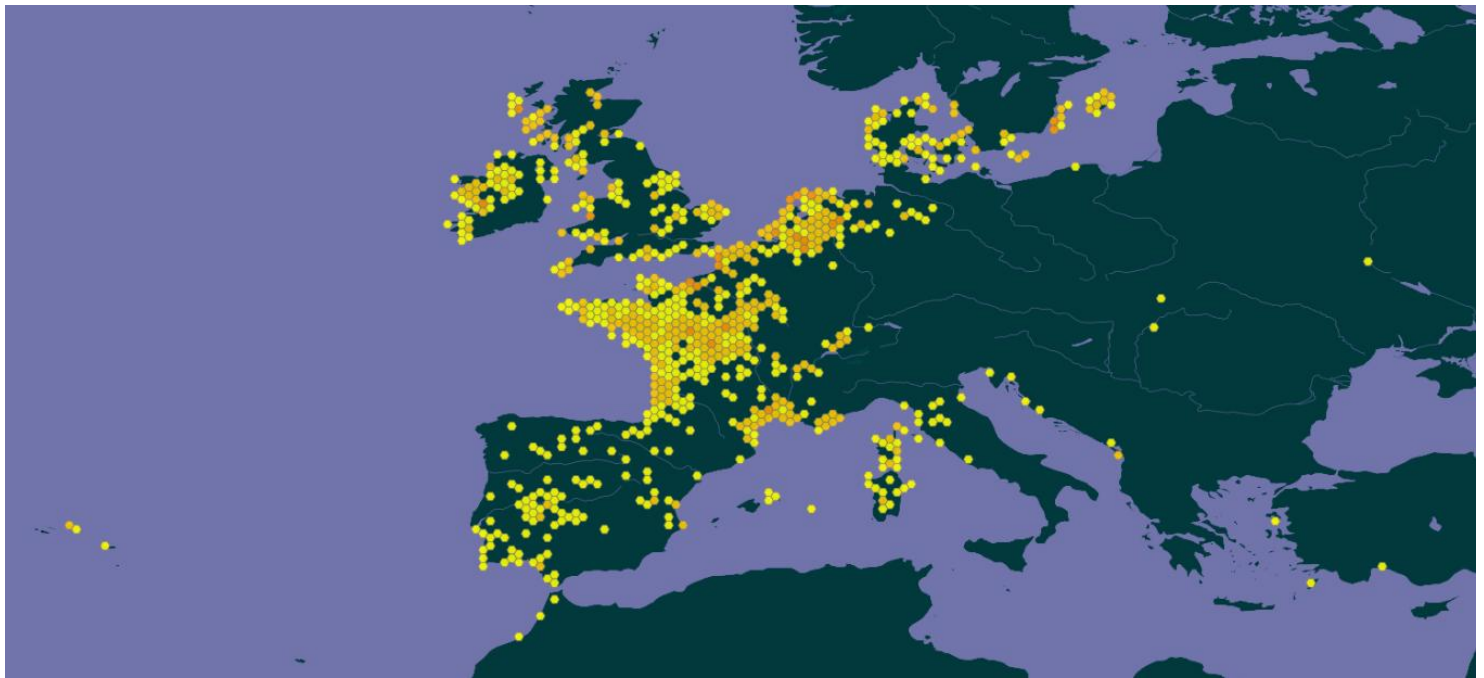


Figure 14 Carte des observations de *Baldellia ranunculoides* de 2001 à 2021
 © OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF.

Écologiquement, *B. ranunculoides* occupe les marges de lacs et mares oligotrophes à mésotrophes (0-30 cm de profondeur). Elle est sensible à l'eutrophisation : l'enrichissement en nutriments réduit sa vigueur végétative et facilite l'exclusion compétitive (Kozłowski and Vallelia, 2009). *B. ranunculoides* constitue un taxon diagnostique de l'ordre *Littorelletalia* et représente un indicateur important de la santé écosystémique des environnements aquatiques.

D'après la littérature, les populations de *Batrachium* présente une forte diversité génétique mais une structure modérée entre populations (Prančl et al., 2018). Plusieurs populations montrent une faible diversité intra-population due à l'autofécondation, la clonalité et la présence de goulots d'étranglement historiques (Arrigo et al., 2011). Sa variation chromosomique est considérable ($2n = 14-30$) suggérant des complexes polyploïdes.

Du point de vue de la conservation, *B. ranunculoides* est classée "Quasi menacée (NT)" par l'UICN depuis 2013, avec des déclin substantiels liés au drainage des zones humides, à l'eutrophisation et aux modifications hydrologiques (Kozłowski and Vallelia, 2009). Les mesures de conservation efficaces incluent le maintien des régimes hydrologiques naturels et le contrôle de l'enrichissement en nutriments du bassin versant.

2. *Chara fragifera* (Durieu)

C. fragifera est une macro-algue d'eau douce (jusqu'à 120 cm) de la famille des *Characeae*, caractérisée par un thalle érigé différencié en entre-nœuds allongés et verticilles de branches latérales (phylloïdes). La caractéristique diagnostique principale réside dans la production de bulbilles caractéristiques en forme de fraise sur les rhizoïdes, structures multicellulaires servant d'organes de pérennisation (Wood and Imahori, 1965). Ces bulbilles, lourdement encroûtées de carbonate de calcium, donnent au thalle une texture rugueuse et cassante. L'espèce manque de véritables racines et s'ancre au substrat par des rhizoïdes qui pénètrent les sédiments sableux ou vaseux (Figure 15).

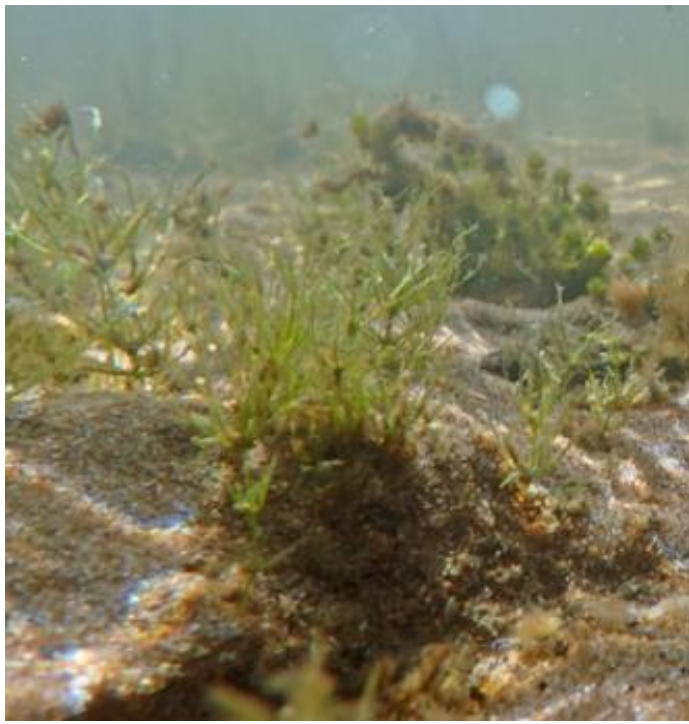


Figure 15 *Chara fragifera* © V. Bertrin

C. fragifera combine une reproduction sexuée et clonale. Sur le plan sexué, l'espèce est monoïque avec des oogones (gamétanges femelles) et des anthéridies (gamétanges mâles) se développant sur les branches de mai à septembre (Barbosa et al., 2021). La fécondation produit une oospore à paroi épaisse, qui représente le stade principal de résistance et de dormance. Les oospores forment des banques de graines longévives dans le sédiment, résistantes à la dessiccation, l'enfouissement et le gel, et sont dispersées hydrologiquement ou par adhésion aux animaux (Casanova and J M Nicol, 2009). Végétativement, l'espèce se propage par fragmentation du thalle et par production de bulbilles riches en amidon, ce qui permet une expansion rapide en conditions favorables (Krause, 1997) (Figure 16).

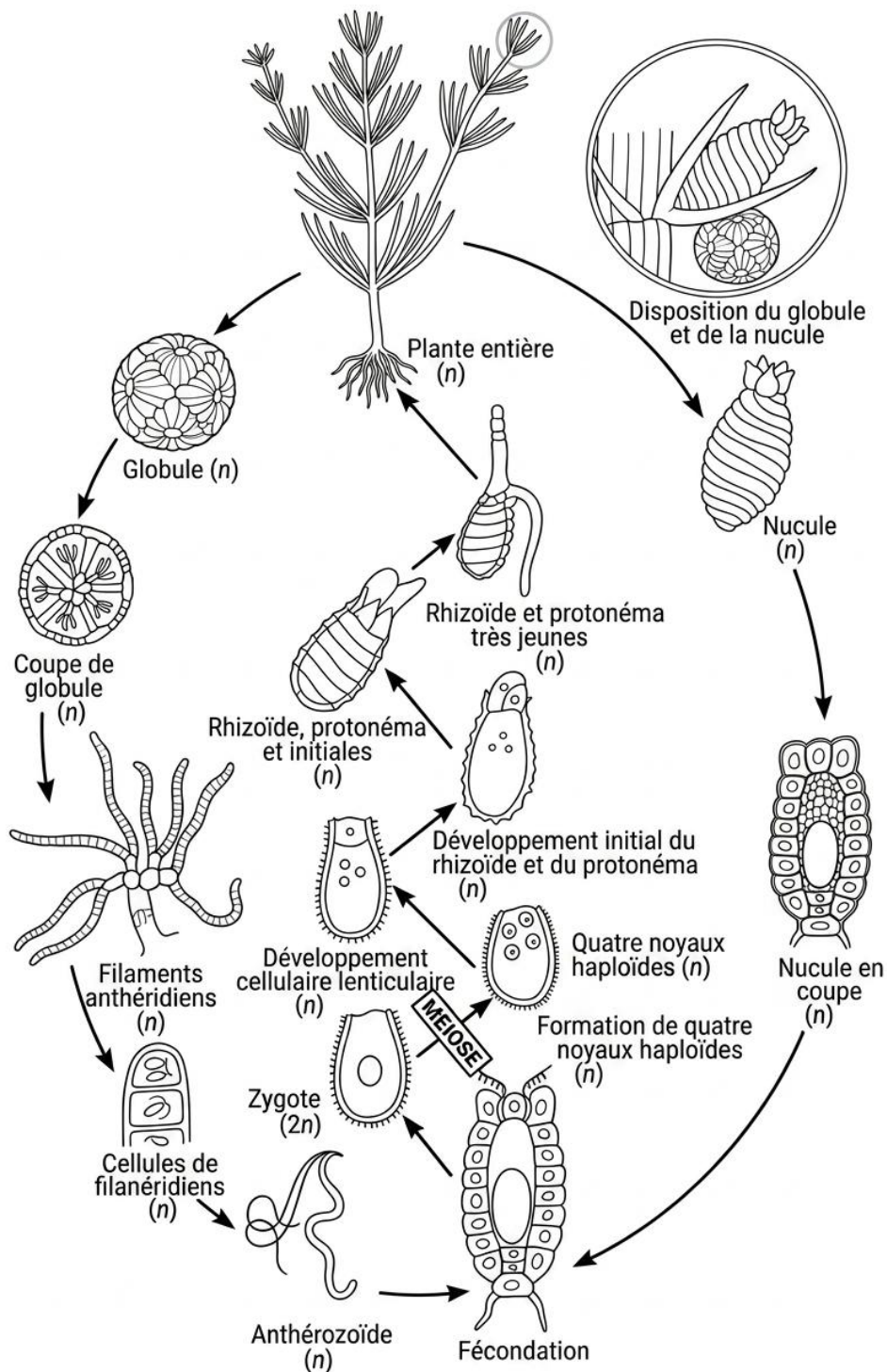


Fig. 12. *Chara*. Cycle de vie schématique

Figure 16 Cycle de vie du genre *Chara* © G. Astitva

Géographiquement, *C. fragifera* suit une distribution ouest-européenne, s'étendant du Bassin parisien vers le sud jusqu'aux régions méditerranéennes. Des populations dispersées existent également en Asie et en Afrique du Nord (Corillion, 1952; Urbaniak and Gąbka, 2014) (Figure 17). Cette distribution reflète une colonisation complexe façonnée par les refuges du Pléistocène.

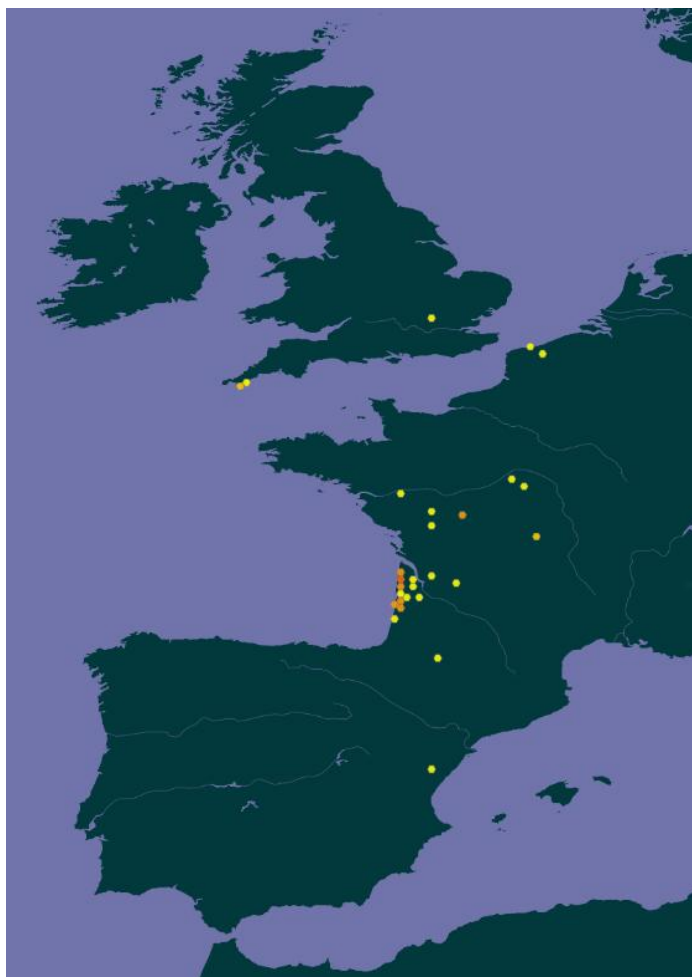


Figure 17 Carte des observations de *Chara fragifera* de 2000 à 2021

© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *C. fragifera* occupe les eaux peu profondes oligotrophes à mésotrophes, notamment dans les lacs, étangs et chenaux à faible courant. L'espèce préfère les sédiments sableux ou siliceux et requiert une température minimale de 10°C pour une croissance optimale. En tant que bio-indicateur d'oligotrophie et de faible turbidité, *C. fragifera* est fortement réduite par l'eutrophisation et l'augmentation de la turbidité (Schubert et al., 2024).

Génétiquement, les données spécifiques pour *C. fragifera* sont limitées. Cependant, les études sur d'autres charophytes suggèrent une différenciation génétique entre populations et un flux génique contemporain limité, avec de nombreuses localités montrant une faible diversité intra-population due à la clonalité et aux goulots d'étranglement historiques (Urbaniak and Gąbka, 2014).

Du point de vue de l'état de conservation, *C. fragifera* reflète le déclin plus large des charophytes en Europe, ayant connu des contractions d'aire de répartition substantielles et des déclin de population. Sa rareté au nord de la France souligne son statut précaire (Conservatoire botanique national de Bailleul, 2021). En Nouvelle-Aquitaine, elle est considérée comme rare et est listée comme une espèce déterminante ZNIEFF (Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique) pour laquelle la région a une très forte responsabilité (Lafon, 2023). En tant que bio-indicateur de santé écosystémique, elle contribue à la production primaire, au recyclage des nutriments et à la stabilisation des sédiments.

Les mesures de conservation efficaces incluent le maintien des régimes hydrologiques naturels, le contrôle de l'eutrophisation et la prévention de l'ombrage des rives.

3. *Eleocharis multicaulis* (Sm.) Desv., 1818

E. multicaulis est une héliophyte amphibie pérenne de la famille *Cyperaceae*, caractérisée par un appareil végétatif en touffe dense. Les plantes atteignent généralement des hauteurs de 10 à 40 cm, rarement jusqu'à 50 cm. Les tiges sont cylindriques, simples, dressées ou légèrement recourbées, munies à la base de deux gaines membraneuses obliquement tronquées. Le système racinaire est fibreux, court et dépourvu de stolons. Les feuilles au sens strict sont absentes, la photosynthèse étant entièrement assurée par les tiges. L'inflorescence consiste en un unique épillet terminal oblong à cylindrique (6-12 mm de longueur), comprenant généralement 6-12 écailles florales. Les écailles sont obtuses, généralement brunes avec des marges scariées. L'akène est petit (1,2-1,8 mm environ), obové à trigone avec des angles aigus, lisse et brun, couronné par un court mamelon. L'espèce produit des plantules directement sur l'épillet (Figure 18) (Ernst, 1969; Stace and Thompson, 2021; Walters, 1949).



Figure 18 *Eleocharis multicaulis* © Aurélien Jamoneau

E. multicaulis se reproduit principalement sexuellement par production d'akènes viables via pollinisation anémophile. La phénologie florale s'étend de mai à septembre dans le Paléarctique occidental, avec anthèse maximale en juin-juillet. L'établissement des semis s'optimise sur les substrats de boue exposés et aux marges peu profondes des zones de décrue. Les plantes établies se propagent principalement par expansion végétative via tallage dense depuis les tissus du caudex persistant. Les

soies du périanthe rétrorses barbelées facilitent la dispersion éolienne et aquatique, les akènes pouvant potentiellement être transportés sur des distances considérables.

Géographiquement, *E. multicaulis* suit une distribution paléarctique occidentale s'étendant des Açores, îles Canaries et nord de l'Afrique (Algérie, Maroc, Tunisie) jusqu'à la Scandinavie et les régions baltes. En Europe occidentale, l'espèce montre une distribution tempérée subocéanique fortement marquée, avec concentration dans les régions à hivers doux, précipitations élevées et géologie acide (Figure 19). L'espèce atteint sa fréquence maximale dans la région biogéographique Atlantique, s'étendant depuis l'Irlande et l'Écosse vers le sud à travers la France et la Péninsule Ibérique. Sa distribution devient progressivement sporadique vers l'est en régions continentales et calcaires. En Grande-Bretagne, l'espèce souffre d'une contraction dramatique de son aire de distribution depuis le 19^{ème} siècle, avec des pertes concentrées dans les zones basses d'Angleterre et d'Écosse orientale (Preston and Hill, 1997).

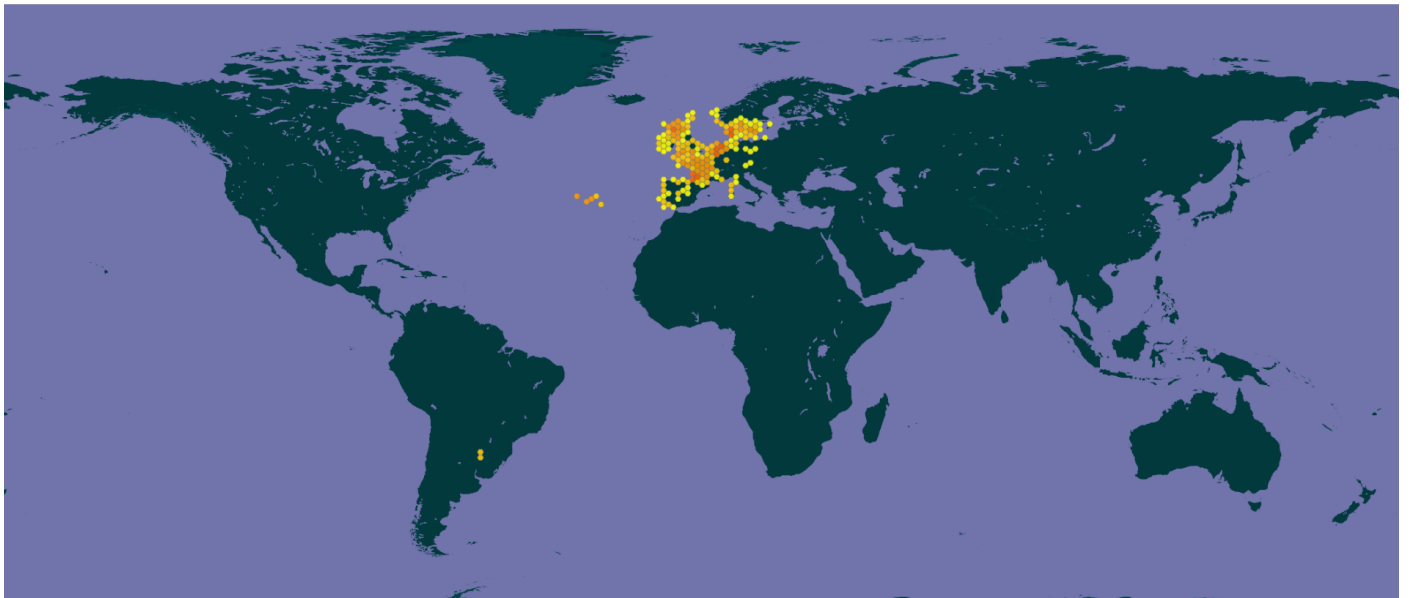


Figure 19 Carte des observations de *Eleocharis multicaulis* de 2001 à 2025

© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *E. multicaulis* occupe des niches étroites, démontrant une sensibilité forte à la chimie des sols et eaux. L'espèce prospère exclusivement en environnements acides (pH 4,5-6,0) et montre une sensibilité prononcée à une augmentation de l'alcalinité (Wassen et al., 2005). Elle s'établit sur les substrats fortement organiques et tourbeux enrichis en matière végétale. *E. multicaulis* possède une écologie amphibie stricte, requérant l'inondation périodique et une fluctuation du niveau d'eau prévenant l'exclusion compétitive tout en évitant la submersion persistante. L'espèce s'établit aux côtés d'assemblages caractéristiques incluant *Deschampsia setacea*, *Hypericum elodes* et *Baldellia ranunculoides*, formant des communautés indicatrices de systèmes dulcicoles intacts.

Les données de diversité microsatellite ou SNP au niveau populations sont entièrement absentes. Étant donné sa distribution fragmentée et les limitations de dispersion à longue distance, une structuration génétique substantielle peut être supposée mais reste empiriquement indocumentée.

Bien que *E. multicaulis* maintienne un statut global de Préoccupation Mineure (LC) à l'échelle mondiale, cette évaluation masque des déclins régionaux significatifs, notamment en Europe occidentale où l'espèce a disparu de nombreux sites historiques (Bruhl, 1995; Bruhl and Wilson, 2007). Les populations subissent des menaces multiples incluant l'eutrophisation due aux apports agricoles et au dépôt d'azote atmosphérique, qui favorisent la compétition avec des espèces nitrophiles, ainsi que le drainage et la modification des régimes hydrologiques (Wassen et al., 2005). La persistance de *E. multicaulis* dans les habitats oligotrophes acides dépend du maintien de conditions spécifiques combinant oligotrophie et stabilité hydrologique, rendant l'espèce vulnérable aux changements environnementaux même si son statut global ne le suggère pas.

4. *Juncus bulbosus* L., 1753

J. bulbosus est une hémicryptophyte pérenne cespiteuse de la famille des *Juncaceae*, caractérisée par des renflements bulbiformes basaux qui constituent des structures de réserve. La hauteur en conditions terrestres varie typiquement de 5-30 cm, mais les formes submergées ou flottantes atteignent jusqu'à 100 cm. Les tiges sont cylindriques, grêles (1-2 mm de diamètre), lisses, souvent rougeâtres ou verdâtres, se développant en touffes denses ou formant des tapis racinés aux nœuds. Les feuilles sont réduites, principalement basales, cylindriques et creuses, mesurant 2-10 cm sur 0.8-1.4 mm en conditions terrestres (Figure 20). En submersion, les feuilles s'allongent considérablement et deviennent filamenteuses, démontrant une plasticité morphologique extrême selon l'habitat. L'inflorescence consiste en une racème terminale composée de 1-8 glomérules (ou occasionnellement jusqu'à 30), de 2-10 cm de longueur. Chaque glomérule contient 2-6 fleurs hermaphrodites, rarement jusqu'à 15. Les fleurs présentent six tépales membraneux brun pâle (2-3,6 mm), avec étamines au nombre de 3 ou 6 à anthères jaune pâle (Casper and Krausch, 1980; "Juncus bulbosus - FNA," 2008).



Figure 20 *Juncus bulbosus* © Aurélien Jamoneau

J. bulbosus exhibe une biologie reproductive remarquablement complexe combinant reproduction sexuée et asexuée. L'espèce est hermaphrodite avec pollinisation anémophile primaire. Un phénomène écologiquement significatif est la production fréquente de bulbilles (propagules asexués) directement au sein des inflorescences, remplaçant ou complétant les fleurs sexuées et favorisant la reproduction clonale rapide (Moe, 2012). Cette viviparie demeure un phénomène de plasticité phénotypique exprimé plutôt qu'un trait génétiquement déterminé (Moe et al., 2021). La phénologie florale s'étend de juin à août, avec maturation des capsules en fin d'été. Les graines minuscules (0,5-0,7 mm) sont adaptées à la dispersion hydrochore étant donné l'absence de structures alaires.

Géographiquement, *J. bulbosus* suit une distribution paléarctique occidentale s'étendant des îles Féroé et de l'Islande vers le sud à travers l'Europe continentale jusqu'à l'Afrique du nord-ouest et îles macaronésiennes (Açores, îles Canaries). La distribution est remarquablement biaisée vers les régions atlantiques à climat subocéanique, avec des densités élevées en Grande-Bretagne, Irlande, côtes ouest-françaises et ibériques et Scandinavie. Elle devient progressivement fragmentée vers l'est en Europe continentale. Comme espèce introduite, *J. bulbosus* s'est établie en Nouvelle-Zélande, Australie et diverses régions nord-américaines (Figure 21).

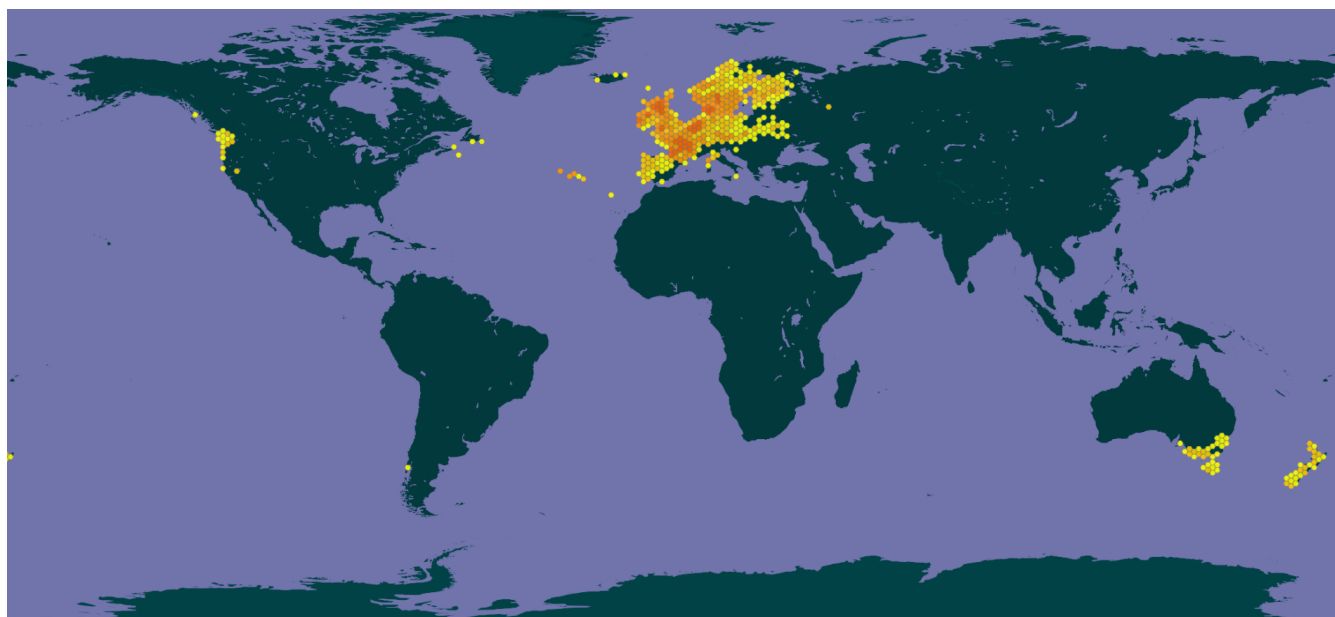


Figure 21 Carte des observations de *Juncus bulbosus* de 2001 à 2026
© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *J. bulbosus* occupe des niches étroites dans les systèmes dulçaquicoles oligotrophes, acides et pauvres en bases. L'espèce préfère fortement les environnements extrêmement oligotrophes avec un pH acide (4,5-6,5) et une conductivité électrique basse ($<100 \mu\text{S}/\text{cm}$). *J. bulbosus* est significativement plus fréquent dans les lacs présentant des concentrations basses de phosphate et calcium, avec un ratio DIN:phosphore total élevé (Moe, 2012). Les profondeurs optimales s'étendent de 0-30 cm en conditions terrestres à plus de 100 cm en formes flottantes. *J. bulbosus* peut être menacé par une exclusion compétitive liée à l'enrichissement en nutriments. Les analyses stoéchiométriques des tissus végétaux indiquent des ratios C:N:P extrêmement élevés ($\sim 1073:31:1$; Moe et al., 2021), révélant une stratégie de croissance extrêmement lente avec accumulation de matière carbonée et utilisation parcimonieuse des nutriments.

Génétiquement, le genre est reconnu comme diploïde est $2n = 20$, mais une forme tétraploïde ($2n = 40$) a aussi été documentée (Rooks et al., 2011). Les analyses AFLP sur des populations sélectionnées n'ont révélé aucune différenciation génétique significative entre différentes formes de croissance (Moe, 2012), suggérant que la plasticité phénotypique plutôt que la variation génotypique sous-tend la majorité de la variation observée.

Concernant son état de conservation, *J. bulbosus* est classée en Préoccupation Mineure (LC) globalement, mais cette évaluation masque une variabilité régionale considérable. En Europe du Nord, l'espèce caractérise les habitats oligotrophes acides, mais elle a montré un potentiel de prolifération massif dans certains contextes. Notamment, après le chaûlage des lacs acidifiés en Scandinavie, *J. bulbosus* a dominé les premiers 6-9 ans suivant le traitement (Roelofs et al., 1994; Smolders et al., 2002), au détriment des communautés isoétides originelles qui ont décliné de ~60% (Lucassen et al., 2016). Ces proliférations sont associées à la libération de CO_2 et NH_4^+ du sédiment lors du chaûlage, créant des conditions temporairement favorables à cette espèce (Lucassen et al., 2016; Schneider et al., 2013). En France et Aquitaine, l'espèce demeure une composante caractéristique des communautés oligotrophes acides sans manifestation de croissance invasive documentée.

5. *Littorella uniflora* (L.) Asch., 1864

L. uniflora est une hémicryptophyte pérenne sans tiges aériennes visibles de la famille des *Plantaginaceae*, caractérisée par une croissance rosulée basale hautement compacte (Linné, 1753). La taille varie selon la forme de croissance : 3-12 cm de hauteur en conditions terrestres émergées ; >60 cm en submersion profonde, certains spécimens développant des feuilles allongées jusqu'à 20-50 cm, bien que cette morphologie demeure plastique selon conditions lumineuses et nutritionnelles (Kolář, 2014). Les feuilles sont basales, radicales et disposées en rosette dense, mesurant typiquement 2-5 cm de longueur et 0,8-1,4 mm de largeur. Elles sont distinctement linéaires, grêles, filiformes et charnues (succulentes), reflétant l'adaptation au milieu aquatique. La morphologie foliaire est cylindrique avec une section transversale quasi-circulaire. L'espèce se multiplie activement par reproduction végétative asexuée via la production de stolons rampants souterrains ou prosternés peu visibles, générant de nouvelles rosettes foliaires aux nœuds successifs et formant des tapis végétatifs denses (Figure 22). Le système racinaire forme un réseau fibreux délicat s'enracinant facilement dans les substrats mous (sable, vase, tourbe) et produisant des nodosités mycorrhizales complexes. Le nombre chromosomique est $2n = 24$, constitution diploïde standard (Hostrup and Wiegler, 1991; Paradis and Pozzo di Borgo, 2000.).

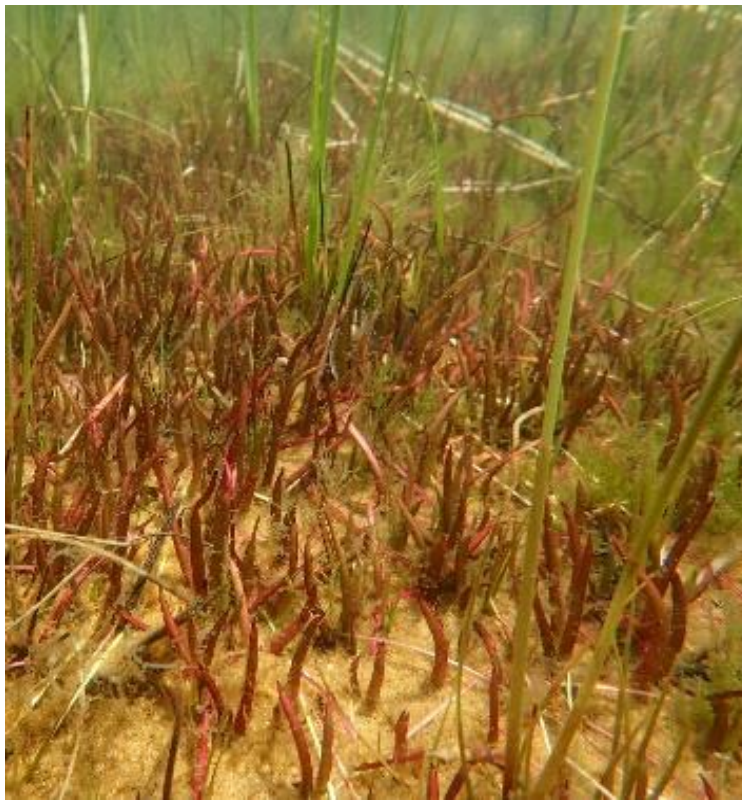


Figure 22 *Littorella uniflora* © Aurélien Jamoneau

L. uniflora présente un système reproductif avec dimorphisme sexuel prononcé : la plante est monoïque (fleurs mâles et femelles sur le même individu mais spatialement séparées), avec floraison strictement dépendante de l'émersion. Seules les plantes dont la majorité des rosettes émerge au-dessus du niveau d'eau estival produisent fleurs et fruits ; les populations restant submergées en permanence fleurissent très rarement (Robe and Griffiths, 1992). L'inflorescence mâle consiste en une fleur solitaire, terminale, pédiculée sur un pédoncule filiforme (6-8 mm), présentant souvent 1-2 bractées scarieuses réduites. La fleur mâle mesure 6-8 mm avec une morphologie urcéolée. Le périanthe mâle comprend quatre sépales membraneux brun pâle (2,5-4,0 mm). L'androcée est extrêmement proéminent, composé de quatre étamines avec des anthères exsertes (i.e. dépassant nettement l'enveloppe florale) et une pollinisation exclusivement anémophile. Les fleurs femelles sont sessiles ou subsessiles, généralement solitaires, positionnées à la base du pédoncule mâle. Le fruit résultant est un akène cylindrique (2-3 mm), dur et indéhiscent. La phénologie florale s'étend de mai à août et la maturation des fruits de juillet à septembre. Un trait remarquable est que les graines germent fréquemment alors qu'elles sont toujours attachées au péricarpe de la plante mère (germination *in situ*), limitant la dispersion réelle (Arts and Van Der Heijden, 1990). Les taux de germination demeurent modérés (~13 %), la dispersion est hydrochore (dominante), épizoochore (adhésion aux appendices animaux) et barochore (mineure).

Géographiquement, *L. uniflora* possède une aire paléarctique occidentale s'étendant de l'Islande et des îles Féroé jusqu'à la Méditerranée occidentale (Portugal, Madère, Italie, Sardaigne). En Europe, l'espèce est largement distribuée du nord (Islande, Scandinavie, Îles Britanniques, Irlande) au sud (Méditerranée), avec une présence documentée dans les régions tempérées atlantiques et continentales, y compris en France où elle demeure fragmentée (Bretagne, Pays-de-la-Loire, Limousin,

Auvergne, centre-est). En Amérique du Nord, la sous-espèce *L. uniflora* var. *americana* s'étend du Canada oriental au nord de l'État de New York, Wisconsin et Minnesota (Figure 23).

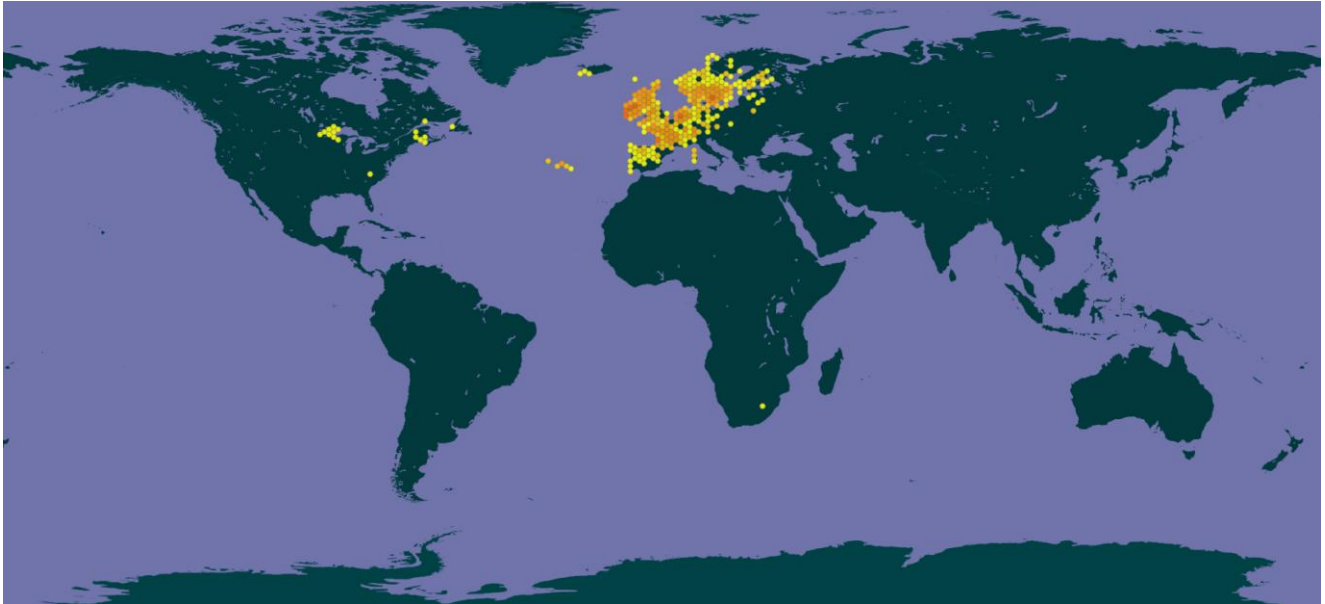


Figure 23 Carte des observations de *Littorella uniflora* de 2001 à 2026
© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *L. uniflora* occupe une niche écologique étroite des lacs dulçaquicoles oligotrophes à mésotrophes, aux rivières lentes, tourbières et mares permanentes. L'habitat préférentiel comprend les rives sableuses, graveleuses ou tourbeuses exposées de façon intermittente. L'espèce accepte une large gamme de substrats mais préfère les substrats meubles permettant un enracinement facile. Sur le plan physico-chimique, *L. uniflora* est une espèce spécialiste des conditions oligotrophes à mésotrophes extrêmes : pH préférentiel 4,5-6,5, eaux « molles » avec conductivité <100-150 $\mu\text{S}/\text{cm}$ et très basses concentrations en phosphore et azote inorganique (Farmer and Spence, 1986). L'espèce démontre une grande amplitude de tolérance comparée à d'autres isoétides, possédant une flexibilité écophysologique remarquable. Elle s'établit aux côtés d'assemblages caractéristiques (*Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris*, *Subularia aquatica*) formant les communautés de l'ordre des *Littorelletalia*. Génétiquement, les données de structure population demeurent limitées.

Littorella uniflora est classée Préoccupation mineure (LC) à l'échelle globale mais montre des déclin régionaux marqués liés à la dégradation d'habitats oligotrophes et à l'eutrophisation résultant de changements d'usage des terres et de dépôts azotés atmosphériques. Les analyses sur un large échantillon de lacs ont montré que l'eutrophisation, plutôt que l'acidification, est fortement associée à la disparition de *L. uniflora*, confirmant que les modifications hydrologiques et l'enrichissement en nutriments affectent sa distribution (Pedersen et al., 2006). De plus, des études physiologiques indiquent que l'augmentation de nitrates dans l'eau eutrophe peut réduire la performance de croissance de l'espèce, suggérant un lien direct avec la pression anthropique sur les systèmes oligotrophes (Robe and Griffiths, 1994).

L. uniflora est une composante caractéristique des eaux oligotrophes très peu minéralisées (habitat *Littorelletea uniflorae*), végétations aux services écosystémiques importants en tant qu'indicateurs de faibles concentration en nutriments et support de communautés littorales spécialisées. Ces habitats sont reconnus comme rares et sensibles dans l'Union européenne

6. *Lobelia dortmanna* L., 1753

L. dortmanna est une hémicryptophyte aquatique pérenne de la famille des *Campanulaceae*, caractérisée par un port de type isoétide (Linné, 1753). Elle forme une rosette basale submergée de feuilles linéaires, charnues, réduites, mesurant 2-9 cm de longueur et 2-4 mm de largeur, chacune avec deux canaux aériens longitudinaux continus (caractère diagnostique du genre). Les feuilles se recourbent légèrement près de l'apex arrondi. D'une rosette basale émerge une tige florale dressée, creuse, pouvant dépasser 1 m de longueur, portant une grappe florale peu fleurie (Farmer, 1990; Sand-Jensen et al., 1982) (Figure 24).

Le système racinaire est particulièrement développé et constitue ~50% de la biomasse totale, doté de lacunes aérifères continues. Contrairement à la plupart des autres isoétides, *L. dortmanna* n'utilise pas le métabolisme CAM mais utilise efficacement le CO₂ du sédiment via ses racines (Sand-Jensen et al., 1982). L'espèce se reproduit principalement par autofécondation cléistogame, pouvant même fleurir et produire des graines en conditions totalement submergées (Farmer, 1990).

L. dortmanna se reproduit principalement par reproduction sexuée. L'inflorescence consiste en une tige florale dressée, creuse, rougeâtre, sans feuilles, mesurant typiquement 70-200 cm selon conditions environnementales, bien que généralement plus courte (15-50 cm) en conditions naturelles (Farmer and Spence, 1986). Elle porte généralement 1-10 fleurs espacées en racèmes simple. Les fleurs sont petites, tubuleuses (1-2 cm), avec une corolle à cinq lobes blanc pâle, rose pâle ou bleu pâle. La phénologie florale s'étend de juin à octobre, avec un pic généralement en juillet-août. La fructification s'amorce dès juillet jusqu'à septembre, libérant les capsules contenant de nombreuses graines minuscules. La production de graines varie selon la profondeur de l'eau : les plants en eau profonde produisent considérablement moins de fleurs et fruits que ceux en eau peu profonde (Farmer and Spence, 1986). Les graines demeurent viables durant au moins 30 ans en banques de graines sédimentaire. La pollinisation est généralement autogame.



Figure 24 A) *Lobelia dortmanna* en fleur ©Jan Van Uytvanck B) *Lobelia dortmanna* - feuilles © Aurélien Jamoneau

Géographiquement, *L. dortmanna* possède une distribution circumboréale amphi-atlantique. En Amérique du Nord, l'espèce est présente du Canada oriental (Terre-Neuve-Labrador, Québec, Ontario) jusqu'au nord-est des États-Unis (État de New York, Wisconsin, Minnesota). En Europe, l'aire de répartition s'étend de la Scandinavie (Norvège, Suède, Finlande) à travers les pays baltes, le Danemark, les Pays-Bas, la Belgique, les îles Britanniques et l'Irlande, jusqu'aux populations atlantiques françaises qui constituent la limite méridionale de l'espèce en Europe. Cette distribution reflète une association forte aux régions atlantiques et boréales, préférentiellement dans les zones anciennement englacées du Pléistocène (Figure 25).

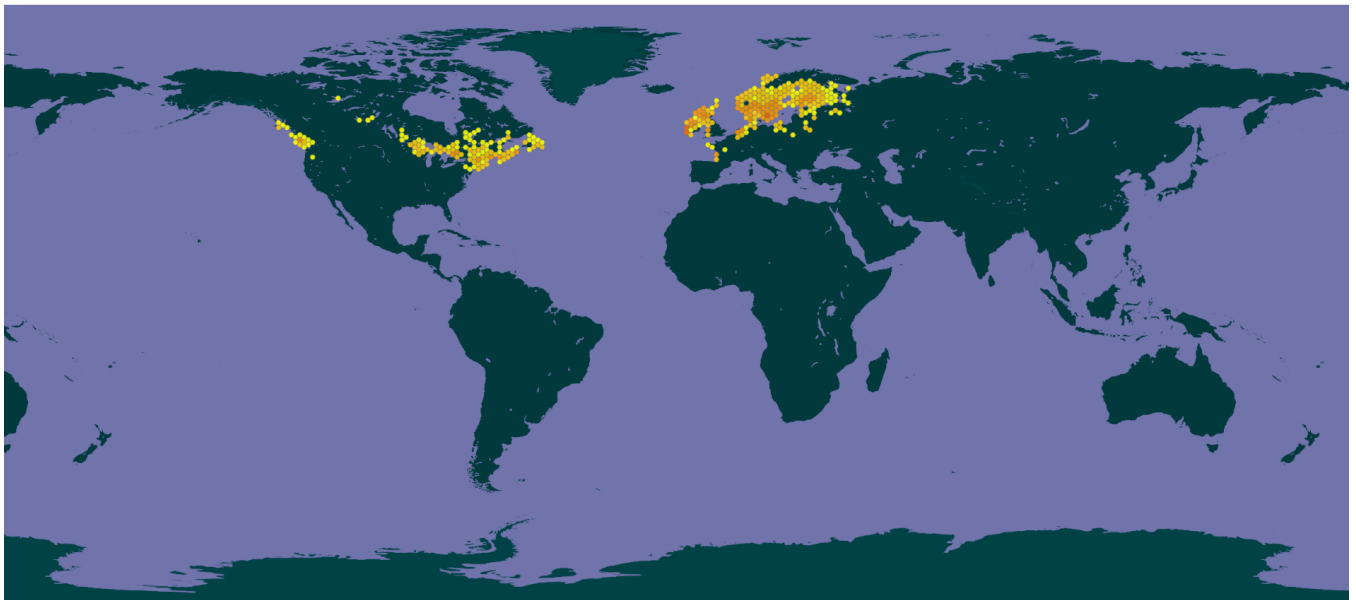


Figure 25 Carte des observations de *Lobelia dortmanna* de 2000 à 2025
 © OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *L. dortmanna* occupe une niche étroite, strictement limitée aux lacs dulçaquicoles oligotrophes et mésotrophes à très basses concentrations en nutriments. Elle préfère les eaux « molles » avec des concentrations minérales basses, un pH acide à légèrement alcalins (5,5-8,0). Ses substrats préférés incluent les dépôts sablonneux, graveleux ou vaseux fins. La profondeur optimale s'étend de 0 à ~2 mètres, plus communément 0-1 m. L'espèce croît très lentement (ratio production sur biomasse moyenne, ratio P:B, = 0,64, le plus lent des macrophytes vasculaires aquatiques tempérées ; (Sand-Jensen, 1977; Sand-Jensen and Søndergaard, 1981). *L. dortmanna* se caractérise par une compétitivité extrêmement faible et une incapacité à tolérer l'ombrage ou l'envasement, la rendant sensible aux modifications trophiques et à l'augmentation de la turbidité (Guitton, 2007). L'ombrage compétitif par le phytoplancton accru représente une limitation écologique primaire dans les lacs mésotrophes (Farmer, 1990). La sensibilité remarquable à l'appauvrissement en oxygène sédimentaire suite à l'enrichissement organique a été récemment documentée (Møller and Sand-Jensen, 2011). L'espèce fonctionne comme indicateur diagnostique de communautés oligotrophes intactes.

Génétiquement, le nombre chromosomique est insuffisamment documenté. Les interactions mycorhiziennes avec champignons symbiotiques pourraient jouer rôle adaptatif critique en sédiments pauvres nutriments (Nielsen et al., 2004).

Sur le plan de la conservation, *L. dortmanna* est classée en Préoccupation Mineure (LC) par l'UICN mais sa rareté et sa vulnérabilité varient régionalement. Elle est protégée légalement en France et classée en danger (EN) en Aquitaine (Leblond and Caze, 2018). Les menaces majeures incluent l'eutrophisation, l'acidification des lacs, les modifications hydrologiques, la dystrophisation, l'augmentation de l'ombrage compétitif et la compétition avec des macrophytes exogènes. La conservation doit se focaliser sur la protection des habitats oligotrophes, le maintien des régimes hydrologiques naturels et la réduction des apports nutriments.

7. *Myriophyllum alterniflorum* DC., 1815

M. alterniflorum est une herbacée aquatique annuelle ou pérenne entièrement aquatique monoïque de la famille des *Haloragaceae*, formant généralement des peuplements denses (Lamarck et al., 1815). Les tiges demeurent non spécialisées, flottantes à submergées, pouvant atteindre 2,5 m de longueur selon les conditions environnementales (Scribailo and Alix, 2006). L'espèce se présente comme une plante grêle et délicate, caractérisée par un système racinaire peu développé assurant ancrage dans les sédiments des eaux peu profondes. Les feuilles submergées sont disposées en verticilles de 3 à 5 (généralement 4), alternées le long tige, constituées de 8 à 18 segments capillaires mous (pinnatipartites), mesurant typiquement moins de 1 cm de longueur. Ces segments très fins améliorent les échanges gazeux et capturent la lumière sous l'eau. La taille foliaire demeure extrêmement plastique, reflétant des adaptations locales plutôt que des populations génétiquement distinctes (Aiken, 1981). Les formes des eaux peu profondes et claires présentent généralement des feuilles plus courtes (3-8 mm) avec des internoeuds raccourcis (2-8 mm), tandis que formes profondes développent des feuilles plus allongées (8-26 mm) (Figure 26).



Figure 26 *Myriophyllum alterniflorum* © Aurélien Jamoneau

L'inflorescence de *M. alterniflorum* est aérienne et émergente, se redressant à surface de l'eau, avec des feuilles caulinaires fortement réduites. L'épis court (généralement 0,5-3 cm), souvent incliné, porte la caractéristique majeure de l'alternance des fleurs le long axe, trait diagnostique de l'espèce (Scribailo and Alix, 2006). Les fleurs sont petites, très réduites (<1,5-2 mm), jaunâtres striées de rouge, largement espacées avec une majorité orienté d'un seul côté de l'axe floral. L'espèce est monoïque : les fleurs femelles occupent les positions inférieures avec un périanthe réduit, des pétales avortés et un ovaire supère avec un stigmate pourpre proéminent ; les fleurs mâles supérieures portent typiquement 4

étamines avec des anthères exsertées. Le fruit constitue un méricarpe dur, très petit, conique et tronqué (1,5-2,0 mm), se divisant en quatre parties à maturité avec des ridges verticales de projections ou des crochets épais sur surface extérieure.

M. alterniflorum se reproduit à la fois par reproduction sexuée et asexuée. La reproduction sexuée est principalement réalisée par pollinisation anémophile (vent) lorsque les fleurs sont émergées (Harris et al., 1992). L'espèce fleurit en eau peu profonde en milieu d'été (juin-juillet), produisant des fleurs anémophiles sur épis souvent insuffisamment émergés (Preston et al., 2014). La phénologie florale et fructifère s'étend d'avril à septembre en région tempérée. Les études génétiques révèlent une allogamie fréquente, i.e. la reproduction sexuée via des croisements aléatoires est commune dans les populations (Harris et al., 1992). Une étude récente sur 11 populations du plateau ibérique a révélé une diversité génétique élevée avec 142 génotypes distincts chez 142 individus, tous population-spécifiques, démontrant une faible connectivité génétique entre populations (García-Girón et al., 2019). Cette différenciation génétique contraste remarquablement avec les espèces de *Myriophyllum* invasives qui dépendent amplement de propagation asexuée par fragmentation. Les graines sont dispersées principalement par hydrochorie, parfois facilitées par le transport externe sur les oiseaux aquatiques ou les flux hydrologiques entre les bassins.

Géographiquement, *M. alterniflorum* possède une distribution circumboréale amphi-atlantique bien documentée. En Amérique du Nord, l'espèce est distribuée du Groenland et Saint-Pierre-et-Miquelon à travers le Canada (Manitoba, Nouveau-Brunswick, Terre-Neuve, Territoires du Nord-Ouest, Nouvelle-Écosse, Ontario, Québec, Saskatchewan) et le nord des États-Unis (Alaska, Connecticut, Maine, Massachusetts, Michigan, Minnesota, New Hampshire, New York, Rhode Island, Vermont, Wisconsin). En Europe, l'espèce s'étend de la Scandinavie jusqu'à la Russie occidentale, avec présence une fragmentée en France (Bretagne, Pays-de-la-Loire, centre-ouest) et une distribution éparse dans les régions tempérées et méditerranéennes (Grèce, Turquie) (Aiken, 1981). Cette distribution amphi-atlantique et boréale reflète des processus biogéographiques anciens liés aux cycles glaciaires et aux corridors postglaciaires (Figure 27).

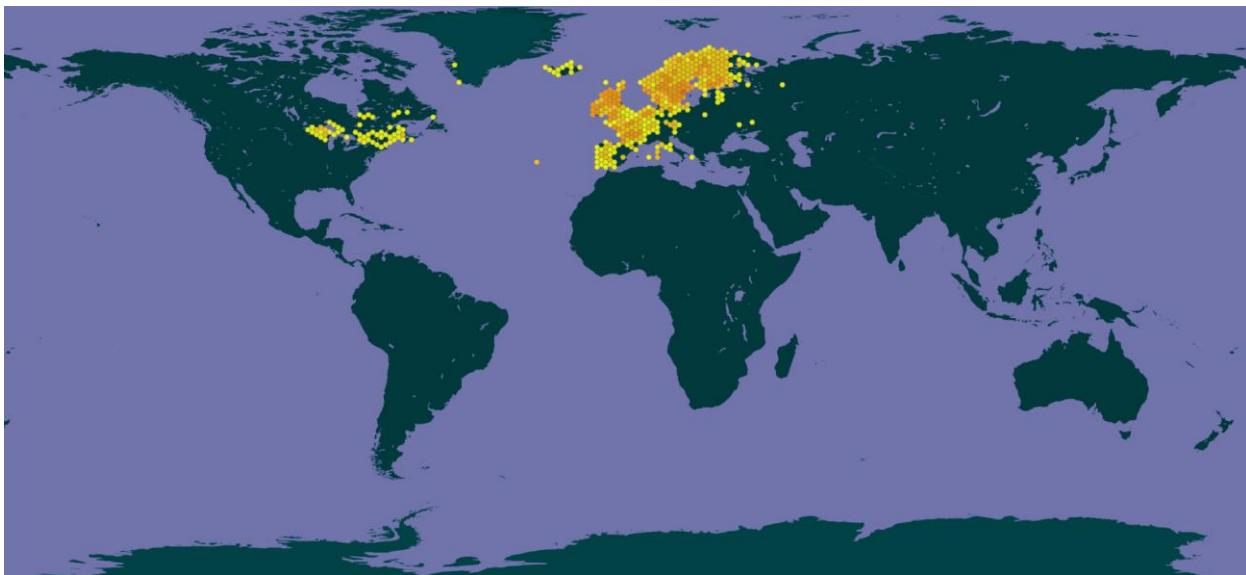


Figure 27 Carte des observations de *Myriophyllum alterniflorum* de 2001 à 2025
© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *M. alterniflorum* occupe une niche écologique étroite caractérisée par des eaux peu profondes (30-300 cm), molles, oligotrophes, peu minéralisées, légèrement acides à neutres et claires. L'espèce est caractéristique de l'ordre du *Littorelletalia*, occupant aussi bien les milieux stagnants (lacs, mares, étangs) que lotiques (rivières courantes), où elle préfère les sites riches en oxygène dissous (Chytrý et al., 2020; Haurý et al., 2006; Sattler and Poschlod, 2023). Elle colonise préférentiellement des substrats sablonneux, graveleux ou limoneux fin, souvent riches en tourbe (Preston et al., 2014).

Génétiquement, *M. alterniflorum* présente un caryotype de $2n = 14$. Les études microsatellites révèlent une diversité génétique élevée au sein des populations, avec tous les génotypes demeurant population-spécifiques et reflétant un taux élevé de recombinaison dû à la reproduction sexuée fréquente (Garcia-Murillo et al., 2025).

Sur le plan de la conservation, *M. alterniflorum* est classée comme Préoccupation Mineure (LC) par l'UICN. Cependant, son statut varie considérablement à l'échelle régionale : l'espèce est considérée comme en Danger Critique (CR) en Allemagne et dans plusieurs régions nord-américaines (Canada, états du nord-est), tandis qu'elle demeure plus abondante en Scandinavie (Sattler and Poschlod, 2023). L'acidification et l'eutrophisation constituent les principaux facteurs de déclin, particulièrement dans les lacs d'Europe centrale où l'augmentation des nutriments et de la conductivité favorise la compétition avec des macrophytes plus tolérantes (Brandrud and Johansen, 1994). Les modifications du régime hydrologique naturel et le drainage des habitats accentuent cette vulnérabilité.

8. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1840

P. australis est une grande graminée héliophyte robuste et pérenne de la famille des *Poaceae*, pouvant atteindre 1,5-6 mètres de hauteur selon les conditions environnementales (Lamarck et al., 1815; Packer et al., 2017). L'espèce se caractérise par un système racinaire exceptionnellement développé composé de rhizomes horizontaux lignifiés (jusqu'à 3 cm de large) et verticaux (1,5 cm de large) richement pourvus d'aérenchyme, permettant la colonisation efficace de sédiments anaérobies. Cette masse rhizomateuse forme un réseau dense pénétrant jusqu'à 1,5 m de profondeur, tandis que les racines adventives (2-4 mm) peuvent s'enfoncer jusqu'à 4 m, assurant un ancrage puissant des berges et la stabilisation des vasières. Les stolons individuels possèdent une capacité de croissance remarquable, s'étendant sur plus de 10 m et générant jusqu'à 70 pousses par stolon, contribuant à la formation de peuplements monospécifiques étendus (Figure 28).



Figure 28 *Phragmites australis* © Aurélien Jamoneau

Les tiges démontrent une rigidité remarquable avec un diamètre allant jusqu'à 2,5 cm et de nombreux nœuds et internœuds creux. Les feuilles sont alternes, larges pour une *Poaceae*, généralement plates, mesurant 20-70 cm longueur et 1-5 cm de largeur (Packer et al., 2017). Les feuilles sont généralement glauques et parfois scabres aux bords. Des auricules ailées proéminentes sont présentes à jonction lame-gaine. La ligule est réduite à une rangée de poils courts (~1,5 mm), ciliée.

L'inflorescence de *P. australis* est constituée d'une panicule simple caractéristique, soyeuse et plumeuse (15-60 cm), composée de nombreuses ramifications portant des épillets allongés (10-18 mm) et comprenant plusieurs fleurs fertiles. Cette panicule, généralement brun-pourpre, produit entre 500 et 2000 graines par inflorescence, bien que la viabilité des graines soit généralement basse mais variable (Packer et al., 2017). La pollinisation est anémogame, typique des *Poaceae*, facilitée par des panicules aériennes permettant une dispersion efficace du pollen (Packer et al., 2017). Les fleurs s'épanouissent d'août à septembre. Les graines sont légères, brunes à grisâtres, d'environ 6-8 mm de long, présentant une apparence duveteuse en raison de poils soyeux persistants facilitant leur dispersion anémochore.

P. australis présente une biologie reproductive mixte remarquablement efficace combinant reproduction sexuée et asexuée. La reproduction asexuée par propagation de rhizomes horizontaux et stolons est extrêmement efficace, permettant à un clone donné de s'étendre latéralement de 1-2 m par an ou plus en conditions favorables (Packer et al., 2017). La dispersion de fragments rhizomes constituent une source importante d'établissement végétatif. La reproduction sexuée par graines demeure possible chaque année et constitue un mécanisme d'établissement sur les nouveaux sites (Čuda et al., 2021). Les graines sont dispersées le par vent (anémochorie) et parfois par l'eau (hydrochorie).

Géographiquement, *P. australis* possède une distribution cosmopolite fortement concentrée dans les régions tempérées et subtropicales, absente uniquement de l'Antarctique. En Europe, l'espèce est indigène et largement distribuée (Figure 29). En Amérique du Nord, *P. australis* est également indigène, avec au moins 11 haplotypes natifs documentés (Saltonstall, 2002), mais s'étend rapidement et est considérée comme invasive dans les populations de l'est des États-Unis. Le type non-natif européen (*P. australis* subsp. *australis*) a probablement été introduit en Amérique du Nord au XIXe siècle via le ballast de navires commerciaux (Saltonstall et al., 2004). L'haplotype non-natif domine le long de la côte atlantique et dans la région des Grands Lacs. En Amérique du Nord occidentale, l'haplotype non-natif devient commun le long des routes et des cours d'eau en zones urbaines, tandis que les haplotypes natifs demeurent dominants dans les milieux non perturbés.

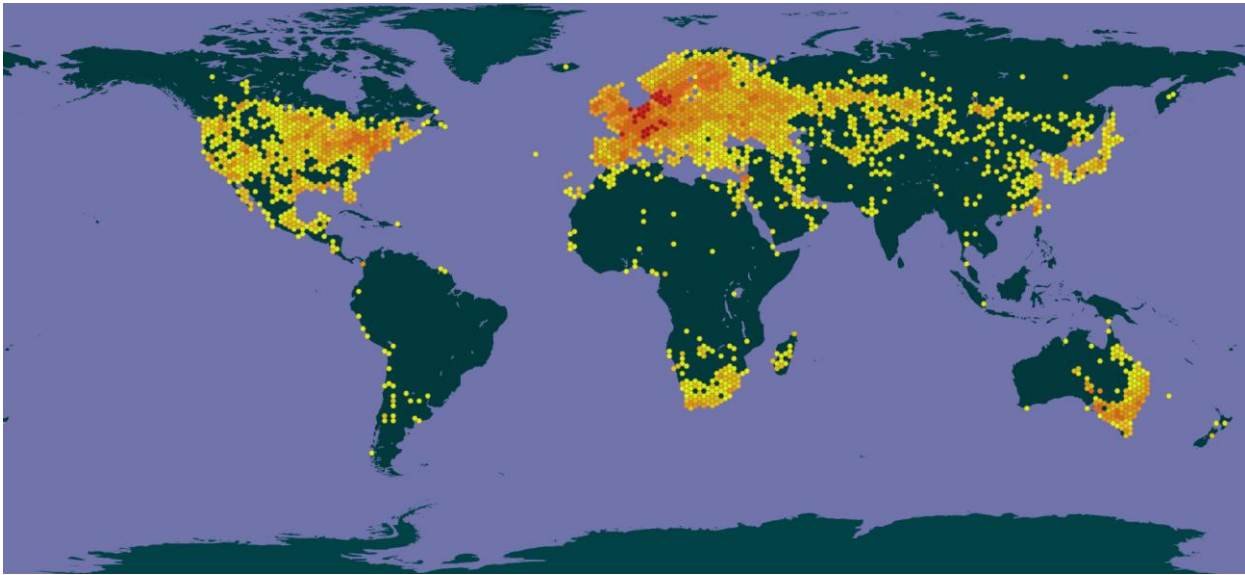


Figure 29 Carte des observations de *Phragmites australis* de 2000 à 2026
© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *P. australis* occupe une grande variété d'habitats aquatiques et semi-aquatiques, des eaux douces à saumâtres, tolérant une large gamme de salinité, de pH et de compositions de sol. L'espèce occupe les rives des lacs et des fluves, les marais, les fossés, les estuaires peu profonds et les prairies humides (Packer et al., 2017). Elle croît dans des eaux jusqu'à 1 m de profondeur et démontre une remarquable tolérance aux inondations fréquentes et prolongées, aux sécheresses saisonnières et à une luminosité complète à partielle. La croissance est particulièrement robuste en conditions d'azote élevé (Kettenring et al., 2011).

Génétiquement, *P. australis* est caractérisée par une forte diversité intraspécifique, avec des différences génétiques marquées entre lignées régionales et une variation du nombre chromosomique ($2n = 24$ pour les diploïdes, polyploïdie rapportée dans certaines populations). Des zones d'hybridation existent entre types natifs et introduits, générant une structure génétique complexe (Lambertini et al., 2012; Saltonstall, 2002).

Sur plan de la conservation, *P. australis* est généralement classée comme Préoccupation Mineure (LC) par l'UICN, étant très commune et souvent dominante dans de nombreux habitats humides (Packer et al., 2017). Cependant, les types non-natifs constituent une menace sérieuse à la biodiversité indigène, remplaçant les espèces natives et réduisant les populations faunistiques (Uddin and Robinson, 2017). *P. australis* est classée comme espèce invasive dans plusieurs juridictions nord-américaines. Une

stratégie gestion visant protéger les composantes génétiques natives tout en contrôlant l'expansion invasive demeure essentielle.

9. *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla, 1888

S. pungens est une herbacée aquatique vivace de la famille des *Cyperaceae*, caractérisée par un système rhizomateux ferme à dur, généralement vertical ou légèrement incliné, mesurant 1-6 mm de diamètre (Galen Smith, 1993). Les tiges (chaumes) sont dressées, nettement trigones en section transversale, de 0,1 à 2 m de hauteur (typiquement 30-80 cm) (Figure 30), avec des côtés convexes à concaves vers la base puis profondément concaves à plats vers l'apex. L'intérieur est blanc-spongieux, riche en aérénchyme fonctionnel permettant les échanges gazeux vers les racines anaérobies. Les feuilles basales possèdent des gaines membraneuses et des ligules bifides (1 mm), avec des limbes linéaires, glabres, vert clair à bleuâtre, mesurant 5-75 cm de longueur.



Figure 30 *Schoenoplectus pungens* © MNHN - CBNBP

L'inflorescence de *S. pungens* est caractérisée par une architecture distinctive appelée inflorescence en capitule (Figure 30). Elle consiste en un groupe terminal compact et sessile de 1-5(-10) épillets (généralement 1-5), mesurant 5-23 × 3-5(-7) mm, ovoïdes à allongés, subtendus par une bractée proximale dressée ressemblant à la continuité de la tige et mesurant (1-)3-20 cm de long (Galen Smith, 1993). Les épillets sont sessiles ou brièvement pédonculés, compacts et densément fleuris, brun à brun rougeâtre. Les écailles florales sont variables en coloration, généralement orange-brun, rouge-brun ou pourpre-brun à couleur paille, souvent linéolées-tachetées, mesurant 3,5-6 × 2-3 mm. Les fruits sont des akènes petits, bruns, lenticulaires à biconvexes ou trigones comprimés, obovoïdes, mesurant (2-

)2,5-3,5 × 1,3-2,3 mm avec bec court de 0,1-0,5 mm de longueur (Albert et al., 2013). À la base de chaque akène se trouvent 4-8 soies barbelées brun clair, généralement plus courtes que l'akène.

Schoenoplectus pungens présente une reproduction mixte, bien que la dynamique de ses peuplements repose quasi exclusivement sur la multiplication végétative par rhizomes (Albert et al., 2013). La floraison survient entre juillet et septembre et la pollinisation est assurée par le vent, comme chez la plupart des *Cyperaceae*. Cependant, l'établissement par voie sexuée est extrêmement rare en conditions naturelles : la reproduction sexuée ne représenterait qu'environ 1 % du recrutement total (Albert et al., 2013). Cette prédominance massive de la reproduction clonale sur l'établissement par graines explique la faible diversité génétique observée et le maintien de peuplements stables par expansion rhizomatique plutôt que par brassage génétique (Giroux and Bédard, 1995).

Géographiquement, *S. pungens* possède une distribution circumboréale-cosmopolite s'étendant à travers le Paléarctique et le Néarctique. En Amérique du Nord, l'espèce est largement distribuée du Canada atlantique (Terre-Neuve et Labrador, Nouvelle-Écosse, Québec, Ontario) aux provinces de l'Ouest (Alberta, Colombie-Britannique, Saskatchewan, Manitoba) et jusqu'en Alaska, avec présence dans plus de 25 États-Unis. À l'échelle mondiale, *S. pungens* occupe également l'Europe (Grande-Bretagne, France, Allemagne, Scandinavie), l'Amérique centrale et du Sud tempérée, l'Australie, la Tasmanie et la Nouvelle-Zélande (Govaerts and Simpson, 2007) (Figure 31).

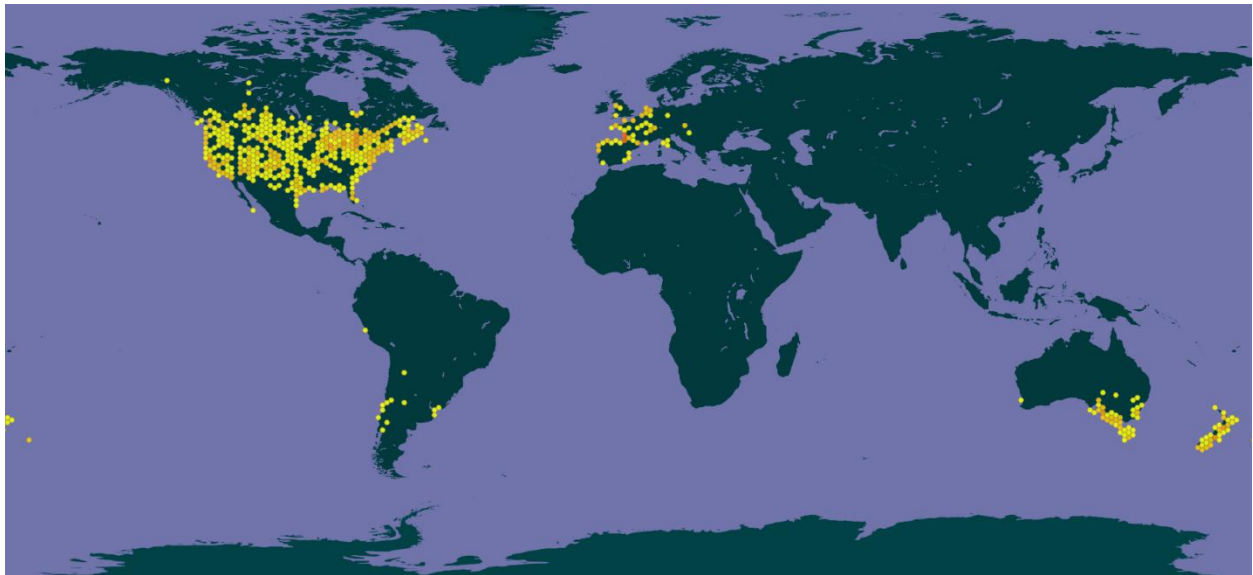


Figure 31 Carte des observations de *Schoenoplectus pungens* de 2001 à 2026
© OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF

Écologiquement, *S. pungens* occupe une niche écologique large incluant des lacs, des marais côtiers à saumâtres, des marais d'eau douce sous influence de la marée, des prairies humides, des lits de rivières rocaillieux, des mares et des fossés. L'espèce tolère ainsi une large gamme de salinité, de pH et de compositions de sol, croissant dans substrats allant de graviers grossiers à des argiles fines. L'espèce se rencontre dans des zones bien exposées au soleil, jusqu'à des profondeurs de 0,7 m environ, bien que certains peuplements puissent persister dans des eaux plus profondes (Galen Smith, 1993). L'espèce présente une plasticité morphologique en réponse à la profondeur de l'eau, se traduisant notamment par une augmentation de la hauteur des tiges le long des gradients d'immersion (Albert et al., 2013).

Génétiquement, *S. pungens* montre une variation chromosomique avec un nombre de chromosomes rapporté d'environ $2n = 74$, voire 78 chez certaines populations (Galen Smith, 1993). La variabilité génétique demeure peu étudiée comparativement à autres espèces de *Cyperaceae*. Des hybrides putatifs avec *S. americanus*, désignés *S. × contortus*, sont localement communs dans zones sympatrie, particulièrement en Nouvelle-Angleterre (Blum et al., 2005; Smith, 1995).

Le statut de menace de *S. pungens* à l'échelle mondiale est plutôt faible, l'espèce étant commune et largement distribuée. Cependant, dans certaines régions, particulièrement les populations côtières et les zones humides estuariennes, le déclin de l'habitat demeure problématique. En France, l'espèce est protégée régionalement en Basse-Normandie, Haute-Normandie et Poitou-Charentes, reflétant son statut de rareté dans certains contextes floristiques européens. En Nouvelle-Aquitaine l'espèce est considérée comme de Préoccupation Mineur (LC) bien que la responsabilité régionale soit considérée comme très forte pour ce taxon (Abadie et al., 2019).

10. Tableau récapitulatif

Tableau 1 Caractéristiques biologiques et écologiques des neuf espèces de macrophytes isoétides étudiées dans les lacs oligotrophes côtiers aquitains (habitat EU 3110). La phénologie, le système de reproduction, les modes de dispersion, la distribution et les exigences écologiques sont synthétisés pour chaque taxon. Les statuts de conservation sont issus de l'UICN et des listes régionales.

	<i>Baldellia ranunculoides</i> [BALRAN]	<i>Chara fragifera</i> [CHAFRA]	<i>Eleocharis multicaulis</i> [ELEMUL]	<i>Juncus bulbosus</i> [JUNBUL]	<i>Littorella uniflora</i> [LITUNI]	<i>Lobelia dortmanna</i> [LOBDOR]	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> [MYRALT]	<i>Phragmites australis</i> [PHRAUS]	<i>Schoenoplectus pungens</i> [SCHPUN]
Famille	Alismataceae	Characeae	Cyperaceae	Juncaceae	Plantaginaceae	Campanulaceae	Haloragaceae	Poaceae	Cyperaceae
2n / Ploïdie	2n = 14-30 ; polyploïde	NA	NA	2n = 20 ; tétraploïde documenté	2n = 24 ; diploïde	NA	2n = 14	2n = 24 ; polyploïdie partielle	2n ≈ 74-78 ; polyploïde
Forme de vie	Hémicryptophyte aquatique pérenne, 5-60 cm	Macro-algue, jusqu'à 120 cm	Hélophyte amphibie pérenne, 10- 40 cm	Hémicryptophyte pérenne, 5-30 cm	Hémicryptophyte pérenne, 3-12 cm	Hémicryptophyte aquatique pérenne, 15-50 cm	Herbacée aquatique annuelle/pérenne, jusqu'à 2,5 m	Graminée hélophyte robuste pérenne, 1,5- 6 m	Herbacée aquatique vivace, 30-80 cm
Phénologie	Mai - sept.	Mai - sept.	Mai - sept.	Juin - août	Mai - août	Juin - oct.	Avril - sept.	Août - sept.	Juil. - sept.
Pollinisation	Autogame entomogame	NA (monoïque)	Anémophile	Anémophile	Anémophile monoïque	Autogame cléistogame	Anémophile allogame	Anémogame	Anémophile
Reproduction	Sexuée + clonale (rhizomes)	Sexuée (oospores) + clonale (bulbilles)	Sexuée végétative (tallage)	Sexuée + clonale (bulbilles)	Clonale dominante (stolons) sexuée	Sexuée (graines viables >30 ans) ; pas de clonale	Sexuée (allogamie élevée) + fragmentation	Clonale très efficace (rhizomes, stolons) + sexuée	Clonale quasi exclusive (rhizomes, ~99%)
Dispersion	Hydrochorie, zoochorie	Hydrochorie, épizoochorie	Anémochorie, hydrochorie	Hydrochorie	Hydrochorie, épizoochorie	Hydrochorie	Hydrochorie, épizoochorie	Anémochorie, hydrochorie	Épizoochorie, hydrochorie
Distribution	Paléarctique occidentale	Ouest- européenne	Paléarctique occidentale, Atlantique	Paléarctique occidentale, Atlantique	Paléarctique occidentale	Circumboréale amphi-atlantique	Circumboréale amphi-atlantique	Cosmopolite	Circumboréale- cosmopolite
Écologie	Oligotrophe- mésotrophe, 0- 30 cm ; Littorelletalia	Oligotrophe- mésotrophe	pH 4,5-6,0 ; amphibie stricte ; oligotrophe	pH 4,5-6,5 ; <100 μS/cm ; oligotrophe strict	pH 4,5-6,5 ; oligotrophe- mésotrophe Littorelletea	pH 5,5-8,0 ; oligotrophe ; 0-2 m ; compétitivité faible	Oligotrophe, 30- 300 cm ; pH acide à neutre	Très large amplitude ; tolérance azote élevé	Large amplitude ; tolérance salinité et pH ; 0-0,7 m
Conservation	NT (UICN)	Déterminante ZNIEFF N-A	LC global ; déclins régionaux	LC global	LC global ; déclins régionaux	LC (UICN) ; EN Aquitaine ; protégée France	LC (UICN) ; CR en Allemagne	LC (UICN) ; invasif (Amérique du Nord)	LC (UICN) ; protégée régionalement France

Chapitre 3 : Diversité génétique des macrophytes aquatiques des lacs aquitains.

1. Introduction au chapitre

Les communautés d'isoétides des lacs et étangs du littoral Aquitain font face à des pressions anthropiques croissantes (eutrophisation, fragmentation de l'habitat, piétinement) qui ont entraîné des déclin démographiques au cours des dernières décennies. Ces lacs oligotrophes peu profonds abritent des communautés végétales spécifiques, incluant deux espèces d'isoétides protégées au niveau national (*Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*) ainsi que sept espèces de macrophytes accompagnatrices présentant diverses stratégies reproductives et capacités de dispersion. Comprendre la diversité génétique de ces espèces en contexte de dégradation environnementale est essentiel pour évaluer leur potentiel d'adaptation et orienter les stratégies de conservation.

Le premier objectif de cette thèse vise à établir l'état actuel de la diversité génétique et de la structure des populations de macrophytes dans ce réseau lacustre. Plus spécifiquement, nous cherchons à identifier quels processus (histoire démographique, stress environnemental et traits fonctionnels) façonnent les patrons de diversité génétique observés. Nous émettons l'hypothèse que les populations des lacs les plus environnementalement dégradés ou géographiquement isolés présenteront une diversité génétique réduite en raison d'effets de goulot d'étranglement et de dérive génétique accrue.

Pour répondre à cette question, nous avons développé une approche multi-espèces comparative permettant d'évaluer simultanément la diversité génétique de neuf espèces de macrophytes co-occurentes à travers cinq lacs du système aquitain. Cette approche présente l'avantage de révéler des patrons génétiques à l'échelle de la communauté tout en permettant d'identifier les réponses spécifiques liées aux traits d'histoire de vie. Le développement de marqueurs microsatellites espèce-spécifiques par séquençage Illumina a permis d'obtenir des données génétiques de haute qualité pour l'ensemble des espèces étudiées, incluant des espèces polyploïdes rarement étudiées en génétique des populations comme *Baldellia ranunculoides* et *Littorella uniflora*.

Ce premier chapitre présente les résultats de cette analyse génétique multi-espèces sous la forme d'un article scientifique publié dans Conservation Genetics (Debailleul et al., 2026).

2. Résumé en français

a. Contexte et objectifs.

Les écosystèmes lacustres peu profonds représentent des habitats particulièrement vulnérables en raison de leur sensibilité aux changements environnementaux et de leur rôle de refuge pour des communautés végétales aquatiques spécialisées. Cette étude examine les patrons de diversité génétique de neuf espèces de macrophytes à travers cinq lacs oligotrophes peu profonds du littoral aquitain, incluant deux espèces d'isoétides menacées (*Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*), toutes deux protégées au niveau national français et inscrites sur les listes rouges régionales. Sept espèces accompagnatrices présentant des traits d'histoire de vie contrastés ont également été étudiées : *Baldellia ranunculoides* (amphibie), *Juncus bulbosus* (amphibie), *Myriophyllum alterniflorum* (hydrophyte), *Chara fragifera* (charophyte, hydrophyte), *Eleocharis multicaulis* (hélrophyte), *Phragmites australis* (hélrophyte) et *Schoenoplectus pungens* (hélrophyte). L'objectif principal était de

caractériser la diversité génétique et la structure des populations en relation avec la rareté des espèces, les caractéristiques des lacs et les variables environnementales.

b. Méthodologie.

L'échantillonnage a été réalisé au printemps et en été 2021-2023 sur six stations par lac (30 stations au total) réparties le long des rives des cinq lacs d'étude : Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse et l'Étang Blanc. Pour chaque espèce, jusqu'à 15 individus par station ont été prélevés (3126 échantillons au total). Des marqueurs microsatellites espèce-spécifiques ont été développés via séquençage aléatoire du génome complet à faible couverture, avec détection des microsatellites et design de primers réalisés par QDD v3.1.2. Entre 16 et 42 loci polymorphes ont été retenus par espèce après filtrage rigoureux. Le génotypage a été effectué par PCR multiplexées suivies de séquençage Illumina NextSeq2000. Les génotypes clonaux ont été identifiés par calcul de distances alléliques entre échantillons, et seul un représentant par génotype multilocus a été conservé par lac pour les analyses (correction clonale). La structure génétique des populations a été analysée avec STRUCTURE v2.3.4, et la diversité génétique évaluée via l'hétérozygotie attendue (H_e), la richesse allélique (AR) et la différenciation génétique (F_{ST}) calculées avec SPAGeDi. Des modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour tester les effets de l'identité des espèces, des traits fonctionnels, de la rareté régionale des espèces, et des caractéristiques des lacs (superficie du bassin-versant, taille du lac, composantes principales des paramètres physicochimiques) sur les métriques génétiques.

c. Résultats principaux.

L'analyse a révélé quatre patrons majeurs. Premièrement, une relation positive significative entre la rareté des espèces à l'échelle régionale et leur diversité génétique, reflétant probablement des processus démographiques contemporains et historiques. Les espèces communes comme *P. australis* ($H_e = 0,74$) et *B. ranunculoides* ($H_e = 0,51$) présentent une diversité génétique élevée, tandis que les espèces plus rares comme *S. pungens* ($H_e = 0,20$) et *C. fragifera* ($H_e = 0,20$) montrent une diversité réduite. *L. dortmanna*, malgré son statut de protection, ne présente pratiquement pas de variation génétique détectable ($H_e < 0,05$). L'exception notable de *S. pungens*, qui présente une faible diversité génétique malgré sa relative abondance, suggère un décalage temporel entre les changements démographiques et les réponses génétiques ou un statut d'indigénat encore incertain.

Deuxièmement, une différenciation génétique remarquablement élevée a été observée à travers toutes les espèces ($F_{ST} = 0,26-0,27$), avec des valeurs 3 à 10 fois supérieures à celles typiquement rapportées pour les plantes aquatiques et comparables à celles d'espèces terrestres spécialistes. Cette forte structuration génétique indique un flux génique extrêmement limité entre les populations lacustres malgré leur proximité géographique (10-50 km). Les analyses STRUCTURE ont révélé des patrons contrastés : six espèces présentent une structure génétique prononcée avec clusters organisés selon les lacs (structure tri-partite pour *J. bulbosus*, *M. alterniflorum*, *P. australis* et *S. pungens*) ou selon des groupements régionaux (structure à quatre clusters pour *C. fragifera* et *B. ranunculoides*), une espèce (*L. uniflora*) montre une variation génétique continue suggérant un isolement par distance, et deux espèces (*E. multicaulis* et *L. dortmanna*) ne présentent aucune structure détectable.

Troisièmement, les variables environnementales influencent significativement les paramètres génétiques. La superficie du bassin versant montre un effet positif sur l'hétérozygotie et la richesse allélique, tandis que la qualité de l'eau (eutrophisation, perturbation) constitue un prédicteur clé de la

différenciation génétique. Les lacs dégradés comme l'Étang Blanc présentent la différenciation génétique la plus élevée ($F_{ST} = 0,41$) et la diversité génétique la plus faible ($H_e = 0,39$).

Quatrièmement, les taux de clonalité augmentent dans les lacs dégradés, suggérant une réponse plastique adaptative au stress environnemental. *P. australis* (0,80) et *S. pungens* (0,72) montrent les taux de clonalité les plus élevés, tandis que *B. ranunculoides* (0,02) présente une reproduction principalement sexuée. La clonalité est positivement corrélée avec la superficie du bassin versant, le gradient d'eutrophisation et la disponibilité en phosphore, indiquant que les environnements plus stressés favorisent les stratégies de reproduction végétative.

d. Implications pour la conservation.

L'identification de génotypes clonaux et leur prise en compte dans l'analyse de diversité a amplifié les contrastes génétiques entre espèces, confirmant que les résultats reflètent la variation évolutive plutôt que la propagation clonale locale. Les espèces menacées présentent une diversité génétique plus faible et une clonalité plus élevée, particulièrement dans les lacs dégradés. *L. dortmanna* est essentiellement monomorphe à travers toutes les populations étudiées, suggérant une forte vulnérabilité génétique.

L'analyse multi-espèces révèle des réponses génétiques fortement différenciées aux conditions lacustres : tandis que *B. ranunculoides* maintient une diversité génétique élevée et une structure génétique modérée même dans les lacs dégradés, *P. australis* présente une clonalité extrême et *L. dortmanna* une absence quasi-complète de variation. Cette hétérogénéité des réponses montre que les conclusions basées sur une seule espèce seraient non représentatives des patrons génétiques communautaires. Ces observations soulignent l'importance d'approches multi-espèces pour évaluer la santé génétique des écosystèmes.

Les stratégies de conservation devraient mettre l'accent sur le maintien de la connectivité hydrologique entre les systèmes lacustres pour faciliter le flux génique, tout en reconnaissant que les espèces présentant une forte structuration génétique (comme *P. australis*, *C. fragifera*) devraient être gérées comme des unités de conservation distinctes à l'échelle du lac. Cette approche multi-espèces fournit des perspectives essentielles pour développer des stratégies de conservation efficaces qui abordent à la fois les facteurs naturels et anthropiques de variation génétique dans ces écosystèmes d'eau douce sensibles.

Le contenu de ce chapitre est issu de l'article : " Debailleul, E-M., Jamoneau, A. & Lepais, O. Genetic diversity of aquatic macrophytes in Aquitaine lakes. *Conserv Genet* 27, 20 (2026). <https://doi.org/10.1007/s10592-025-01746-7>", publié dans la revue *Conservation Genetics* (2025). © Springer Nature B.V.

RESEARCH



Genetic diversity of aquatic macrophytes in Aquitaine lakes

Estelle-Marie Debailleul^{1,2} · Aurélien Jamoneau^{1,3} · Olivier Lepais²

Received: 3 July 2025 / Accepted: 7 December 2025
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2026

Abstract

Shallow lake ecosystems are particularly vulnerable due to their sensitivity to environmental changes and their role as shelter for specialized aquatic plant communities. This study investigates genetic diversity patterns in nine macrophyte species across five French shallow lakes, including two endangered aquatic plant species (*Lobelia dortmanna* and *Littorella uniflora*). Using species-specific microsatellite markers and clone-corrected dataset, we analyzed genetic diversity and population genetic structure in relation to species commonness, lake characteristics, and environmental variables. Results revealed: (1) a positive relationship between species commonness and genetic diversity, reflecting both contemporary and historical demographic processes; (2) remarkably high genetic differentiation across species despite geographic proximity ($F_{ST} = 0.26–0.27$), with values 3–10 times higher than typical for aquatic plants and comparable to terrestrial habitat specialists; (3) significant environmental influences on genetic parameters, with watershed area and habitat quality (eutrophication, disturbance) as key predictors; and (4) clonality rates increasing in degraded lakes as an adaptive plastic response to environmental stress. Clone correction amplified these genetic contrasts, confirming that results reflect evolutionary variation rather than clonal propagation. Endangered species exhibited lower genetic diversity and higher clonality, particularly in degraded lakes. These findings highlight the importance of investigating genetic diversity at the community-level beyond single species, as integrative measures of ecosystem health, with emphasis on maintaining hydrological connectivity between lake systems. This multi-species approach provides insights for developing effective conservation strategies that address both natural and human-induced drivers of genetic variation in these sensitive freshwater ecosystems.

Keywords Genetic diversity · Aquatic macrophytes · Population structure · Clonality · Isoetids · Conservation genetics

Introduction

Freshwater ecosystems, although covering less than 1% of Earth's surface (Gleick 1996), shelter approximately 10% of all known species and one-third of all vertebrate species (Strayer and Dudgeon 2010). These ecosystems provide essential services including water supply, food production, flood control, and carbon capture (Costanza et al. 2014).

Despite their crucial importance, freshwater habitats are among the most threatened ecosystems worldwide, experiencing biodiversity loss at rates far exceeding those of terrestrial and marine ecosystems (Reid et al. 2019). The degradation of these habitats is particularly severe in developed regions, where over 80% of rivers and lakes face multiple anthropogenic pressures (Vörösmarty et al. 2010). Escalating environmental threats pose new challenges for biodiversity conservation (Tilman et al. 2017). This has intensified the need for establishing effective conservation policies (Börner et al. 2020; Seymour and Harris 2019), particularly for rare species facing high extinction risks (Ronnie Drever et al. 2012). Conservation priorities have traditionally been determined based on multiple criteria: species richness, endemism, rarity, site significance and size, as well as phylogenetic and functional importance (Justus and Sarkar 2002). The IUCN Red List assessments and conservation plans primarily rely on demographic

✉ Jamoneau Aurélien
aurelien.jamoneau@inrae.fr

¹ INRAE, EABX, 50 avenue de Verdun, Cestas, CEDEX 33612, France

² Univ. Bordeaux, INRAE, BIOGECO, UMR 1202, Cestas F- 33610, France

³ Pôle R&D Ecosystèmes lacustres (ECLA), Aix-en-Provence 13100, France

metrics, such as population decline rates and fragmentation patterns (IUCN Standards and Petitions Committee, 2024; Mace et al. 2008).

While conservation genetics has traditionally focused on single-species approaches, there is growing recognition that community-level genetic studies provide deeper insights into ecosystem functioning and resilience (Schmidt et al. 2023; Whitham et al. 2020). Species coexisting within communities often share similar evolutionary pressures and respond collectively to environmental changes, making multi-species genetic assessments particularly valuable for conservation planning (Des Roches et al. 2017; Raffard et al. 2019). Recent studies have shown that genetic diversity patterns across co-occurring species can reveal shared responses to habitat fragmentation, environmental stress, and historical processes (Engloner et al. 2023; García-Girón et al. 2019). Moreover, understanding genetic variation at the community level helps identify areas of high conservation value that benefit multiple species simultaneously and can guide more efficient, ecosystem-based conservation strategies (Lawrence and Fraser 2020; Schmidt et al. 2023).

Multi-species genetic comparisons face inherent challenges due to differences in life histories, reproductive strategies, and mutation rates among taxa (Leffler et al. 2012; Vellend et al. 2014). However, several approaches can minimize these biases: (i) focusing on co-occurring species experiencing similar environmental conditions allows detection of shared responses beyond species-specific traits (Des Roches et al. 2017; Raffard et al. 2019); (ii) testing for functional trait effects alongside environmental variables helps distinguish trait-based from environment-based patterns; and (iii) using standardized molecular markers and analytical frameworks improves comparability across species (Engloner et al. 2023; García-Girón et al. 2019). While acknowledging these limitations, such community-level approaches complement single-species studies by revealing ecosystem-wide genetic patterns.

Genetic diversity emerged as a crucial consideration in conservation policies during the 1980 s, following recognition that population decline often occurs from genetic factors: inbreeding depression, population fragmentation, decreasing diversity in small populations, and accumulation of deleterious mutations (Frankham 1995). Assessing population genetic diversity has become indispensable for both understanding evolutionary processes and developing conservation strategies for rare and endangered species (Shafer et al. 2015). By incorporating genetic data into conservation planning, researchers can identify distinct genetic populations, detect inbreeding patterns, and prioritize populations with high genetic variability (Allendorf et al. 2008). These insights are particularly vital for minimizing extinction risks and enhancing population resilience (Crutsinger

2016). Recent frameworks, such as the Genetic Composition Essential Biodiversity Variables (Genetic EBVs) proposed by Hoban et al. (2022), formalize key genetic metrics for biodiversity monitoring, including genetic diversity. Beyond conservation applications, genetic diversity assessments are crucial for evaluating species' adaptive potential and evolutionary capacity to respond to environmental changes, particularly in the context of rapid climate shifts and habitat alterations. This growing appreciation of genetic diversity's importance has special relevance for vulnerable ecosystems, particularly freshwater habitats.

Within these ecosystems, aquatic macrophytes serve as fundamental components, providing essential ecosystem services including water filtration, habitat provision, nutrient cycling, and sediment stabilization (Carpenter and Lodge 1986; Lacoul and Freedman 2006). While demographic data on aquatic plants has been systematically collected since the mid-20th century (see for instance: Jamoneau et al. 2021; Pitkänen et al. 2013; Sand-Jensen et al. 2000), genetic diversity is often overlooked in monitoring and conservation efforts. Recent research reveals that genetic diversity significantly influences macrophytes' adaptabilities to environmental changes, including water quality alterations and climate shifts (Engloner et al. 2023; Riis et al. 2020). Given the vulnerability of freshwater habitats to anthropogenic pressures - including eutrophication, habitat fragmentation, trampling, and climate change (Azzella et al. 2024; Lacoul and Freedman 2006) - incorporating genetic approaches into management strategies has become crucial and help to evaluate conservation plan effectiveness (Hu et al. 2020).

The Atlantic coast of France encloses a unique system of lakes, characterized by their shallow depth and sandy substrates hosting plant communities adapted to oligotrophic conditions. The shoreline vegetation, sheltering rare and endangered isoetid species, represents one of the most remarkable examples of oligotrophic lake vegetation in South-Western Europe. However, these fragile ecosystems face increasing anthropogenic pressures and the oligotrophic character of these lakes is particularly vulnerable to these threats. Recent monitoring has shown significant alterations in macrophyte communities, with a decline in characteristic oligotrophic species and an increase in more generalist, sometimes invasive, species tolerant to eutrophic conditions (Bertrin et al., 2019). Of particular concern are the isoetid species communities, which include French protected species such as *Lobelia dortmanna* and *Littorella uniflora*. These species serve as biological indicators of ecosystem health and represent a unique botanical heritage requiring specific conservation measures.

In this context, we investigated the genetic diversity patterns of nine co-occurring macrophyte species across five Aquitaine shallow lakes, comparing two rare isoetid

species with seven more common macrophyte species that frequently co-occur in these habitats. This multi-species approach allows for a broader understanding of community-level genetic patterns and provides insights into how different life-history strategies might influence genetic diversity in these threatened ecosystems (Vellend et al. 2014). We hypothesized that (1) rare species such as oligotrophic specialists isoetids would show lower genetic diversity compared to common species due to smaller population sizes and increased isolation (Habel and Schmitt 2018), and (2) genetic diversity patterns would vary among lakes, reflecting different levels of habitat degradation and isolation (Schmidt et al. 2023). Specifically, higher clonality in degraded or isolated lakes as a stress response, and higher genetic diversity in larger lakes (larger watersheds) with better habitat quality. This knowledge is crucial for developing effective conservation strategies that consider both demographic and genetic factors at the community level, particularly in the context of increasing anthropogenic pressures on these vulnerable lake ecosystems.

Materials and methods

Study area

The freshwater lakes of the Aquitaine coast represent the largest network of natural lakes in France. These lakes were formed approximately 1,000 years ago as a result of the closure of coastal rivers by the development of parabolic dunes (Tastet 2019). Our study area encompasses five of these shallow lakes along the coast corresponding to the five remnants where isoetid communities persist. From North to South these lakes are: Carcans-Hourtin (mean depth of 3.1 m), Lacanau (mean depth of 2.4 m), Cazaux-Sanguinet (mean depth of 7.1 m), Parentis-Biscarrosse (mean depth of 7.4 m) and Étang Blanc (mean depth of 1.6 m) (Fig. 1). Due to their geological formation, these lakes are ecologically similar with an acidic sandy substratum. Lake trophic levels range from oligotrophic for Carcans-Hourtin and Cazaux-Sanguinet, meso-trophic for Lacanau, eutrophic for Parentis-Biscarrosse to hypertrophic for Étang Blanc. These lakes are highly impacted by anthropogenic activities with a strong economic value related to recreative activities (bathing, water sports), traditional uses (hunting and fishing) and industrial activities (drinking water or oil extraction). The lakes formed three interconnected groups: Carcans-Hourtin and Lacanau are connected by the Canal des Étangs, Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarrosse are connected by the Canal des Landes whereas Étang blanc is spatially isolated in the southern part of the study area (Fig. 1). Climate is temperate oceanic (mean annual rainfall ca.



Fig. 1 Location of the five studied lakes in, southwestern France. Blue lines indicate the connecting waterways between lakes: the Canal des Étangs linking Carcans-Hourtin and Lacanau lakes, and the Canal des Landes connecting Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarrosse lakes

944 mm, mean annual temperature varying between 9.1 and 18.5 °C) and the water level is more or less regulated and usually vary less than 1 m.

Model species

These Aquitaine lakes are characterized by specific plant communities including isoetids and accompanying macrophyte species. The study included two endangered amphibious isoetids: *Lobelia dortmanna* (Campanulaceae) and *Littorella uniflora* (Plantaginaceae). Both species are legally protected at the national level in France, listed as endangered or vulnerable on regional Red Lists, and serve as indicator species for oligotrophic lake ecosystems. Seven accompanying macrophyte species with diverse life history traits were also studied: *Baldellia ranunculoides* (Alismataceae, amphibious), *Juncus bulbosus* (Juncaceae, amphibious), *Myriophyllum alterniflorum* (Haloragaceae, hydrophyte), *Chara fragifera* (Characeae, charophyte

algae, hydrophyte), *Eleocharis multicaulis* (Cyperaceae, helophyte), *Phragmites australis* (Poaceae, helophyte), and *Schoenoplectus pungens* (Cyperaceae, helophyte). These nine species encompass substantial taxonomic diversity (one charophyte algae, two monocot families, and five eudicot families) and represent different ecological functional groups (amphibious species, helophytes, and hydrophytes) with varying reproductive strategies (from predominantly clonal to predominantly sexual). All species are naturally co-occurring in shallow lakes of the Aquitaine region and are not considered invasive in this system. They represent native elements of the regional flora in southwestern France and play characteristic ecological roles in these oligotrophic to eutrophic lake ecosystems (Natural 2000 habitat 3110). This co-occurrence of species with diverse traits but shared environmental conditions provides an ideal framework for examining community-level genetic patterns while accounting for species-specific effects.

Sampling and environmental data

Plant sampling was made during spring and summer of 2021, 2022 and 2023. We sampled six stations per lake (30 stations in total), homogeneously distributed around the lake and where the maximum number of focal species could be found (all species were not found in each station, see Table 1). Each station represented a shoreline section of around 100 m wide and a maximum depth of around 2 m.

For each studied species, we collected up to 15 individual samples in each station. Plant samples consisted of leaf or stem fragments, that were placed in a barcoded tea bag and then stored in a silica gel-filled plastic box. For the two protected species (*L. dortmanna* and *L. uniflora*), we obtained the sampling authorization from the French Ministry, and paid close attention during fieldwork to limit our trampling impact and carefully sampled the piece of leaf. Random sampling of individuals was prioritized whenever possible within the station.

Species commonness comes from the red list of vascular flora in Aquitaine (Leblond and Caze 2018) elaborated by the Conservatoire Botanique National Sud Atlantique in 2018. The commonness was defined as the number of recent 5 km mesh where the species was present over the total number of meshes in Aquitaine region ($N = 21985$). Data was not available for *C. fragifera*.

Physicochemical data used for environmental variables originated from lake surveys conducted under the Water Framework Directive. The environmental parameters retained were nitrites ($\text{mg}\cdot\text{NO}_2\cdot\text{L}^{-1}$), nitrates ($\text{mg}\cdot\text{NO}_3\cdot\text{L}^{-1}$), ammonium ($\text{mg}\cdot\text{NH}_4^+\cdot\text{L}^{-1}$), orthophosphates ($\text{mg}\cdot\text{PO}_4^{3-}\cdot\text{L}^{-1}$), conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$), suspended matter ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), chlorophyll-a ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), and organic carbon ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) from 2024. Watershed area and lake size data were obtained from Jamoneau et al. (2021).

To characterize environmental variation among lakes and quantify water quality gradients, particularly eutrophication status, we performed Principal Component Analysis (PCA) on these correlated physicochemical parameters (Fig S2). The first principal component (PC1; 59.1% of variance) primarily represented a eutrophication gradient, ranging from lakes with high conductivity, ammonium, and organic carbon content (indicators of organic enrichment) to lakes with elevated nitrites, nitrates, suspended matter, and chlorophyll-a concentrations (indicators of nutrient loading and primary productivity). The second principal component (PC2; 29.3% of variance) mainly contrasted lakes with varying orthophosphate levels, reflecting differences in phosphorus availability.

Based on this PCA, lakes exhibited distinct environmental profiles along these gradients (Fig S2). Étang Blanc showed the most degraded water quality, characterized by high scores on both PC1 and PC2, indicating elevated nutrient concentrations (particularly nitrites, nitrates, suspended matter and chlorophyll-a) and strong eutrophication. In contrast, Carcans-Hourtin and Lacanau displayed better water quality with negative PC1 scores, reflecting higher conductivity and organic carbon but lower nutrient loading.

Table 1 Number of sampled individuals of the nine macrophyte species across five lakes (six sites in each) within the Aquitaine region. The number of sampled sites is indicated in brackets

	Carcans-Hourtin	Lacanau	Cazaux-Sanguinet	Parentis-Biscarrosse	Etang Blanc	Total
<i>Baldellia ranunculoides</i>	54 (5)	39 (3)	90 (6)	65 (5)	0 (0)	248
<i>Chara fragifera</i>	90 (6)	105 (7)	90 (6)	71 (6)	25 (2)	381
<i>Eleocharis multicaulis</i>	86 (6)	63 (5)	90 (6)	45 (4)	8 (1)	292
<i>Juncus bulbosus</i>	90 (6)	76 (5)	90 (6)	45 (3)	24 (2)	325
<i>Littorella uniflora</i>	75 (5)	74 (5)	90 (6)	45 (3)	0 (0)	284
<i>Lobelia dortmanna</i>	91 (6)	90 (6)	91 (6)	0 (0)	15 (1)	287
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	59 (6)	75 (6)	64 (5)	106 (8)	90 (6)	394
<i>Phragmites australis</i>	90 (6)	105 (7)	90 (6)	105 (7)	90 (6)	480
<i>Schoenoplectus pungens</i>	90 (6)	105 (7)	90 (6)	105 (7)	45 (3)	435
Total	725	732	785	587	297	3126

and primary productivity. Cazaux-Sanguinet occupied an intermediate position with moderate eutrophication and high orthophosphate concentrations (positive PC2 scores), while Parentis-Biscarrosse showed intermediate water quality overall. Together, PC1 and PC2 effectively captured the main physicochemical variation among the five studied lakes and served as proxies for water quality and trophic status in subsequent analyses testing the hypothesis that environmentally degraded lakes harbor reduced genetic diversity.

Microsatellites detection and primer design

Extracted DNA (see below) from three individuals per species was sequenced using low-coverage whole-genome shotgun methodology to identify SSRs and design species-specific primers. Initial sequence quality was assessed using FastQC, read ends were trimmed at a quality score of Q25, followed by read-pair merging with BBMap (Chaisson and Tesler 2012) using strict criteria (overlap by at least 50 nucleotides with perfect match). Microsatellite detection and primer design were performed using QDD version 3.1.2 (Megl  cz et al. 2014) with strict criteria to optimize amplification in multiplexed PCR (Lepais et al. 2020).

For each species, we selected 96 candidate loci from the QDD output based on several quality criteria designed to optimize multiplexed amplification success and polymorphism detection. Selection criteria included: (1) high primer quality parameters following recommendations for multiplex PCR (Guichoux et al. 2011; Lepais and Bacles 2011): primer size ~ 25 nucleotides (range: 21–26), annealing temperature ~ 68 °C (range: 60–75 °C) with maximum 10 °C difference between forward and reverse primers, and GC content ~ 50% (range: 40–60%); (2) high microsatellite repeat numbers (typically > 10 repeats for dinucleotides, > 8 for trinucleotides, > 6 for tetranucleotides) to increase the probability of selecting polymorphic loci; (3) diversity of repeat motif types (di-, tri-, and tetra-nucleotide microsatellites) while avoiding motifs prone to forming secondary structures such as AT-only or GC-only repeats; (4) PCR product size between 120 and 200 bp to ensure compatibility with various high-throughput sequencing platforms and to enable genotyping of degraded or low-quantity DNA samples; and (5) high flanking sequence complexity (no other microsatellites, no minisatellites, no homopolymers in flanking regions). This selection strategy, building on our previous multiplexing experience (Lepais and Bacles 2011), allowed us to efficiently develop highly multiplexed marker sets that could be sequenced to explore greater allelic variation beyond simple size polymorphism traditionally detected by capillary electrophoresis (Lepais et al. 2020). Specific Illumina sequencing tags 5'-TCGTCGGCA

GCGTCAGATGTGTATAAGAGACAG-3' and 5'-GTCTC GTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAG-3' were then added to the 5' end of the forward and reverse primer sequences, respectively.

For each species, we selected 96 loci based on primer quality, microsatellite repeat number to optimize chance to select polymorphic loci. The final selection included di-, tri-, and tetra-nucleotide microsatellites (avoiding motifs containing only AT or CG). Specific tags 5'-TCGTCGGC AGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAG- 3' and 5'-GT CTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAG- 3' were added to the 5' end of the forward and reverse primer sequences respectively.

For four of the nine species (*Chara fragifera*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna* and *Myriophyllum alterniflorum*), the initial markers showed insufficient amplification quality, necessitating the development of 48 additional primers. Thus, a total of 144 candidate loci were screened for each of these four species. These supplementary primers were designed using two complementary approaches: *de novo* development following the previously described methodology, and existing DNA sequences from NCBI database for the target species and related genera (Wu et al. 2013 for *M. alterniflorum*; Schaible et al. (2011) for *C. fragifera*; Hughes et al. (2014) for *L. dortmanna*; Wood et al. (2020) for *L. uniflora*; see supplementary material 1. More information also available in Note S1 of supplementary material 2.

All primer pairs were initially tested through simplex PCR on a DNA pool of three individuals per species. These reactions were performed in 10 µL volumes containing 1 µL of extracted nuclear DNA, 0.2 µM of each forward and reverse primer, and 2 µL 5X Hot FIREpol® Blend Master Mix (Solis BioDyne). PCR cycling conditions in a Veriti thermocycler (Applied Biosystems) were: initial denaturation at 95 °C for 15 min; 35 cycles of 95 °C for 20 s, 59 °C for 60 s, and 72 °C for 30 s; followed by final elongation at 72 °C for 10 min. PCR products were visualized on 3% agarose gel (100 V, 25 min) after mixing 3 µL product with 3 µL 2X Blue loading dye. Primer pairs producing fragments between 100 and 200 bp were selected for subsequent steps.

DNA extraction and sequencing

DNA was extracted from 15 mg of dried leaves using the protocol from (Anderson 2018). DNA quality was assessed through gel electrophoresis, quantified using absorbance on a Synergy H1 BioTek (Agilent), and normalized to 15 ng.µL⁻¹ using the Chemagic STAR robot (Hamilton). In addition to negative controls, the DNA from a minimum of 40 samples per species were duplicated to assess genotyping quality.

PrimerPooler (Brown et al. 2017) was used to constitute two sets of markers amplified in separated multiplexed PCR while minimizing primer interactions. Multiplexed PCR were carried out in final volume of 10 µL contained 2 µL 5X Hot FIREpol® MultiPlex Mix (Solis BioDyne), 0.05 µM of each primer, and 30 ng of DNA. PCR conditions were: 15 min at 95 °C; 35 cycles of 95 °C for 30 s, 59 °C for 180 s, and 72 °C for 30 s; final elongation at 72 °C for 10 min. Amplicon were then barcoded using an indexing PCR targeting the primer 5' added tag sequences, and the resulting indexed libraries sequenced in an Illumina Nextseq2000 P1 flow cell in 2 × 150 pb configuration.

Bioinformatics

Raw reads were merged using BBmerge (Bushnell et al. 2017), and allele sequence determined using a pipeline (Lepais et al. 2020) incorporating FDSTools (Hoogenboom 2017). Reliable loci selection followed a two-step process. First, loci were manually filtered based on three criteria: polymorphism (number of allele sequences > 1), missing data rate across individuals (≤20% or ≤30% for

P. australis and *B. ranunculoides*), SPAGeDi (Hardy and Vekemans 2002) was used to test from locus-level departure from Hardy-Weinberg equilibrium within lakes and

exclude loci showing significant excess (paralogous loci) or deficit (null alleles or drop-out) in heterozygotes relative to others loci in the focal species. For two species (*B. ranunculoides* and *L. uniflora*), more than two alleles were detected at multiple loci and individuals. The ploidy (hexaploidy and tetraploidy, respectively) was deduced from the maximum number of allele observed within individual across loci, and allelic dosage estimated from allele relative sequence coverage using the method of Cui et al. (2022).

Clone identification

To account for clonality, two genotypic datasets for each species were prepared: one including all genotypes and one excluding replicated clonal genotypes within lakes. To identify clonal genotypes while accounting for genotyping error, we empirically determined threshold of number of allele difference between repeated genotypes (technical replicated samples) using R v 4.4.1 (Core Team 2024) and identified pairs of clonal samples those with an allelic distance equal to or lower than this threshold which ranged from 3 to 24 alleles (see Table S1, in supplementary material 2) depending on the species. Pairwise allelic distance between samples clearly showed bimodal distribution of most species (except for *L. dort-manna* that shows very low polymorphism), indicating sufficient genetic resolution to distinguish clones (Fig S1, supplementary material 2). For the clone-corrected dataset, only one representative genotype was retained among these similar genotypes (Table 2). Clonality rate was calculated at the lake level (retaining one “clone” individual per lake) as:

Cr = (N - Nc) / N (1)

Where N is the total sampling size (including clones) and Nc is the sampling size without clones (number of unique genotypes).

Population structure analyses

To assess genetic structure within each species, we used STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard et al. 2000) with the admixture model and correlated allele frequencies. For each species, we ran analyses for K values ranging from 1 to 12, with

Table 2 Genetic characteristics of the nine aquatic macrophyte species. The table presents microsatellite marker data: number of markers used per species after selection, number of alleles detected by sequencing and by size, number of individuals with and without clones, clonality rate calculated within lake, detected ploidy. Size homoplasy indicates the percentage of additional alleles identified by sequence identity compared to allele size, calculated as ((number of alleles by sequence – number of alleles by size)/number of alleles by size) × 100. → * number of different multilocus genotypes, clonality or near monomorphism cannot be deciphered due to low genetic diversity in this species; nd: not determined

	No. of locus	Mean alleles per locus	No. of alleles by sequences	No. of alleles by size	Size homoplasy	No. of individuals with clone	No. of individuals without clone	Clonality rate	Ploidy
<i>Baldellia ranunculoides</i>	24	18.67	448	224	109%	240	238	0.01	6n
<i>Chara fragifera</i>	20	6.75	135	116	19%	311	235	0.26	2n
<i>Eleocharis multicaulis</i>	19	9.68	184	129	43%	269	242	0.11	2n
<i>Juncus bulbosus</i>	27	11.03	364	310	18%	283	251	0.09	2n
<i>Littorella uniflora</i>	42	9.12	383	251	70%	267	193	0.33	4n
<i>Lobelia dortmanna</i>	22	3.95	87	78	22%	246	4*	nd	2n
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	17	6.76	115	94	22%	362	164	0.50	2n
<i>Phragmites australis</i>	16	17.69	283	239	18%	412	79	0.80	2n
<i>Schoenoplectus pungens</i>	26	4.12	107	97	10%	386	116	0.72	2n

20 independent replicates per K value. Each run consisted of 100,000 MCMC iterations following a burn-in period of 50,000 iterations. The optimal number of genetic clusters (K) was determined using two complementary approaches: (1) the ΔK method (Evanno et al., 2005), which detects the uppermost level of hierarchical structure, and (2) visual inspection of individual assignment plots combined with the mean log-likelihood values $\ln P(K)$ across K values. We used STRUCTURE SELECTOR (Li & Liu, 2018) to calculate ΔK and visualize results. When ΔK showed a clear peak, we retained this K value. When ΔK did not show a distinct peak or when visual inspection of assignment plots revealed biologically meaningful substructure at higher K values, we also considered alternative K values based on $\ln P(K)$ plateaus and the biological interpretability of cluster assignments.

Not all species were present or could be sampled from all lakes due to species-specific habitat requirements and distributions (Table 1). These sampling gaps, indicated by dashed lines in Fig. 2, should be considered when interpreting

regional genetic patterns, as they may affect the apparent strength of north-south genetic divergence for some species.

Genetic diversity

Genetic diversity was assessed across species for each locus using two parameters with the software SPAGeDi (Hardy and Vekemans 2002): allelic richness (AR) and gene diversity (He, expected heterozygosity, Nei 1973). Allelic richness – effective number of alleles, implemented method in SPAGeDi v1.4.) was calculated using a rarefaction size of 12 samples (the lowest samples size across lakes and species). A measure of population differentiation (F_{ST}) (Weir and Cockerham 1984) was calculated at the lake level.

Contribution of lake and species characteristics to genetic diversity distribution

We analyzed four genetic metrics for each lake and species using clone-corrected datasets: expected heterozygosity

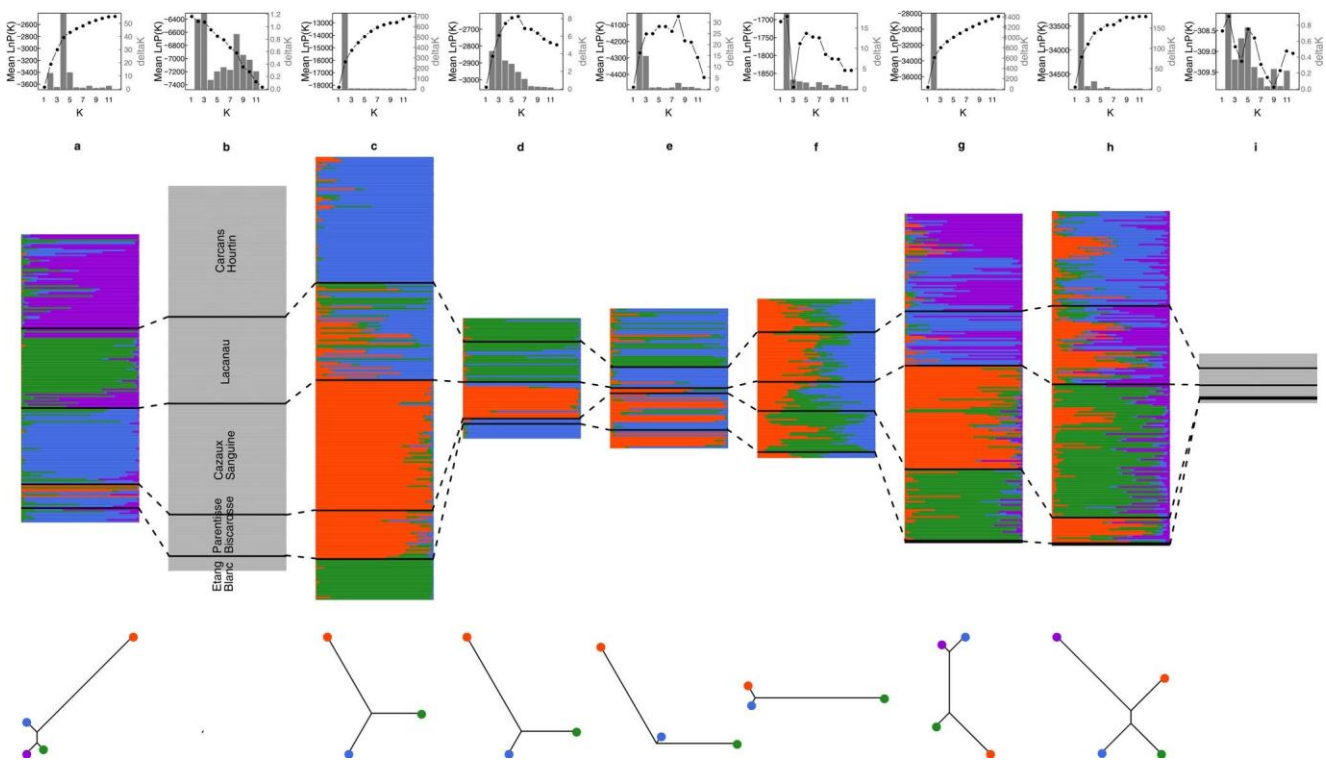


Fig. 2 Population genetic structure of nine species across five lake. Population structure analysis using STRUCTURE for nine macrophyte species, in order : (a) *C. fragifera*, (b) *E. multicaulis*, (c) *J. bulbosus*, (d) *M. alterniflorus*, (e) *P. australis*, (f) *S. pungens*, (g) *B. ranunculoides*, (h) *L. uniflora*, and (i) *L. dortmanna*. The top panels show the log-likelihood [$\ln P(K)$] and ΔK statistical measures used to determine the optimal number of genetic clusters (K), plotted against increasing K values from 1 to 12. In the barplots, each vertical column represents an individual plant, with colored segments (blue, green, orange, and purple) indicating proportional genetic ancestry across K genetic clusters.

The bottom neighbor-joining phylogenetic trees illustrate genetic relationships between the identified clusters, with branch tip colors corresponding to the predominant genetic clusters in the STRUCTURE plot. The species are arranged in a specific order to facilitate comparative analysis of genetic structure and potential geographic patterns across different macrophyte species. Note that cluster colors are not consistent between species, reflecting the unique genetic composition of each population. The dotted lines show the limits between the sampled lakes (from northern at the top to southernmost at the bottom of each plot)

(He), allelic richness (AR), genetic differentiation (F_{ST}), and clonality rate, using R version 4.4.1 (Core Team 2024). Clone correction involved retaining only one representative individual per multilocus genotype within each lake to avoid violating the assumption of independent sampling from the gene pool (Arnaud-Haond et al. 2007). For *L. dortmanna*, which exhibited extremely low polymorphism (essentially monomorphic across all populations), reliable distinction between true clones and genotyping error was not possible; this species was therefore excluded from genetic diversity analyses but retained for clonality assessments. F_{ST} values were standardized following Delord et al. (2023) by species as:

$$\frac{F_{ST} - F_{STmin}}{F_{STmax} - F_{STmin}} \quad (2)$$

to enable comparison between lakes despite differences in absolute F_{ST} magnitudes across species.

We employed linear mixed-effects models to evaluate the effects of specific factors on genetic metrics while accounting for non-independence in our sampling design. For each genetic metric, we constructed five types of models. First, to test for interspecific variation we used species as a fixed effect and lake as a random effect to account for variability between sampling lakes. Second, to examine the influence of species ecological traits (e.g. amphibious, helophyte, hydrophyte), we used traits as a fixed effect and species as random effects to control for differences in loci number per species. Third, we tested the effect of species commonness on genetic metrics using “commonness” as a fixed effect and lake as a random effect. Fourth, to investigate environmental influences on genetic diversity, we constructed additional models incorporating watershed area, lake size, and the two physicochemical principal components as fixed effects. Finally, to test a spatial effect, we used lake as a fixed effect and species as a random effect to control for differences in loci number per species.

For all models, we used the restricted maximum likelihood (REML) estimation method with the lme4 package (Bates et al. 2015). Statistical significance was assessed using the lmerTest package (Kuznetsova et al. 2017) with Satterthwaite’s approximation for denominator degrees of freedom. Post-hoc comparisons were conducted using estimated marginal means with Tukey’s adjustment for multiple comparisons.

All analyses were conducted on the full dataset as well as on a dataset with clones removed (at the exception of the STRUCTURE analysis, which have to be conducted without clones), except for *L. dortmanna*, which had insufficient polymorphism for meaningful analysis. This approach allowed us to assess the influence of clonality on patterns of genetic diversity across species and populations.

Results

Marker development and selection

Following multiple filtering and validation steps, 16 to 42 high-quality polymorphic markers were retained per species (see Supporting material 3) with a mean allelic error rate of 2.75% and missing genotype rate of 10.69%. Loci polymorphism level varied among species with mean allele per locus ranging from 3.95 alleles per locus for *L. dortmanna* species to 18.65 for *B. ranunculoides* with a number of alleles per species varying from 87 (*L. dortmanna*) to 448 (*B. ranunculoides*). Allelic richness ranged from 1.0 to 6.7 and expected heterozygosity from 0 to 0.87 (Table 2).

The following results are presented with the full dataset (clone included). Results for the clone-corrected dataset are available in the supplementary material with substantially similar results, despite a ~ 22% reduction in sample size. Clone removal amplified genetic contrasts (particularly for He and F_{ST}) while preserving fundamental genetic structure and consistent relationships between indices. The positive effect of species commonness on genetic diversity remained significant, though population differentiation was more pronounced without clones, suggesting that clonal reproduction partially masks effective genetic diversity patterns (Fig S4, Table S3, S4 and S5 in supplementary material 2).

Population structure

STRUCTURE and CLUMPP analyses revealed contrasting patterns of genetic structure across the nine aquatic macrophyte species (Fig. 2, Table S2). Based on ΔK values (Evanno et al., 2005), mean $\ln P(K)$ plateaus, and visual inspection of individual assignment plots, we identified three distinct structural patterns. All pairwise F_{ST} values between lakes were statistically significant (permutation tests, $p < 0.05$) for species showing genetic structure, confirming genuine population differentiation rather than stochastic variation at the exception of *L. dortmanna* which shows no structure (see supplementary material 4).

First, three-cluster regional structure (4 species): *J. bulbosus*, *M. alterniflorum*, *P. australis*, and *S. pungens* all showed $K = 3$ with genetic clusters corresponding to three regional lake groups (Fig. 2c, d, e and f). In all four species, northern lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau) formed one genetic cluster, central lakes (Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarosse) formed a second cluster, and the southernmost isolated lake (Étang Blanc) constituted a third distinct cluster. This consistent tri-partite structure across multiple species suggests that geographic distance and lake connectivity shape genetic differentiation at the regional scale. Systematically, the southern group (Étang Blanc) and central lakes

(Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse) are the most genetically distinct from the northern cluster, reflecting isolation and environmental degradation gradients.

Four-cluster complex structure (2 species): *C. fragifera* and *B. ranunculoides* (Fig. 2a and g) exhibited more complex spatial genetic structure with $K = 4$. For *B. ranunculoides*, four spatially arranged genetic clusters revealed fine-scale differentiation both between and within regional lake groups. While northern lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau) contained two distinct genetic clusters that co-occurred sympatrically within lakes, southern lakes (Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse, Étang Blanc) showed different and more divergent cluster compositions. *C. fragifera* exhibited the strongest genetic structure of all species with four distinct genetic clusters ($K = 4$) showing pronounced spatial arrangement. Southern lake populations were the most genetically differentiated, with central and southern regions showing stronger divergence from northern lakes and minimal admixture between regions.

The second pattern presents a continuous genetic variation across geographic range with *L. uniflora*. This species displayed a distinct pattern of genetic structure characterized by continuous genetic variation rather than discrete clusters. Unlike species showing sharp genetic breaks between lake groups, *L. uniflora* exhibited gradual shifts in allele frequencies across the north-south sampling gradient. Individual assignment plots revealed intermediate admixture patterns in lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau), with assignment probabilities ranging from 0.40 to 0.60 across multiple clusters, indicating genetic continuity rather than discrete population boundaries. All pairwise F_{ST} values remained significant ($p < 0.05$), confirming genetic differentiation despite the continuous nature of genetic variation.

The third pattern shows no detectable genetic structure. Both *E. multicaulis* and *L. dortmanna* displayed no true genetic structure despite testing $K = 1-12$, with individuals showing approximately equal assignment probabilities across all clusters (mean ≈ 0.50 per cluster), indicating that posterior distributions were equivalent to prior distributions and suggesting genuine panmixia rather than insufficient marker resolution (Fig. 2b, i). However, pairwise F_{ST} values between lakes were significant for *E. multicaulis* ($p < 0.05$) but non-significant for *L. dortmanna* ($p > 0.05$), indicating that the latter functions as a single panmictic unit across the study area.

Across all six species showing clear genetic structure, a consistent geographic pattern emerged: genetic clusters from southern lakes (Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse, Étang Blanc) were consistently more differentiated from northern lake clusters (Carcans-Hourtin, Lacanau) than clusters within the northern region were from each other. Neighbor-joining phylogenetic trees based on Nei's genetic distance between populations confirmed this north-south

genetic divergence pattern, with southern populations showing greater differentiation (Fig. 2, lower panels). For species with three-cluster structure, trees consistently showed southern populations (particularly Étang Blanc) forming the most divergent clades, while northern and central populations were more closely related to each other.

Genetic diversity

All genetic diversity metrics presented here are calculated from clone-corrected datasets, where only one representative individual per multilocus genotype was retained within each lake. Species identity explained a substantial proportion of expected heterozygosity variance (36%), while lake characteristics accounted for a smaller fraction (1.2%) (Table 3). Ecological functional traits showed no significant effect on expected heterozygosity ($R^2_{\text{marginal}} = 2.14\%$, $p > 0.05$ for all trait comparisons; Table 4).

Analyses revealed three distinct groups based on heterozygosity values (Fig. 3a): (1) high-diversity species including *P. australis* ($He = 0.74 \pm SE$) and *B. ranunculoides* ($He = 0.51 \pm SE$); (2) medium-diversity species comprising *J. bulbosus* ($He = 0.52 \pm SE$), *L. uniflora* ($He = 0.45 \pm SE$), *M. alterniflorum* ($He = 0.45 \pm SE$), and *E. multicaulis* ($He = 0.42 \pm SE$); and (3) low-diversity species including *S. pungens* ($He = 0.20 \pm SE$) and *C. fragifera* ($He = 0.20 \pm SE$). The majority of species pairs exhibited significant differences in expected heterozygosity (24 out of 28 pairwise comparisons, $p < 0.05$; Fig. 3a). *L. dortmanna* was excluded from this analysis due to insufficient polymorphism after clone correction.

Table 3 Variance partitioning for genetic diversity metrics based on linear mixed-effects models using clone-corrected datasets. R^2_{marginal} represents the proportion of variance explained by fixed effects; $R^2_{\text{conditional}}$ represents the total variance explained (fixed + random effects)

Genetic Metric	Factor	R^2_{marginal} (%)	$R^2_{\text{conditional}}$ (%)	p -value
He	Species identity	35.7	36.9	$< 2e-16$ ***
	Lake identity	1.2	41.4	< 0.001 ***
AR	Species identity	39.6	41.1	< 0.001 ***
	Lake identity	1.4	45.8	4.61e-06 ***
F' $_{ST}$	Species identity	83.4	93.3	< 0.001 ***
	Lake identity	53.4	65.3	3.04e-05 ***
Clonality	Species identity	78.2	83.1	< 0.001
	Lake identity	3.9	84.1	0.019 *

Species commonness demonstrated a strong positive relationship with expected heterozygosity ($\beta = 3.84$, $p < 0.001$, $R^2_{\text{marginal}} = 10.4\%$; Table 5), with common species exhibiting significantly higher genetic diversity than rare species. Analyses also revealed significant differences in expected heterozygosity among lakes ($p = 0.02$, $R^2_{\text{marginal}} = 1.2\%$; Fig. 3d): Lacanau ($He = 0.47 \pm SE$), Parentis-Biscarrosse ($He = 0.47 \pm SE$), and Carcans-Hourtin ($He = 0.44 \pm SE$) displayed higher mean values compared to Cazaux-Sanguinet ($He = 0.42 \pm SE$) and Étang Blanc ($He = 0.39 \pm SE$). Post-hoc tests indicated that only Étang Blanc differed significantly from Lacanau and Parentis-Biscarrosse (Tukey HSD, $p < 0.05$). Watershed area showed a marginally significant positive effect on expected heterozygosity ($\beta = 2.94 \times 10^{-4}$, $p = 0.017$; Table 6), though the effect size was small ($R^2_{\text{marginal}} = 1.22\%$).

Genetic differentiation (F'_{ST})

Population explained substantial proportions of standardized F'_{ST} variance, with lakes accounting for 53% and species explaining 83% of the total variation for the model with

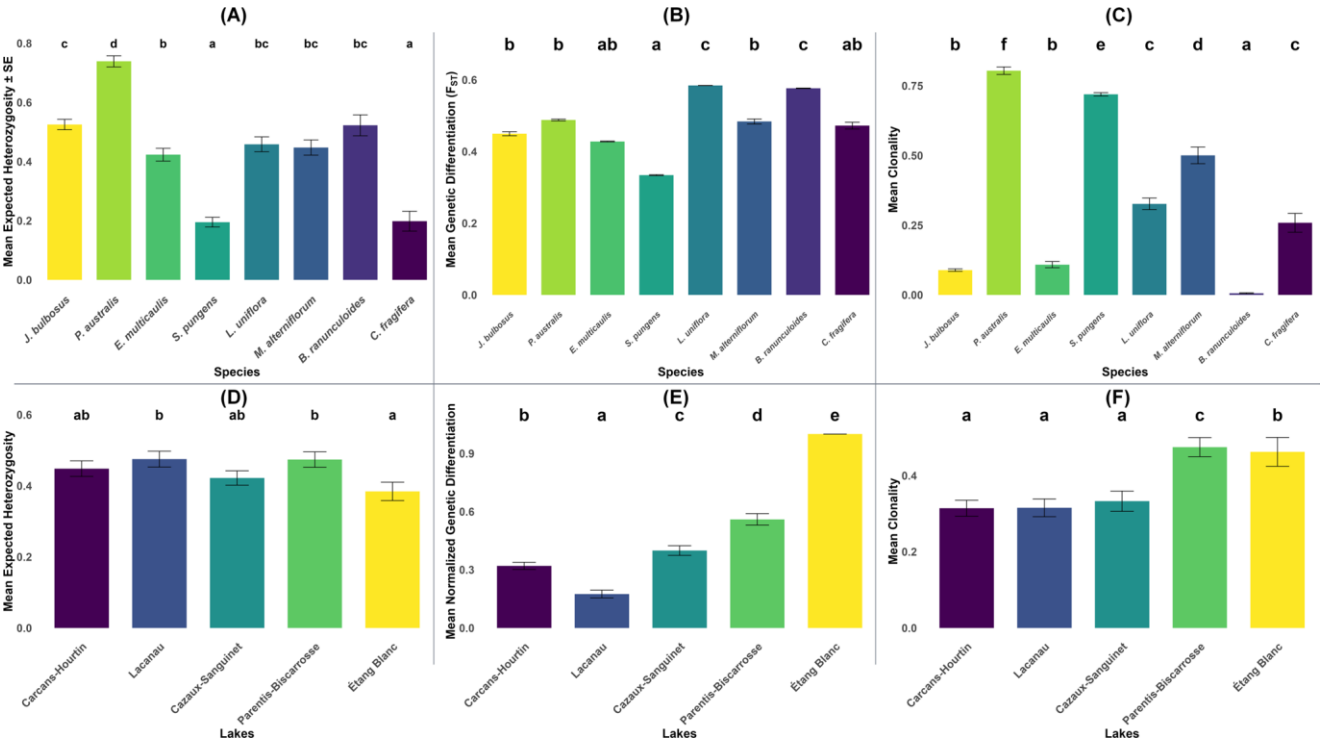


Fig. 3 Variation in mean values ($\pm SE$) of (A, D) expected heterozygosity (He), (B, E) genetic differentiation (F'_{ST}), and (C, F) clonality rate across (A–C) species and (D–F) lakes. All metrics were calculated from clone-corrected datasets, where only one representative individual per multilocus genotype was retained per lake. Species are ordered by decreasing regional commonness (common to rare, left to right), except for *C. fragifera*, for which commonness data were unavailable. *L. dortmanna* is not shown due to insufficient data after clone correction. Letters above bars indicate significant differences based on Tukey’s HSD test ($\alpha = 0.05$); groups sharing the same letter are not significantly different

Table 4 Effects of ecological traits on genetic diversity indices in aquatic macrophytes based on linear mixed-effect models, clone-corrected dataset. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. The estimate represents the difference in mean genetic diversity between each trait category (Helophyte, Hydrophyte) and the reference category (Amphibious), expressed in the original units of each genetic metric

Genetic Index	Parameter	Estimate	df	p-value	R^2_m (%)
Heterozygosity (He)	Intercept (Amphibious)	0.502	4.543	0.006**	4.19
	Helophyte	−0.050	−0.321	0.761	
	Hydrophyte	−0.177	−1.008	0.359	
Allelic Richness (AR)	Intercept (Amphibious)	2.114	5.002	<0.001***	4.43
	Helophyte	−0.095	4.990	0.825	
	Hydrophyte	−0.454	5.082	0.368	
Genetic Differentiation (F'_{ST})	Intercept (Amphibious)	0.532	12.446	<0.001***	2.09
	Helophyte	−0.118	−1.976	0.103	
	Hydrophyte	−0.052	−0.72	0.496	
Clonality	Intercept (Amphibious)	0.141	0.893	0.413	26.48
	Helophyte	0.403	1.81	0.130	

Table 5 Effects of species commonness on genetic diversity indices in aquatic macrophytes based on linear mixed effects models with environmental variables as fixed effects and species as random effect. Species commonness was measured as the proportion of sampling grid cells occupied by the species across the Aquitaine region. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. The estimate represents the slope coefficient (β) indicating the change in genetic diversity per unit increase in species commonness (i.e., per 1% increase in the proportion of occupied 5-km grid cells across the Aquitaine region). Allelic richness (AR) followed similar hierarchical patterns to expected heterozygosity across species and lakes (Fig S3), with one notable exception: all lake characteristic parameters tested (watershed area, lake size, and both physico-chemical principal components) showed small but significant positive effects on allelic richness ($R^2_{\text{marginal}} = 1.17\%$; Table 6), whereas only watershed area showed a marginal effect on expected heterozygosity. Species commonness also showed a strong positive relationship with allelic richness ($\beta = 19.18$, $p < 0.001$, $R^2_{\text{marginal}} = 10.8\%$; Table 5). As with expected heterozygosity, ecological functional traits showed no significant effect on allelic richness ($R^2_{\text{marginal}} = 3.39\%$, $p > 0.05$ for all trait comparisons; Table 4)

Genetic Index	Parameter	Estimate	p -value	R^2_{m} (%)
Heterozygosity (He)	Intercept	0.35448	<0.001 ***	12.03
	Commonness	4.02239	<0.001 ***	
Allelic Richness (AR)	Intercept	1.75997	<0.001 ***	11.89
	Commonness	9.90437	<0.001 ***	
Genetic Differentiation (F'_{ST})	Intercept	0.09642	0.003 **	9.47
	Commonness	1.43775	<0.001 ***	
Clonality	Intercept	0.48564	<0.001 ***	8.78
	Commonness	-4.23181	<0.001 ***	

non-standardised data (both $p < 0.001$) (Table 3). Ecological functional traits showed no significant effect on genetic differentiation (Table 4).

Species exhibited marked differences in genetic differentiation (Fig. 3b), with *L. uniflora* and *B. ranunculoides* displaying the highest normalized F'_{ST} values (0.73 and 0.72, respectively) and *S. pungens* the lowest (0.33). All pairwise comparisons between species were statistically significant ($p < 0.05$) except for *C. fragifera* vs. *S. pungens* and *C. fragifera* vs. *M. alterniflorum*. Contrary to the pattern observed for genetic diversity, species commonness showed a strong positive relationship with genetic differentiation ($\beta = 1.99$, $p < 0.001$; Table 5), indicating that common species exhibited significantly higher F'_{ST} values than rare species.

Lakes exhibited significant differences in normalized genetic differentiation ($p < 0.001$; Fig. 3e), with Étang Blanc showing the highest values (1.08), followed by Parentis-Biscarrosse (0.57), Cazaux-Sanguinet (0.41), Carcans-Hourtin (0.33), and Lacanau (0.18). All lake characteristics tested showed significant negative effects on normalized F'_{ST} (Table 4), with watershed area ($\beta =$

Table 6 Effects of lake characteristics on genetic diversity indices in aquatic macrophytes based on linear mixed effects models with lake characteristics (watershed area, lake size and dimension 1 and 2 of the physico-chemical parameters PCA) as fixed effect and species as random effect. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. The estimate represents the slope coefficient (β) indicating the change in genetic diversity per unit increase in each lake characteristic (e.g., per 1 km² increase in watershed area, per 1-unit increase in PC axes, per 1 km² increase in lake size)

Genetic Index	Parameter	Estimate	df	p -value	R^2_{m} (%)
Heterozygosity (He)	Intercept	3.05E-01	2.560	0.012*	1.27
	Watershed area	2.14E-04		1.606 0.109	
	Physico-chemical 1	1.45E-02		0.734 0.463	
	Physico-chemical 2	1.32E-02		0.795 0.427	
	Lake size	1.24E-03		0.849 0.396	
Allelic Richness (AR)	Intercept	1.600e+00		5.474 <0.001 ***	1.52
	Watershed area	5.903e-04		1.842 0.066	
	Physico-chemical 1	3.949e-02		0.833 0.405	
	Physico-chemical 2	3.867e-02		0.967 0.334	
	Lake size	3.277e-03		0.935 0.350	
Genetic Differentiation (F'_{ST})	Intercept	-1.23E-01		-0.996 0.320	54.29
	Watershed area	7.32E-04		4.982 <0.001 ***	
	Physico-chemical 1	2.57E-01		11.822 <0.001 ***	
	Physico-chemical 2	1.30E-01		7.105 <0.001 ***	
	Lake size	9.68E-03		6.026 <0.001 ***	
Clonality	Intercept	-8.16E-02		-0.697 0.496	4.33
	Watershed area	5.90E-04		7.101 <0.001 ***	
	Physico-chemical 1	1.02E-01		8.307 <0.001 ***	
	Physico-chemical 2	4.76E-02		4.599 <0.001 ***	
	Lake size	5.58E-03		6.148 <0.001 ***	

-1.53×10^{-3}), physicochemical PC1 ($\beta = -0.117$), PC2 ($\beta = -0.171$), and lake size ($\beta = -0.0132$) all demonstrating strong negative associations (all $p < 0.001$). These patterns suggest that environmental degradation and habitat isolation contribute to increased genetic differentiation, likely through reduced gene flow and increased genetic drift in smaller, more isolated, or more eutrophic lake systems.

Clonality

Species identity strongly influenced clonality patterns ($p < 0.001$, explaining 78% of variance; Table 3), demonstrating that clonal reproduction strategies are primarily species-specific traits. *P. australis* ($0.80 \pm \text{SE}$) and *S. pungens* ($0.72 \pm \text{SE}$) showed the highest clonality rates, followed by *M. alterniflorum* ($0.50 \pm \text{SE}$), *L. uniflora* ($0.34 \pm \text{SE}$), *C. fragifera* ($0.26 \pm \text{SE}$), *E. multicaulis* ($0.11 \pm \text{SE}$), *J. bulbosus* ($0.09 \pm \text{SE}$), and *B. ranunculoides* ($0.02 \pm \text{SE}$), which showed minimal clonality. All pairwise comparisons between species were statistically significant (Tukey HSD, $p < 0.001$) except for *E. multicaulis* vs. *J. bulbosus* ($p > 0.05$) (Fig. 3c). *L. dortmanna* was retained in clonality analyses despite its exclusion from genetic diversity metrics, showing intermediate clonality levels (data not shown due to monomorphism concerns). Species commonness demonstrated a strong negative relationship with clonality ($\beta = -4.23$, $p < 0.001$, $R^2_{\text{marginal}} = 8.78\%$; Table 5), indicating that rare species exhibited significantly higher rates of clonal reproduction compared to common species. This pattern contrasts with the positive relationship observed between commonness and both genetic diversity and differentiation.

Population identity explained a relatively small proportion of clonality variance (3.9% of total variance; Table 3). Nevertheless, lakes differed significantly in clonality rates ($p < 0.001$, $R^2_{\text{marginal}} = 3.89\%$; Fig. 3f), with Parentis-Biscarrosse showing the highest values ($0.46 \pm \text{SE}$), followed by Étang Blanc ($0.40 \pm \text{SE}$), Cazaux-Sanguinet ($0.32 \pm \text{SE}$), Carcans-Hourtin ($0.30 \pm \text{SE}$), and Lacanau ($0.30 \pm \text{SE}$). Post-hoc tests revealed that Parentis-Biscarrosse and Étang Blanc had significantly higher clonality than the other three lakes, while Carcans-Hourtin and Lacanau were not significantly different from each other or from Cazaux-Sanguinet (Tukey HSD, $p < 0.05$).

All lake characteristics tested showed significant positive effects on clonality ($R^2_{\text{marginal}} = 4.33\%$; Table 6), though effect sizes were relatively small. Watershed area ($\beta = 5.90 \times 10^{-4}$, $p < 0.001$), physicochemical PC1 representing eutrophication gradient ($\beta = 0.102$, $p < 0.001$), physicochemical PC2 representing phosphorus availability ($\beta = 0.048$, $p < 0.001$), and lake size ($\beta = 5.58 \times 10^{-3}$, $p < 0.001$) all demonstrated positive associations with clonality rates. These patterns suggest that larger, more eutrophic lakes may favor clonal reproduction strategies, possibly due to environmental stress or disturbance regimes that advantage vegetative propagation over sexual reproduction.

Ecological functional traits showed no significant effect on clonality rates ($R^2_{\text{marginal}} = 26.5\%$, $p > 0.05$ for all trait comparisons; Table 4), indicating that clonal strategies are distributed across amphibious, helophyte, and hydrophyte life forms without clear functional group patterns.

Clone removal amplified genetic contrasts across all metrics: expected heterozygosity differences among species increased (e.g., *P. australis*: $H_e = 0.74$ without clones vs. 0.63 with clones), genetic differentiation became more pronounced (e.g., Étang Blanc: $F_{ST} = 1.08$ vs. 0.86), and variance explained by species identity increased substantially (H_e : $R^2_{\text{marginal}} = 35.7\%$ vs. 29.8% ; Clonality: $R^2_{\text{marginal}} = 83.1\%$ vs. 73.4%). These patterns align with theoretical expectations that ramet-level sampling depresses within-population diversity estimates and blurs among-population contrasts (Arnaud-Haond et al. 2007).

Discussion

This study establishes the first genetic baseline for several macrophyte species while pioneering a community-level approach to aquatic plant genetic diversity. Our genetic analysis of nine macrophyte species across five Aquitaine lakes revealed four key patterns: (1) a positive relationship between species commonness and genetic diversity, with notable exceptions (*S. pungens* showing very little genetic diversity despite being a common species in Aquitaine lakes); (2) remarkably high genetic differentiation across species, indicating limited gene flow; (3) strong environmental influences on genetic parameters; and (4) varying degrees of clonal reproduction across species and environments, with clonality rates increasing in more degraded and isolated lakes, suggesting an adaptive plastic response to environmental stress that trades long-term evolutionary potential for short-term population persistence (Engloner et al. 2023; Li et al. 2018). These findings suggest complex interactions between species traits, environmental factors, and evolutionary history in shaping genetic structure at both species and community levels.

All results presented herein are based on clone-corrected datasets where each genet was counted once per lake population, following best practices for clonal organisms (Arnaud-Haond et al. 2007). As expected theoretically, clone removal amplified genetic contrasts compared to ramet-level analyses (Fig S4; Tables S4-S5): expected heterozygosity differences among populations increased and genetic differentiation became more pronounced, particularly for highly clonal species (*P. australis*, *S. pungens*, *M. alterniflorum*). This correction ensures that our conclusions reflect evolutionary units that recombine and migrate rather than local clonal propagation patterns, which is crucial for aquatic macrophytes where vegetative reproduction can be extensive.

Evolutionary mechanisms underlying genetic diversity patterns

Our comparative approach across nine co-occurring macrophyte species provides valuable insights into community-level genetic patterns, but these results must be interpreted in light of species-specific biology. The studied taxa span a wide phylogenetic range (from charophyte algae to angiosperms) and differ in generation time, reproductive mode, and dispersal capacity, all of which could theoretically influence genetic diversity independently of environmental context (Leffler et al. 2012; Romiguier et al. 2014). However, several results indicate that spatial and environmental drivers dominate in our system. First, ecological functional traits (amphibious, helophyte, hydrophyte) had no significant effects on expected heterozygosity, allelic richness, F_{ST} , or clonality, suggesting that broad life-form categories do not account for observed genetic variation. Second, the consistent positive association between species commonness and genetic diversity across taxonomically diverse taxa points to shared demographic or ecological processes operating at the community level. Third, strong lake-specific effects on all genetic metrics further emphasize the overriding role of local environmental conditions or evolutionary trajectories.

The positive relationship between species commonness and genetic diversity likely reflects a combination of contemporary and historical demographic processes (Gargiulo et al. 2025; Theodoridis et al. 2020). While current population size may partly explain higher diversity in widespread species, long-term demographic stability probably also contributes by maintaining larger effective population sizes (N_e) over time (Frankham 1995). Conversely, rare species such as *Lobelia dortmanna* may combine historical isolation (studied population are localised in an isolated rear-edge part of the species distribution area) and recent demographic decline, both contributing to reduced genetic variation. Similarly, the low diversity of *Schoenoplectus pungens* despite relative commonness could reflect past bottlenecks. Disentangling these temporal components will require genomic data or demographic modeling, but the consistent cross-species correlations observed here suggest that similar ecological and demographic mechanisms act across this macrophyte community.

Demographic bottlenecks represent another potential mechanism explaining reduced genetic diversity in some of our study species. Environmental fluctuations in these shallow lakes, including hydrological changes and eutrophication, may have caused temporary but severe population reductions. Kumar et al. (2023) demonstrated that such bottlenecks can leave lasting genetic signatures in aquatic organisms, even after demographic recovery. The reduced expected heterozygosity observed in some of our

populations, particularly in lakes that have experienced historical disturbances (mostly Étang Blanc), supports this interpretation. Low genetic diversity has been associated with pollinator decline in other plant communities (Rodger et al. 2021), and this mechanism could potentially contribute to the genetic pattern observed in *L. dortmanna*. However, Farmer and Adams (1989) reported no observed pollinators for this species in the study region, suggesting that further research on the pollination ecology of *L. dortmanna* would be needed to explore this hypothesis. The exception of *S. pungens*, which exhibits low genetic diversity despite being relatively common, challenges the simple abundance-diversity relationship and highlights the complex interplay between demographic history, reproductive system, and genetic diversity. This pattern could be explained by the temporal lag between demographic changes and genetic responses, as identified by (Gargiulo et al. 2025), where past population bottlenecks continue to influence genetic diversity despite current population recovery. Life-history traits of *S. pungens*, such as its vegetative propagation strategy and potential longevity (Smardon 2014), may contribute to maintaining low genetic diversity even when populations are numerically abundant. Note also that the indigenous status of *S. pungens* remains debated among botanists and is currently classified as cryptogenic in France (Fried et al. 2024), which could potentially explain the particularly low genetic diversity observed.

A striking finding of our study is the remarkably high genetic differentiation (F_{ST}) observed across nearly all studied species, with values of 0.27 in *P. australis*, 0.26 for *M. alterniflorum* and *J. bulbosus*. These elevated F_{ST} values, substantially higher than typically reported for aquatic plants (Santamaría 2002) suggest extremely limited gene flow among lake populations despite their geographic proximity within the Aquitaine region. For *M. alterniflorum*, this pattern is consistent with previous findings (Harris et al. 1992) who reported $F_{ST} = 0.469$, suggesting that limited gene flow may be characteristic of this species across its distribution range. This pronounced genetic structure likely reflects the combined effects of limited dispersal capability, habitat fragmentation, and strong genetic drift. Although neutral markers cannot directly assess local adaptation, neutral genetic diversity often reflects broader evolutionary potential (Reed and Frankham, 2001), and adaptive differentiation could indirectly contribute to observed patterns by limiting effective gene flow, providing an excellent framework for future genomic studies to investigate local adaptation patterns.

These F_{ST} values (0.26–0.27 for common species across 10–50 km) are remarkably high for aquatic plants and contrast with typical patterns where water-mediated dispersal maintains low differentiation (Santamaría 2002).

For comparison, widespread aquatic species often show $F_{ST} < 0.10$ across similar scales: *Potamogeton pectinatus* ($F_{ST} = 0.025–0.089$; Triest and Fénart 2014) and *Ceratophyllum demersum* ($F_{ST} = 0.046$; Engloner et al. 2023). Our values are 3–10 times higher and approach levels typical of terrestrial plants with limited dispersal, such as forest herbs ($F_{ST} = 0.20–0.40$; Vellend 2005) or habitat specialists ($F_{ST} = 0.30–0.50$; Honnay and Jacquemyn 2007), indicating that habitat fragmentation has transformed these aquatic populations into functionally terrestrial-like “island” systems with restricted gene flow.

The high F_{ST} values observed in common species like *P. australis* and *M. alterniflorum* are especially intriguing, as these widespread taxa typically exhibit greater dispersal capability. This pattern suggests that even for abundant species, the isolated nature of these lake systems creates strong barriers to gene flow. Moreover, microsatellite loci exhibit high mutation rates (Ellegren 2004), which can increase genetic differentiation over relatively short evolutionary timescales, potentially contributing to the elevated F_{ST} values alongside reduced gene flow and genetic drift in these isolated lake systems. The extreme isolation is likely exacerbated by anthropogenic landscape modifications that have reduced hydrological connectivity among these systems over the past century (Bertrin et al. 2018), aligning with metapopulation theory predictions that habitat fragmentation increases genetic differentiation even in otherwise common species (Gaggiotti et al. 2018). These findings extend patterns documented by Engloner et al. (2023) and Triest et al. (2010), who similarly demonstrated that habitat isolation and hydrology are critical drivers of genetic differentiation in aquatic plants.

The population genetic structure revealed by STRUCTURE analysis provides critical insights into the demographic connectivity patterns underlying these high F_{ST} values. Six species exhibited strong lake-specific or regional genetic clustering, indicating that contemporary gene flow among lake populations is severely restricted despite their geographic proximity (10–50 km). The consistent north-south genetic divergence pattern, where northern lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau) harbor genetically distinct populations compared to southern lakes (Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse, Étang Blanc), suggests either historical colonization gradients following post-glacial lake formation (Tastet 2019) or differential isolation driven by hydrological disconnection. In contrast, the absence of genetic structure in *E. multicaulis* and *L. dortmanna*, despite testing a wide range of K values ($K = 1–12$), indicates either recent colonization, ongoing high gene flow, or large effective population sizes preventing genetic drift-driven differentiation. The intermediate pattern observed in *L. uniflora*, continuous genetic variation rather than discrete clusters,

suggests isolation-by-distance with more frequent gene flow than in species showing sharp genetic breaks. These contrasting structural patterns demonstrate that co-occurring species can respond in fundamentally different ways to the same landscape configuration, likely reflecting species-specific differences in dispersal ability, reproductive strategies, and demographic history.

The contrasting population genetic structures revealed by STRUCTURE analysis provide insights into how species-specific traits interact with landscape configuration. The consistent tri-partite structure ($K = 3$) in four phylogenetically diverse species (*J. bulbosus*, *M. alterniflorum*, *P. australis*, *S. pungens*) suggests that geographic distance and hydrological connectivity impose similar constraints on gene flow despite varied life histories. The genetic distinctiveness of southern lake populations (particularly Étang Blanc) across multiple species indicates that spatial isolation and environmental degradation act as universal barriers to genetic exchange, overwhelming species-specific dispersal capabilities. The more complex four-cluster structure in *B. ranunculoides* and *C. fragifera*, with sympatric occurrence of distinct lineages, suggests either historical colonization from multiple sources or microhabitat-driven assortative mating. The continuous genetic variation in *L. uniflora* may reflect more effective long-distance dispersal or insufficient time for drift-driven differentiation. Finally, the panmixia in *E. multicaulis* despite significant F_{ST} values presents an intriguing paradox, potentially reflecting very recent divergence below STRUCTURE’s detection threshold or occasional gene flow events sufficient to homogenize allele frequencies.

Clonality as an evolutionary strategy

The patterns of clonality observed across our study sites suggest that asexual reproduction represents an adaptive response to environmental challenges, with environmental gradients significantly influencing genetic parameters and clonality explaining substantial variance among populations. This aligns with Barrett (2015) framework who suggested that clonality represents a strategic trade-off in hydrophytes facing environmental stress, where immediate survival through vegetative propagation outweighs the benefits of genetic recombination. The strong relationship between eutrophication indicators and increased clonality supports this hypothesis, with the highest clonality indices found in the most degraded sites. While clonal reproduction provides short-term population stability and rapid colonization capacity, as evidenced by *P. australis* invasive success in North America (Hazelton et al. 2014), it potentially compromises long-term adaptive potential by limiting recombination and selection (Vallejo-Marín et al. 2010).

Our findings complement those of Triest and Fénart (2014), suggesting that clonality may serve different functions - colonization in stable environments versus stress response in degraded systems - depending on ecological context.

Environmental influences on genetic structure

The geographic structuring evident in our genetic analyses reflects both historical and contemporary connectivity patterns within the Aquitaine lake system, with environmental gradients playing a central role in shaping observed patterns. The geographic pattern of genetic differentiation revealed by STRUCTURE, with southern populations consistently more divergent than northern populations, strongly parallels the environmental degradation gradient identified through physicochemical analyses. Étang Blanc, the most genetically divergent lake across all species also exhibits the most degraded water quality with elevated eutrophication indicators (highest PC1 and PC2 scores). This concordance between genetic and environmental gradients suggests two non-exclusive mechanisms: (i) environmental degradation reduces effective population sizes through demographic decline, accelerating genetic drift and increasing differentiation (Fahrig 2002), and (ii) degraded habitats may impose stronger selection pressures, potentially leading to adaptive divergence that reinforces neutral genetic differentiation by reducing effective gene flow (Moreira and Smith 2023). The intermediate position of Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarosse in both environmental (moderate eutrophication) and genetic (intermediate F_{ST} , intermediate cluster divergence) gradients further supports this environment-genetics coupling.

The species-specific responses to environmental factors suggest varying dispersal abilities, reproductive strategies, and ecological tolerances across macrophyte taxa, contributing to differential patterns of genetic structure across the landscape. For instance, the positive relationship between lake size/watershed area and genetic diversity measures (He, AR), coupled with negative correlations with F_{ST} , indicates that larger lakes with larger watersheds facilitate gene flow and maintain higher genetic diversity. This pattern reflects two complementary mechanisms: larger watersheds represent larger species pools with increased colonization opportunities, enhancing genetic diversity through multiple founding events, while increased connectivity reduces genetic drift effects as predicted by metapopulation theory (Hanski and Gaggiotti 2004).

Étang Blanc exemplifies these processes, as this small, isolated southern lake shows particularly high genetic differentiation and reduced diversity compared to other lakes across multiple species. The pattern appears primarily driven by genetic drift rather than local adaptation alone,

given the site's small size, degraded water quality, and loss of sensitive species like *L. dortmanna*. Disentangling drift-driven from adaptation-driven differentiation would require genomic approaches, but the consistent pattern across multiple species and the strong correlation with water quality degradation strongly implicate environmental factors as key drivers of the observed population genetic structure, aligning with Fahrig (2002) who demonstrated that habitat fragmentation leads to increased genetic differentiation through drift processes in small, isolated water bodies.

Conservation implications

The significant variation in genetic diversity and differentiation across species and lakes has important implications for conservation management of freshwater ecosystems. The limited genetic diversity observed in some species suggests reduced adaptive potential and increased vulnerability to environmental change, particularly concerning given ongoing climate change and anthropogenic pressures on freshwater ecosystems (Hänfling et al. 2016). While traditional conservation efforts often focus on rare and endangered species, our multi-species approach reveals that conservation strategies should consider both species-level genetic characteristics and community-level genetic diversity. Indeed, lakes with higher community-level genetic diversity may possess greater adaptive capacity to environmental change, even if individual species show varying patterns. The contrasting population genetic structures identified through STRUCTURE analysis have direct management implications. Species exhibiting strong lake-specific genetic clusters should be managed as distinct conservation units at the lake scale, with translocation or genetic rescue programs carefully considering population genetic distinctiveness to avoid outbreeding depression. Conversely, species showing panmixia or continuous genetic variation may benefit from landscape-scale connectivity restoration, as their populations are not genetically differentiated and could potentially exchange migrants without genetic incompatibility risks. This underscores the necessity of species-specific genetic assessments to guide conservation actions in multi-species freshwater communities.

Maintaining hydrological connections to facilitate gene flow should be emphasized for conservation planning, consistent with recommendations for preserving evolutionary processes (Crandall et al. 2000). The relationship between habitat connectivity and genetic diversity demonstrated by Engloner et al. (2023) underscores the need to maintain hydrological connections between lake systems when possible. However, conservation strategies must balance connectivity benefits with potential risks, as increased connections could also

facilitate the spread of invasive species. Triest et al. (2010) identified upstream pond systems as important sources of genetic diversity and potential refugia for downstream recolonization, suggesting that conservation strategies should consider not only the preservation of individual lakes but also their position within the broader hydrological network, emphasizing the need to conserve habitats and populations at the watershed scale.

The strong relationship between environmental degradation and increased clonality has important conservation implications for population resilience. Less degraded habitats with lower clonality levels maintain better population resilience through enhanced genetic recombination and adaptive potential. Therefore, habitat restoration efforts could improve both environmental conditions and evolutionary potential of plant communities, as reducing environmental stress may decrease reliance on clonal reproduction and promote sexual reproduction, thereby enhancing long-term adaptive capacity.

The case of *L. dortmanna* represents a concerning example of ongoing threats imposed by global changes. This species has experienced dramatic population decline in some lakes during the course of the study, and genetic analysis reveals that it is essentially monomorphic across all studied populations, showing virtually no genetic diversity rather than simply low diversity. Interestingly, this near-complete genetic uniformity means that potential local disappearance do not translate into significant loss of regional genetic diversity, suggesting that management strategies could potentially include reintroduction projects using individuals from other lakes within the region without significant genetic concerns. Finally, the integration of genetic metrics into conservation planning for aquatic systems may provide early warning signs of vulnerability before demographic declines become apparent, allowing for more proactive management approaches in the face of ongoing environmental changes.

Conclusion

Our study reveals the complex interplay between evolutionary history, reproductive strategies, and environmental context in shaping the genetic structure of macrophyte communities in Aquitaine lakes. The strong taxonomic influence on genetic patterns, coupled with contrasting population genetic structures ranging from strong lake-specific differentiation to panmixia, underscores the importance of evolutionary processes and landscape connectivity in determining contemporary genetic diversity. The significant effect of watershed area on multiple genetic indices suggests that regional species pool

richness constitutes a major determinant of observed genetic diversity, providing greater opportunities for multiple and diverse colonization events in larger systems, while facilitating gene flow and genetic mixing that promotes diversity. Our multi-species approach represents one of the most original aspects of this study, revealing that genetic diversity at the community level can serve as a valuable indicator of ecosystem resilience. Lakes exhibiting greater community-level genetic diversity likely possess superior adaptive capacity in the face of environmental changes, even if individual species show varying patterns. Our results demonstrate that clonality is not merely a reproductive mode but a complex adaptive strategy that responds dynamically to environmental degradation and may play a crucial role in population persistence under anthropogenic stress. Conservation strategies for these systems should therefore acknowledge species-specific genetic characteristics, lake-specific environmental contexts, and community-level genetic diversity as an integrative measure of ecosystem health. Particular attention should be given to populations that combine low genetic diversity with high isolation, as these may be especially vulnerable to environmental change. Understanding how localized human impacts affect genetic structure will also provide valuable insights for developing targeted conservation strategies that address both natural and human-induced drivers of genetic variation in these sensitive freshwater ecosystems. By integrating these genetic insights with ecological understanding, conservation managers can develop more effective approaches for preserving the evolutionary potential of these important freshwater plant communities, both at the level of individual species and across the entire community.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10592-025-01746-7>.

Acknowledgements We are grateful to the Genome Transcriptome Facility of Bordeaux (PGTB, <https://doi.org/10.15454/1.5572396583599417E12>) for performing sequence-based microsatellite genotyping, with the help of Emilie Chancerel, Zoé Compagnie, Adline Delcamp and Erwan Guichoux. Computer time for Structure analysis was provided by the computing facilities MCIA (Mésocentre de Calcul Intensif Aquitain) of the Université de Bordeaux and of the Université de Pau et des Pays de l'Adour. A special thanks goes to Vincent Bertrin, whose contributions were invaluable for the project. We would like to extend our sincere gratitude to all those who participated in fieldwork, including Gwilherm Jan, Yoann Meignant, Baptiste François, Aurélien Tauzin, Alice Maujarret, Lola Deschamps and Sébastien Boutry. We also thank Anaëlle Devaud for providing information from the Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (CBNSA).

Author contributions All authors contributed to conceptualization, analyses, methodology, writing, review and editing.

Data availability Data are available on request.

Declarations

Competing interests The authors declare no competing interests.

References

- Allendorf F, England P, Luikart G, Ritchie P, Ryman N (2008) Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends Ecol Evol* 23:327–337. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008>
- Anderson CB (2018) Protocol: a versatile, inexpensive, high-throughput plant genomic DNA extraction method suitable for genotyping-by-sequencing 10
- Arnaud-Haond S, Duarte CM, Alberto F, Serrão EA (2007) Standardizing methods to address clonality in population studies. *Mol Ecol* 16:5115–5139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x>
- Azzella MM, Vecchia AD, Abeli T, Alahuhta J, Amoroso VB, Ballesteros E, Bertrin V, Brunton D, Bobrov AA, Caldeira C, Ceschin S, Chemeris EV, Čtvrtlíková M, De Winton M, Gacia E, Grishutkin OG, Hofstra D, Ivanova D, Ivanova MO, Konotop NK, Larson DM, Magrini S, Mjelde M, Mochalova OA, Oliveira G, Pedersen O, Pereira JBDS, Ribaud C, Romero Buján MI, Troia A, Vино-gradova YS, Volkova PA, Zandonadi DB, Zueva NV, Bolpagni R (2024) Global assessment of aquatic *Isoetes* species ecology. *Freshw Biol* 69:1420–1437. <https://doi.org/10.1111/fwb.14316>
- Barrett SCH (2015) Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:8859–8866. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501712112>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear Mixed-Effects models using lme4. *J Stat Softw* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bertrin V, Boutry S, Alard D, Haury J, Jan G, Moreira S, Ribaud C (2018) Prediction of macrophyte distribution: the role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Appl Veg Sci* 21:395–410. <https://doi.org/10.1111/avsc.12378>
- Bertrin V, Boutry S, Dutartre A, Jan G, Moreira S, Ribaud C (2019) Rôle fonctionnel, dynamiques écologiques et nécessité de gestion des communautés d'isoétides dans les lacs et étangs du littoral aquitain. *Dynamiques environnementales. J Int de géosciences et de l'environnement* (43–44):202–224. <https://doi.org/10.4000/dynenviron.5819>
- Börner J, Schulz D, Wunder S, Pfaff A (2020) The effectiveness of forest conservation policies and programs. *Annu Rev Resour Econ* 12:45–64. <https://doi.org/10.1146/annurev-resource-110119-025703>
- Brown SS, Chen Y-W, Wang M, Clipson A, Ochoa E, Du M-Q (2017) Primerpooler: automated primer pooling to prepare library for targeted sequencing. *Biol Methods Protoc* 2:bpx006. <https://doi.org/10.1093/biomet/bpx006>
- Bushnell B, Rood J, Singer E (2017) Bbmerge – accurate paired shotgun read merging via overlap. *PLoS One* 12:e0185056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185056>
- Carpenter SR, Lodge DM (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat Bot* 26:341–370. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)
- Chaisson MJ, Tesler G (2012) Mapping single molecule sequencing reads using basic local alignment with successive refinement (BLASR): application and theory. *BMC Bioinformatics* 13:238. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-13-238>
- Core Team R (2024) R: Language and environment for statistical computing
- Costanza R, De Groot R, Sutton P, Van Der Ploeg S, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Glob Environ Change* 26:152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol Evol* 15:290–295. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01876-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01876-0)
- Crutsinger GM (2016) A community genetics perspective: opportunities for the coming decade. *New Phytol* 210:65–70. <https://doi.org/10.1111/nph.13537>
- Cui X, Li C, Qin S, Huang Z, Gan B, Jiang Z, Huang X, Yang X, Li Q, Xiang X, Chen J, Zhao Y, Rong J (2022) High-throughput sequencing-based microsatellite genotyping for polyploids to resolve allele dosage uncertainty and improve analyses of genetic diversity, structure and differentiation: a case study of the hexaploid *Camellia oleifera*. *Mol Ecol Resour* 22:199–211. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13469>
- Delord C, Petit EJ, Blanchet S, Longin G, Rinaldo R, Vigouroux R, Roussel J-M, Le Bail P-Y, Launey S (2023) Contrasts in river-scape patterns of intraspecific genetic variation in a diverse Neotropical fish community of high conservation value. *Heredity*. <https://doi.org/10.1038/s41437-023-00616-7>
- Des Roches S, Post DM, Turley NE, Bailey JK, Hendry AP, Kinnison MT, Schweitzer JA, Palkovacs EP (2017) The ecological importance of intraspecific variation. *Nat Ecol Evol* 2:57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- Ellegren H (2004) Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nat Rev Genet* 5:435–445. <https://doi.org/10.1038/nrg1348>
- Engloner AI, Németh K, Kós PB, Meglécz E, Bereczki J (2023) Genetic diversity of the submerged macrophyte *ceratophyllum demersum* depends on habitat hydrology and habitat fragmentation. *Front Plant Sci* 14:1277916. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1277916>
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol Ecol* 14(8):2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fahrig L (2002) EFFECT OF HABITAT FRAGMENTATION ON THE EXTINCTION THRESHOLD: A SYNTHESIS<Superscript>*</Superscript>. *Ecol Appl* 12:346–353. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012%255B0346:EOHFOT%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012%255B0346:EOHFOT%255D2.0.CO;2)
- Farmer AM, Adams MS (1989) A consideration of the problems of scale in the study of the ecology of aquatic macrophytes. *Aquat Bot* 33:177–189. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(89\)90036-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90036-3)
- Frankham R (1995) CONSERVATION GENETICS. *Annu Rev Genet* 29:305–327. <https://doi.org/10.1146/annurev.ge.29.120195.001513>
- Fried G, Affre L, Albert A, Antonetti P, Bretagnolle F, Caillon A, Chabrol L, Cottaz C, Dao J, Delangue B, Dortel F, Decocq G, Dommanget F, Geslin J, Girod C, Gourvil J, Kessler F, Molina J, Petit Y, Perriat F, Tison J-M, Toussaint B, van Es J, Vuilleminot M, Zech-Matterne V, Brun C (2024) Analysis of the terminology relating to exogenous vascular plants: application to the inventory of archaeophytes and neophytes of metropolitan France. *Naturae* 69–97. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a4>
- Gaggiotti OE, Chao A, Peres-Neto P, Chiu C, Edwards C, Fortin M, Jost L, Richards CM, Selkoe KA (2018) Diversity from genes to ecosystems: a unifying framework to study variation across biological metrics and scales. *Evol Appl* 11:1176–1193. <https://doi.org/10.1111/eva.12593>
- García-Girón J, García P, Fernández-Aláez M, Bécares E, Fernández-Aláez C (2019) Bridging population genetics and the metacommunity perspective to unravel the biogeographic processes shaping genetic differentiation of *myriophyllum alterniflorum* DC. *Sci Rep* 9:18097. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54725-7>

- Gargiulo R, Budde KB, Heuertz M (2025) Mind the lag: understanding genetic extinction debt for conservation. *Trends Ecol Evol* 40:228–237. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.10.008>
- Gleick PH (1996) Basic water requirements for human activities: meeting basic needs. *Water Int* 21:83–92. <https://doi.org/10.1080/02508069608686494>
- Guichoux E, Lagache L, Wagner S, Chaumeil P, Léger P, Lepais O, Lepoittevin C, Malausa T, Revardel E, Salin F, Petit RJ (2011) Current trends in microsatellite genotyping. *Mol Ecol Resour* 11:591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Habel JC, Schmitt T (2018) Vanishing of the common species: empty habitats and the role of genetic diversity. *Biol Conserv* 218:211–216. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.018>
- Hänfling B, Lawson Handley L, Read DS, Hahn C, Li J, Nichols P, Blackman RC, Oliver A, Winfield IJ (2016) Environmental DNA metabarcoding of lake fish communities reflects long-term data from established survey methods. *Mol Ecol* 25:3101–3119. <https://doi.org/10.1111/mec.13660>
- Hanski I, Gaggiotti O (2004) *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Oxford University Press, New York, pp 3–22. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50003-9>
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) Spag e d i: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol Ecol Notes* 2:618–620. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>
- Harris SA, Maberly SC, Abbott RJ (1992) Genetic variation within and between populations of *myriophyllum alterniflorum* DC. *Aquat Bot* 44:1–21. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(92\)90077-V](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90077-V)
- Hazelton ELG, Mozdzer TJ, Burdick DM, Kettenring KM, Whigham DF (2014) *Phragmites australis* management in the united states: 40 years of methods and outcomes. *AoB PLANTS* 6. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu001>
- Hoban S, Archer FI, Bertola LD, Bragg JG, Breed MF, Bruford MW, Coleman MA, Ekblom R, Funk WC, Grueber CE, Hand BK, Jaffé R, Jensen E, Johnson JS, Kershaw F, Liggins L, MacDonald AJ, Mergeay J, Miller JM, Muller-Karger F, O'Brien D, Paz-Vinas I, Potter KM, Razgour O, Vernesi C, Hunter ME (2022) Global genetic diversity status and trends: towards a suite of essential biodiversity variables (EBVs) for genetic composition. *Biol Rev* 97:1511–1538. <https://doi.org/10.1111/brv.12852>
- Honnay O, Jacquemyn H (2007) Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conserv Biol* 21:823–831. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00646.x>
- Hoogenboom J (2017) *FDSTools*: A software package for analysis of massively parallel sequencing data with the ability to recognise and correct STR stutter and other PCR or sequencing noise. *Forensic Sci Int* 14
- Hu Z-M, Zhong K-L, Weinberger F, Duan D-L, Draisma SGA, Serrão EA (2020) Linking ecology to genetics to better understand adaptation and evolution: a review in marine macrophytes. *Front Mar Sci* 7:545102. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.545102>
- Hughes PW, Jaworski AF, Davis CS, Aitken SM, Simons AM (2014) Development of polymorphic microsatellite markers for Indian tobacco, *Lobelia inflata* (Campanulaceae). *Appl Plant Sci* 2:1300096. <https://doi.org/10.3732/apps.1300096>
- Jamoneau A, Bourai L, Devreux L, Percaille L, Queau A, Bertrin V (2021) Influence of historical landscape on aquatic plant diversity. *J Veg Sci*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12839>
- Justus J, Sarkar S (2002) The principle of complementarity in the design of reserve networks to conserve biodiversity: a preliminary history. *J Biosci* 27:421–435. <https://doi.org/10.1007/BF02704970>
- Kumar M, Conroy G, Ogbourne S, Cairns K, Borburgh L, Subramanian S (2023) Genomic signatures of bottleneck and founder effects in dingoes. *Ecol Evol* 13:e10525. <https://doi.org/10.1002/cece3.10525>
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2017) lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *J Stat Softw* 82. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lacoul P, Freedman B (2006) Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ Rev* 14:89–136. <https://doi.org/10.1139/a06-001>
- Lawrence ER, Fraser DJ (2020) Latitudinal biodiversity gradients at three levels: linking species richness, population richness and genetic diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 29:770–788. <https://doi.org/10.1111/geb.13075>
- Leblond N, Caze G (2018) *Liste Rouge de La Flore vasculaire d'aquitaine*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique, Audenge, France
- Leffler EM, Bullaughey K, Matute DR, Meyer WK, Séguérel L, Venkat A, Andolfatto P, Przeworski M (2012) Revisiting an old riddle: what determines genetic diversity levels within species? *PLoS Biol* 10:e1001388. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001388>
- Lepais O, Bacles CFE (2011) Comparison of random and SSR-enriched shotgun pyrosequencing for microsatellite discovery and single multiplex PCR optimization in *Acacia harpophylla* F. Muell. *Ex Benth. Mol Ecol Resour* 11:711–724. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03002.x>
- Lepais O, Chancerel E, Boury C, Salin F, Manicki A, Taillebois L, Dutech C, Aissi A, Bacles CFE, Daverat F, Launey S, Guichoux E (2020) Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8:e9085
- Li L, Lan Z, Chen J, Song Z (2018) Allocation to clonal and sexual reproduction and its plasticity in *Vallisneria spirulosa* along a water-depth gradient. *Ecosphere* 9:e02070. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2070>
- Mace GM, Collar NJ, Gaston KJ, Hilton-Taylor C, Akçakaya HR, Leader-Williams N, Milner-Gulland EJ, Stuart SN (2008) Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conserv Biol* 22:1424–1442. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01044.x>
- Megléc E, Pech N, Gilles A, Dubut V, Hingamp P, Trilles A, Grenier R, Martin J (2014) QDD version 3.1: a user-friendly computer program for microsatellite selection and primer design revisited: experimental validation of variables determining genotyping success rate. *Mol Ecol Resour* 14:1302–1313. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12271>
- Moreira LR, Smith BT (2023) Convergent genomic signatures of local adaptation across a continental-scale environmental gradient. *Sci Adv* 9:eadd0560. <https://doi.org/10.1126/sciadv.add0560>
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci* 70:3321–3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
- Pitkänen H, Peuraniemi M, Westerborn M, Kilpi M, Numers MV (2013) Long-term changes in distribution and frequency of aquatic vascular plants and charophytes in an estuary in the Baltic sea. *Ann Bot Fenn* 50:1–54. <https://doi.org/10.5735/085.050.701>
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Raffard A, Santoul F, Cucherousset J, Blanchet S (2019) The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis: the ecological effects of intraspecific diversity. *Biol Rev* 94:648–661. <https://doi.org/10.1111/brv.12472>
- Reed DH, Frankham R (2001) How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* 55:1095–1103. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00629.x>

- Reid AJ, Carlson AK, Creed IF, Eliason EJ, Gell PA, Johnson PTJ, Kidd KA, MacCormack TJ, Olden JD, Ormerod SJ, Smol JP, Taylor WW, Tockner K, Vermaire JC, Dudgeon D, Cooke SJ (2019) Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol Rev* 94:849–873. <https://doi.org/10.1111/brev.12480>
- Riis T, Kelly-Quinn M, Aguiar FC, Manolaki P, Bruno D, Bejarano MD, Clerici N, Fernandes MR, Franco JC, Pettit N, Portela AP, Tammeorg O, Tammeorg P, Rodríguez-González PM, Dufour S (2020) Global overview of ecosystem services provided by riparian vegetation. *Bioscience* 70:501–514. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa041>
- Rodger JG, Bennett JM, Razanajatovo M, Knight TM, Van Kleunen M, Ashman T-L, Steets JA, Hui C, Arceo-Gómez G, Burd M, Burkle LA, Burns JH, Durka W, Freitas L, Kemp JE, Li J, Pauw A, Vamori JC, Wolowski M, Xia J, Ellis AG (2021) Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. *Sci Adv* 7:eabd3524. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd3524>
- Romiguier J, Gayral P, Ballenghien M, Bernard A, Cahais V, Chenuil A, Chiari Y, Dernat R, Duret L, Faivre N, Loire E, Lourenco JM, Nabholz B, Roux C, Tsagkogeorga G, Weber AA-T, Weinert LA, Belkhir K, Bierne N, Glémin S, Galtier N (2014) Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity. *Nature* 515:261–263. <https://doi.org/10.1038/nature13685>
- Ronnie Drever C, C. Drever M, J.H. Sleep D (2012) Understanding rarity: a review of recent conceptual advances and implications for conservation of rare species. *For Chron* 88:165–175. <https://doi.org/10.5558/tfc2012-033>
- Sand-Jensen K, Riis T, Vestergaard O, Larsen SE (2000) Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *J Ecol* 88:1030–1040. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00519.x>
- Santamaría L (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol* 23:137–154. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Schaible R, Bergmann I, Schubert H (2011) Genetic structure of sympatric sexually and parthenogenetically reproducing population of *Chara canescens* (Charophyta). *ISRN Ecol* 2011:1–13. <https://doi.org/10.5402/2011/501838>
- Schmidt C, Hoban S, Jetz W (2023) Conservation macrogenetics: harnessing genetic data to meet conservation commitments. *Trends Genet* 39:816–829. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2023.08.002>
- Seymour F, Harris NL (2019) Reducing tropical deforestation. *Science* 365:756–757. <https://doi.org/10.1126/science.aax8546>
- Shafer ABA, Wolf JBW, Alves PC, Bergström L, Bruford MW, Brännström I, Colling G, Dalén L, De Meester L, Eklom R, Fawcett KD, Fior S, Hajibabaei M, Hill JA, Hoezel AR, Höglund J, Jensen EL, Krause J, Kristensen TN, Krützen M, McKay JK, Norman AJ, Ogden R, Österling EM, Ouborg NJ, Piccolo J, Popović D, Primmer CR, Reed FA, Roumet M, Salmons J, Schenker T, Schwartz MK, Segelbacher G, Senn H, Thaulow J, Valtonen M, Veale A, Vergeer P, Vijay N, Vilà C, Weissensteiner M, Wennerström L, Wheat CW, Zieliński P (2015) Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol Evol* 30:78–87. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.009>
- Smardon R (2014) Wetland ecology principles and conservation, second edition. *Water* 6:813–817. <https://doi.org/10.3390/w6040813>
- Strayer DL, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J North Am Benthol Soc* 29:344–358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Tastet J-P (2019) Histoire géologique des lacs et étangs du Littoral aquitain. *Dyn Environnementales* 10–31. <https://doi.org/10.4000/dynenviron.3358>
- Theodoridis S, Fordham DA, Brown SC, Li S, Rahbek C, Nogues-Bravo D (2020) Evolutionary history and past climate change shape the distribution of genetic diversity in terrestrial mammals. *Nat Commun* 11:2557. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-1644-9-5>
- Tilman D, Clark M, Williams DR, Kimmel K, Polasky S, Packer C (2017) Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546:73–81. <https://doi.org/10.1038/nature22900>
- Triest L, Fénart S (2014) Clonal diversity and spatial genetic structure of *potamogeton pectinatus* in managed pond and river populations. *Hydrobiologia* 737:145–161. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1583-9>
- Triest L, Thi T, Le Thi V, Sierens D, Van Geert T, A (2010) Genetic differentiation of submerged plant populations and taxa between habitats. *Hydrobiologia* 656:15–27. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0434-1>
- Vallejo-Marín M, Dorken ME, Barrett SCH (2010) The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:193–213. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120258>
- Vellend M (2005) Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *Am Nat* 166:199–215. <https://doi.org/10.1086/431318>
- Vellend M, Lajoie G, Bourret A, Múrria C, Kembel SW, Garant D (2014) Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Mol Ecol* 23:2890–2901. <https://doi.org/10.1111/mec.12756>
- Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR, Davies PM (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467:555–561. <https://doi.org/10.1038/nature09440>
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Whitham TG, Allan GJ, Cooper HF, Shuster SM (2020) Intraspecific genetic variation and species interactions contribute to community evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 51:587–612. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-123655>
- Wood D, Besnard G, Beerling DJ, Osborne CP, Christin P-A (2020) Phylogenomics indicates the “living fossil” *Isoetes* diversified in the Cenozoic. *PLoS One* 15:e0227525. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227525>
- Wu Z, Yu D, Xu X (2013) Development of microsatellite markers in the hexaploid aquatic macrophyte, *Myriophyllum spicatum* (Haloragaceae). *Appl Plant Sci* 1:1200230. <https://doi.org/10.3732/apps.1200230>

Chapitre 4 : Corrélations espèces-génétique causées par l'environnement : implications pour la conservation des macrophytes des écosystèmes lacustres

a. Contexte et objectifs

La corrélation entre la diversité génétique d'un espèce d'intérêt et la diversité taxonomique de sa communautés associée (SGDC) demeurent un concept central en écologie des communautés pour comprendre comment les processus évolutifs et écologiques interagissent à travers les niveaux hiérarchiques de diversité. Bien que la théorie prédise des corrélations positives reflétant la réponse parallèle à des gradients environnementaux, les données empiriques révèlent une situation plus complexe : seule une fraction des études documente des SGDC significatives, et l'amplitude de ces corrélations varie dramatiquement entre espèces et contextes. Cette étude examine les mécanismes déterminant cette hétérogénéité en testant si les α -SGDC chez huit macrophytes reflètent des réponses environnementales indépendantes ou des processus biotiques résiduels influençant l'assemblage communautaire.

b. Méthodologie

Nous avons appliqué une modélisation par équations structurelles (*piecewise* SEM) pour tester les relations directes et indirectes reliant diversité génétique (*Hill* $q=1$) et diversité taxonomique (Shannon) à travers 154 combinaisons population-espèce. Les variables environnementales (superficie du bassin versant, distance à la rivière, couverture d'habitat naturel, accessibilité, exposition au vent, pente) ont été standardisées et intégrées comme prédicteurs communs des deux niveaux de diversité. Pour les deux espèces montrant des α -SGDC significatives (*B. ranunculoides*, *S. pungens*), nous avons décomposé la corrélation observée en trois composantes : effets directs environnementaux, covariances entre variables environnementales, et variance résiduelle reflétant des processus non mesurés.

c. Résultats principaux

Le modèle d'équations structurelles global révèle que le faible signal de α -SGDC observé à l'échelle communautaire ($r = 0,207$) est surtout attribuable à des réponses environnementales indépendantes plutôt qu'à un couplage génético-taxonomique direct. L'effet direct de la diversité spécifique sur la diversité génétique demeure non-significatif ($\beta = 0,0015$, $p = 0,982$), indiquant une influence environnementale dominante. Les variables environnementales structurent cependant les deux niveaux de diversité selon des relations partiellement découplées : la superficie du bassin versant et la distance à la rivière augmentent la diversité génétique, tandis que la couverture d'habitat naturel, les modifications anthropiques et l'accessibilité influencent principalement la diversité spécifique. L'accessibilité montre des effets antagonistes : elle diminue la diversité spécifique ($\beta = -0,386$, $p < 0,001$) sans influencer significativement la diversité génétique ($\beta = -0,0555$, $p = 0,357$).

La décomposition de variance pour *B. ranunculoides* et *S. pungens* révèle que 59-63 % de l'amplitude de corrélation résulte des facteurs environnementaux, tandis que 37-41 % demeurent inexpliqués par les variables environnementales mesurées. Ces composantes résiduelles

significatives ($p < 0,05$) suggèrent que des processus biotiques ou des facteurs environnementaux non mesurés contribuent significativement aux α -SGDC observées chez ces deux espèces.

d. Implications pour la conservation

Les patrons idiosyncrasiques observés à travers les espèces et les lacs indiquent que la protection de la diversité spécifique ne garantit pas automatiquement la conservation de la diversité génétique. Pour les espèces où les α -SGDC sont significatives (*B. ranunculoides*, *S. pungens*), la corrélation est entièrement médiatisée par les variables environnementales : richesse spécifique et diversité génétique répondent en parallèle aux mêmes gradients (surface lacustre, connectivité hydraulique, couvert naturel) sans corrélation biologique directe. Les stratégies de conservation devraient donc privilégier le maintien de la connectivité hydrologique et la naturalité des habitats, facteurs influençant simultanément les deux niveaux de diversité, plutôt que de supposer qu'une gestion ciblant la richesse spécifique bénéficiera automatiquement à la diversité génétique. Les résultats soulignent que les approches multi-espèces tenant compte des traits biologiques contrastés demeurent essentielles pour développer des stratégies adaptées aux réalités complexes des réseaux lacustres isolés.

Environmental factors drive species–
genetic diversity correlations in aquatic
macrophyte communities

1. Abstract

Understanding how biodiversity is structured across hierarchical levels is central to linking ecological and evolutionary processes. Species-genetic diversity correlations (α -SGDCs) serve as indicators of how shared environmental drivers simultaneously shape community and population evolution. However, α -SGDC significance and sign remain highly variable across empirical studies. Here, we investigated multi-specific α -SGDCs in aquatic macrophyte communities across four coastal lakes in southwestern France, integrating genetic and taxonomic diversity data for eight species with contrasting life histories. Using *Hill numbers* (orders $q = 0, 1$, and 2) we quantified α -SGDCs at community and species scales and assessed the relative influence of environmental filtering using correlational analyses, variance partitioning, and piecewise structural equation modeling.

At the community level, α -SGDCs were consistently positive but weak, with no evidence for a direct causal link between species and genetic diversity. Instead, both levels of diversity responded independently to partially overlapping environmental gradients. Taxonomic diversity was primarily structured by landscape composition and historical land use, whereas genetic diversity was mainly driven by habitat size and hydrological connectivity. Species-specific analyses revealed high heterogeneity: significant α -SGDCs persisted after accounting for environmental effects in only two species, likely arising through distinct pathways. For these taxa, correlations appear driven by either ongoing sexual reproduction or historical demographic legacies, depending on their reproductive strategy.

Our results demonstrate that α -SGDCs in aquatic macrophytes are not universal but are highly context-dependent, as their strength is modulated by local habitat configuration (e.g., shoreline slope and patch size) and species-specific life-history traits. This study highlights the need for multispecies approaches and metric standardization to infer biodiversity dynamics and informs conservation strategies aiming to jointly preserve species and genetic diversity in freshwater ecosystems.

2. Keywords

Environmental filtering; Species-genetic diversity correlations; *Hill numbers*; Macrophytes communities

3. Introduction

Understanding how biodiversity is organized across hierarchical levels remains a central challenge in ecology and evolutionary biology. The study of species-genetic diversity correlations (α -SGDCs) has emerged as a fundamental approach to investigate eco-evolutionary processes driving species community evolution. α -SGDCs represent the statistical relationships between species diversity within local communities and the intraspecific genetic diversity of focal species inhabiting these same communities (Vellend and Geber, 2005; Lamy et al., 2017). This conceptual framework reflects the theoretical expectation that "the forces maintaining species diversity and genetic diversity are similar" (Antonovics, 2003), with parallel influences of environmental characteristics (area, connectivity, and environmental heterogeneity) on processes such as drift, dispersal and selection acting on both levels of diversity, thereby generating positive α -SGDCs.

α -SGDCs serve as a conceptual bridge between population dynamics and community assembly processes, revealing interconnections between hierarchical levels of biodiversity organization (Vellend, 2005; Vellend and Agrawal, 2010). However, empirical evidence reveals a more complex picture than theoretical expectations suggest. A comprehensive review found that only 11% of empirical SGDCs are significantly positive, a fraction comparable to significantly negative correlations (Lamy et al., 2017). Recent multispecies studies have further demonstrated that α -SGDCs can be weak or absent in specific contexts, for instance when strong genetic drift and immigration stochasticity decouple the processes governing species and genetic diversity as observed in isolated habitat patches (Gizaw et al., 2025). This empirical variability reflects the relative contributions of various evolutionary mechanisms, including both neutral (drift, immigration) and adaptive (selection) processes.

Evolutionary processes operating within populations (e.g. drift, migration, and selection) generate a positive expectation for α -SGDCs through parallel effects of abiotic factors: surface area increases both effective population size (promoting allelic diversity through reduced drift) and habitat heterogeneity (enabling species coexistence), while dispersal simultaneously structures both genetic and taxonomic diversity (Vellend, 2005). This positive α -SGDC baseline is then modulated by biotic interactions, which alter the sign and magnitude of α -SGDC. Ecological facilitation increases α -SGDCs because a genetically diverse facilitating species simultaneously expands available niches and resources, increasing species diversity in the community. Conversely, interspecific competition can decrease α -SGDCs when competitively dominant species maintain high genetic diversity (due to large population sizes) while simultaneously excluding weaker competitors, thereby reducing species diversity. Fridley and Grime (2010) demonstrated precisely this pattern: productive grasslands where competitive dominants maintained high genetic diversity supported fewer coexisting species than resource-limited sites where weak competition permitted species coexistence despite lower genetic diversity in dominant species.

Freshwater macrophytes represent valuable model organisms for α -SGDC research due to their pronounced environmental responsiveness (Santamaría, 2002). In lake ecosystems, macrophyte populations are structured in discrete habitat patches, with communities organized along water depth gradients where strong biotic interactions operate, including competition for light and nutrients and facilitation through habitat provision. These characteristics offer opportunities to dissect how abiotic drivers (area, connectivity, water depth) and biotic interactions jointly shape

both genetic and species diversity. However, a significant research gap remains: existing population genetics studies of macrophytes have focused primarily on single species, limiting understanding of how α -SGDCs emerge at the community level and whether patterns vary predictably across species with contrasting life histories (Fan et al., 2021; Lamy et al., 2017). This study addresses this gap by employing a multispecies approach investigating α -SGDC patterns across eight species with contrasting life histories and reproductive strategies across environmental gradients, enabling evaluation of whether α -SGDC patterns vary predictably across species and ecological contexts.

In the literature, α -SGDC studies have been conducted across diverse spatial scales and using varied diversity metrics, yet the rationale for metric choice often remains implicit. A meta-analysis of 155 α -SGDC datasets revealed extensive heterogeneity: genetic diversity is quantified using allelic richness, heterozygosity, or haplotype diversity, while species diversity employs species richness, Shannon diversity, or Simpson indices, with minimal standardization (Xie et al., 2021). This variability matters because metric choice fundamentally shapes inferred patterns by differentially weighting rare versus common elements. In this study, we focus on alpha-diversity SGDCs, examining local within-site correlations between genetic and taxonomic diversity. We employ *Hill numbers* as a unified framework spanning orders $q = 0$ (allelic/species richness), $q = 1$ (Shannon equivalent), and $q = 2$ (heterozygosity/Simpson equivalent), enabling systematic comparison of α -SGDC patterns across the rarity-commonness spectrum (Chao et al., 2024; Jost, 2006).

Hill numbers of different orders capture fundamentally distinct biological information through differential weighting of common versus rare elements. *Hill* order $q = 0$ (richness) assigns equal weight to all elements, making it highly sensitive to rare variants. *Hill* orders $q = 1$ (Shannon equivalent) and $q = 2$ (Simpson equivalent) integrate variant frequencies, with $q = 2$ depending primarily on dominant elements due to squared frequency weighting.

This differential sensitivity creates a predictable response sequence to diversity loss: because rare elements disappear first, richness ($q = 0$) declines earliest, followed by $q = 1$, while $q = 2$ remains stable until dominant elements are affected (Hillebrand et al., 2018; Jost, 2006). Consequently, a transient excess of $q = 2$ diversity relative to $q = 0$ suggest recent diversity loss, a pattern exploited in population genetics to detect recent bottlenecks (Luikart and Cornuet, 1998). This diagnostic potential remains largely unexplored in community ecology and α -SGDC studies, where comparing diversity orders could similarly reveal non-equilibrium dynamics. Comparing α -SGDCs across *Hill* orders may thus reveal whether genetic and taxonomic diversity respond to similar or distinct temporal dynamics, although this approach remains to be formally tested.

In large lake systems, environmental heterogeneity often manifests as pronounced contrasts between shorelines, driven by basin morphometry and differential land-use patterns (Santamaría, 2002). These shore-specific conditions act as powerful environmental filters structuring macrophyte community assembly and population connectivity (Keddy, 2010). According to the 'parallel influence' hypothesis, sharp environmental gradients should induce congruent shifts in both species and genetic diversity (Vellend, 2005).

In our Aquitaine lake system, basin geomorphology creates a pronounced east-west asymmetry. The western shores, constrained by coastal dunes, feature steep underwater slopes that

geometrically restrict littoral habitat to narrow fringes. In contrast, the eastern shores exhibit gentle slopes, generating extensive littoral shelves with substantially larger habitat patches at equivalent water depths. While western shores are relatively sheltered by dune vegetation, eastern shores experience greater wave exposure and human accessibility. This natural contrast provides an opportunity to test whether habitat size, the primary difference between shores, drives parallel responses in both genetic and taxonomic diversity, with disturbance acting as a potential secondary factor.

This study investigates species-genetic diversity correlations in macrophyte communities of southwestern French coastal lakes, addressing three key questions: (i) At the community level, are taxonomic and genetic diversity driven by shared environmental factors, and if so, is there evidence for a direct causal link between diversity levels? (ii) Do environmental drivers differentially structure genetic diversity across species with contrasting life histories? (iii) For species exhibiting significant α -SGDCs, are these correlations entirely explained by environmental mediation, or do residual correlations persist after accounting for environmental effects?

Based on existing theoretical frameworks, we expect positive α -SGDCs to emerge from the parallel effects of abiotic factors on both levels of biodiversity. We predict that the larger habitat patches characteristic of eastern shores will support higher diversity at both levels through increased niche availability and reduced genetic drift (Lamy et al., 2017). We further hypothesize that α -SGDC strength will vary among species depending on their reproductive strategy and demographic history, with some species tracking current environmental conditions while others reflect historical legacies.

4. Materials and methods

a. Study area: the Aquitaine Coastal Lakes

The Aquitaine coastal region hosts France's most extensive system of natural freshwater lakes, originating from the obstruction of ancient river mouths by advancing parabolic dune systems approximately 1,000 years ago (Tastet, 2019). This study focuses on four shallow lacustrine systems (Figure 32) that constitute the remaining refuges for protected isoetid plant communities: Carcans-Hourtin (3.1m average depth), Lacanau (2.4m average depth), Cazaux-Sanguinet (7.1m average depth) and Parentis-Biscarrosse (7.4m average depth).

The geological origin of these systems has resulted in remarkably similar ecological characteristics, particularly their acidic sandy substrates and biogeochemical properties. However, they exhibit contrasting trophic conditions ranging from oligotrophic status in Carcans-Hourtin and Cazaux-Sanguinet, through mesotrophic conditions in Lacanau, to eutrophic state in Parentis-Biscarrosse. These lakes experience significant anthropogenic pressure originating from recreational uses (swimming, water sports), traditional practices (hunting, fishing), and industrial activities (potable water extraction, petroleum industry). Carcans-Hourtin and Lacanau lakes are linked via the Canal des Étang, while Cazaux-Sanguinet and Parentis-Biscarrosse lakes are connected through the Canal des Landes (Figure 32). The temperate climate is oceanic (annual precipitation ~944 mm, mean temperatures 9.1-18.5°C), and water level fluctuates generally less than 1m.



Figure 32 Map of study area showing the four coastal lakes along the Atlantic coast of southwestern France. Black crosses indicate sampling stations where macrophyte communities and genetic samples were collected.

b. Isoetids community

The Aquitaine coastal lakes support macrophyte assemblages including isoetid plant communities. Isoetid is an aquatic plant growth form characterized by small, slow-growing, evergreen individuals adapted to nutrient-poor conditions (Jensen and Søndergaard, 1978; Roelofs, 1983). Hereafter, isoetid communities encompass isoetid species and associated macrophytes species characteristic of oligotrophic to mesotrophic, soft-water lakes with acidic, sandy substrates and poor nutrient status (Søndergaard and Sand-Jensen, 1979). Isoetid species are typically distributed in shallow littoral zones along gently sloping shorelines where wave action prevents organic matter accumulation, creating ideal conditions for these stress-tolerant plants. The four study lakes support key isoetid indicator species including *L. uniflora* and *L. dortmanna*, along with diverse assemblages of associated macrophytes comprising 85 species across the four lakes.

Our genetic investigation focused on eight macrophyte species selected to integrate the most representative species of these plant communities. The studied taxa include two patrimonial amphibious isoetids, *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna*, endangered species forming characteristic lawns in shallow waters; two amphibious species capable of both submerged and emergent growth (*Baldellia ranunculoides*, *Juncus bulbosus*); two strictly submerged hydrophyte

(*Chara fragifera*, *Myriophyllum alterniflorum*); and three emergent helophytes (*Eleocharis multicaulis*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus pungens*). Both isoetid species (*L. dortmanna* and *L. uniflora*) are legally protected at the national level in France, listed as endangered or vulnerable on regional Red Lists. This study received legal authorization to collect samples. *Lobelia dortmanna* was subsequently excluded from analyses due to near-complete monomorphism across the study region (Debailleul et al., 2026), reducing the final dataset to eight species.

c. Sampling protocol and environmental data

Genetic material collection was conducted across three field seasons spanning spring and summer periods from 2021 to 2023. We established six sampling points per lake system (except for Parentis-Biscarrosse lake where we sampled 7 stations to maximise the number of plant species), totalling 27 stations across the four study sites. Sample stations were strategically positioned to achieve homogeneous spatial coverage around lake shoreline and to maximize the presence of target species (Table S 1). Each sampling station encompassed approximately 100 meters of shoreline extending to a maximum water depth of 2 meters, representing the typical littoral habitat zone of these lacustrine systems.

Individual plant collections targeted up to 15 specimens per species at each station, with genetic samples consisting of leaf or stem tissue fragments. All botanical material was immediately preserved in labelled tea bags containing silica gel desiccant and stored in sealed plastic containers until molecular analysis. Sampling design prioritized random individual selection within each station whenever feasible.

Species abundance was assessed in 2024 using GPS coordinates to relocate identical sampling stations from the genetic survey. Abundance scoring employed a standardized six-point scale for each macrophyte species following (Kohler, 1978): 0 (absent), 1 (few scattered individuals), 2 (small patches), 3 (frequent small patches), 4 (large discontinuous beds), and 5 (large continuous beds) (Table S 2).

Bathymetric slopes for each station were estimated using linear regression of water depth (Z) against distance from the shoreline, where the reference point was the highest elevation (representing the shoreline). Slope estimates are expressed as metric ratios (m/m); negative values indicate descent toward open water, such that more negative values reflect steeper slopes.

To identify the drivers of genetic and taxonomic diversity, we characterized the environment of each sampling station using abiotic, spatial, and landscape variables, organized into five thematic blocks:

1. Physical block. This block includes local habitat characteristics: site area, underwater slope and wind exposure. The shoreline orientation (shore) serves as a proxy for the basin's geomorphological contrast, where steeper slopes on western shores contrast with the broader, gently sloping littoral zones of the eastern shores.

Wind exposure index (WEX) quantifies hydrodynamic exposure and wave energy reaching each sampling station, calculated as $WEX = (\text{Fetch} \times \text{Wind Speed} \times 0.001) + \text{correction factor}$, where Fetch is the maximum unobstructed distance from the station to the lake shoreline in the direction of incoming wind, and the correction factor accounts for zero-fetch conditions

(Wunderlich et al., 2025). WEX values were calculated for each sampling station using daily wind data from Météo France stations 33529001 (Hourtin) and 33540001 (Lacanau) for the period 2024-2025. Daily wind speed (m/s) and direction (degrees) were filtered for quality, with wind directions rounded to the nearest 10-degree interval. Fetch distances were computed using geometric algorithms determining maximum unobstructed distance to lake shorelines. Daily WEX values were then summed across the entire study period to produce cumulative wind exposure indices for each station.

2. **Spatial.** To account for broad-scale spatial structures and potential autocorrelation, we included the geographic coordinates (centroids X and Y) of each station.

3. **Isolation.** Habitat connectivity was assessed through hydrological distance to the nearest river and site accessibility. Accessibility was quantified as the minimum energy expenditure (MEE, in kilojoules) required to reach each sampling station by foot from the nearest access point, computed using a least-cost-path framework (Wunderlich et al., 2025). Lower MEE values indicate higher accessibility and greater potential for human-mediated impacts.

4. **Recent Landscape (2018).** Contemporary land use within a 500 m buffer was characterized using CORINE Land Cover (2018) data: agricultural land, forest cover, wetlands/moorlands, and urban areas.

5. **Historical Landscape (1965).** To assess the influence of historical land use on current diversity patterns, we utilized historical data (Jamoneau et al., 2021) to reconstruct landscape composition for the period 1965: fields, forest, meadows, artificial surfaces, and semi-urban areas.

d. Microsatellites design, DNA sequencing and genotyping

Individual genotyping was performed using species-specific microsatellite markers developed through low-coverage whole-genome sequencing, with 96 loci initially selected per species and 48 additional primers developed for three species (*L. uniflora*, *M. alterniflorum* and *C. fragifera*) showing insufficient amplification quality. Following DNA extraction and quality assessment, microsatellite markers were amplified in multiplexed PCR and sequenced using Illumina NextSeq2000 sequencing technology, with subsequent bioinformatics processing to identify polymorphic loci and determine allelic composition while accounting for potential polyploidy and clonal reproduction in several species (see details Debailleul et al. (2026)). Quality control included technical replicates for a minimum of 40 samples per species, and clonal genotypes were identified and removed to keep a single unique multilocus genotype within each site. Prior to diversity analysis, microsatellite markers were filtered for data quality. Markers with excessive missing data (>30% missing genotypes) were excluded: *P. australis* (6 markers removed, 10 retained), *E. multicaulis* (2 markers removed, 22 retained), *J. bulbosus* (2 markers removed, 31 retained), and *C. fragifera* (1 marker removed, 29 retained). Detailed methodological procedures are provided in Chapter 3.

e. Genetic and taxonomic diversity

Hill numbers provide for quantifying diversity that allow direct comparison between genetic and taxonomic levels. Unlike traditional indices that mix different mathematical properties, *Hill numbers* share the same units (effective *numbers*) across all orders, where $q = 0$ represents richness (number of alleles or species), $q = 1$ represents the exponential of Shannon entropy

(effective number), and $q = 2$ represents the inverse of Simpson diversity (Alberdi and Gilbert, 2019; Hill, 1973). We used *Hill numbers* of different orders ($q = 0, 1, 2$) to characterize both genetic and species diversity, enabling detection of α -SGDCs across the full rarity-commonness spectrum through construction of α -SGDC profiles.

Genetic diversity parameters were calculated at the station level using SPAGeDi software (Hardy and Vekemans, 2002). For $q = 0$, allelic richness (AR) was computed with rarefaction to $K = 10$ individuals to standardize for variable sample sizes across stations, representing the total number of alleles observed. For $q = 1$ and $q = 2$, *Hill diversity orders* were expressed as effective *numbers* of alleles per locus, quantifying the equivalent number of equally frequent alleles that would produce the observed diversity (Alberdi and Gilbert, 2019). This effective number formulation enables additive decomposition across hierarchical sampling levels.

To obtain genetic diversity for $q = 1$, we first calculated the Shannon entropy (H) for each locus based on allele frequencies (p_i):

$$H = -\sum p_i \ln(p_i) \quad \text{Equation 1}$$

To obtain a single value per site, entropy was averaged across all loci and then exponentiated:

$$D_1 = \exp(\text{mean}(H)) \quad \text{Equation 2}$$

This procedure ensures that the diversity index is correctly weighted across the genome, regardless of the species' ploidy levels. Expected heterozygosity (HE; $q = 2$) was estimated following (Nei, 1973).

Species diversity indices were computed from field abundance data collected in 2024 at the same 27 sampling stations.

Species richness ($q = 0$) counted the total number of macrophyte species per station (all species with abundance score ≥ 1). Shannon diversity ($q = 1$) incorporated both species number and abundance:

$$\text{Shannon} = -\sum p_i \ln(p_i) \quad \text{Equation 3}$$

Simpson diversity ($q = 2$) gave greater weight to dominant species:

$$\text{Simpson} = 1 - \sum p_i^2 \quad \text{Equation 4}$$

For Shannon and Simpson diversity indices calculations, abundance scores were treated as semi-quantitative proxies of relative species frequency within each site: for each station, the relative abundance of species i was calculated as:

$$p_i = \frac{\text{abundance score}_i}{\sum \text{all abundance at site}}, \quad \text{Equation 5}$$

Converting ordinal scores into proportional data suitable for diversity metrics.

f. Statistical analyses

All statistical analyses and spatial processing were conducted in R version 4.4.0 (R Core Team, 2024). Geometric operations and environmental data processing were performed using the *sf* and *terra* packages (Hijmans, 2020; Pebesma, 2018). Diversity indices were calculated with the *vegan* package (Oksanen et al., 2001), while data manipulation and visualization were handled via the *tidyverse* (Wickham, 2016; Wickham et al., 2019).

i. Environmental correlations and shore comparisons

We first examined relationships between environmental predictors and both genetic diversity (AR, D_1 , HE) and taxonomic diversity (Species Richness, Shannon, Simpson) using Pearson correlation coefficients (r). Correlations were calculated globally across all sites to identify general patterns.

To visualize the multivariate environmental contrast between eastern and western shores, we performed a Principal Component Analysis (PCA) on all 15 standardized environmental variables using the FactoMineR package (Husson et al., 2006). The PCA biplot displays sampling stations colored by shore orientation, with 95% confidence ellipses illustrating the segregation of environmental conditions between shores. Variables were represented as vectors indicating their contribution to the ordination axes.

To test whether the pronounced east-west environmental gradient generates parallel responses in both diversity levels, we performed non-parametric Wilcoxon rank-sum tests comparing genetic and taxonomic diversity indices between eastern and western shores. Significant differences were reported at $\alpha = 0.05$, with p-values adjusted for multiple comparisons using the Benjamini-Hochberg method where necessary.

ii. Community-level α -SGDC and environmental pathways (Question i)

To identify the most informative genetic-taxonomic index combinations, we evaluated nine pairs combining three genetic indices (AR, D_1 , HE) with three taxonomic indices (richness, Shannon, Simpson). Pearson correlations with significance testing at $\alpha = 0.05$ were calculated across all population-species combinations ($n = 154$), with p-values adjusted using False Discovery Rate correction. Fisher's z-transformation (Steiger, 1980) was used to compare correlation strengths among index pairs.

To evaluate whether taxonomic and genetic diversity are driven by shared environmental factors and whether a direct causal link exists between diversity levels, we used piecewise Structural Equation Modeling (pSEM) implemented in the piecewiseSEM package (Lefcheck, 2016). This approach integrates multiple predictors while accounting for hierarchical data structure through random intercepts by species (nlme package), enabling us to model all eight species within a single community-level framework.

For the SEM analysis, environmental variables were aggregated into composite predictors to reduce dimensionality: (i) Natural landscape (wetlands/moorlands from recent landscape block), (ii) Human landscape (combined agricultural and urban cover from recent landscape block), (iii) Site area (from physical block), (iv) River distance (from isolation block), and (v) Accessibility (from isolation block). Our a priori model hypothesized that these environmental factors independently drive both taxonomic diversity (Shannon index) and genetic diversity (D_1), with an additional direct path from taxonomic to genetic diversity representing potential biotic effects. All variables were standardized before analysis. Model fit was validated using Fisher's C statistic ($p > 0.05$ indicates adequate fit).

iii. Species-specific environmental responses (Question ii)

To examine whether environmental drivers of genetic diversity vary among species with contrasting life histories, we calculated Pearson correlation coefficients between genetic

diversity (D_1) and all environmental variables for each of the eight species separately. This analysis identifies species-specific responses to environmental gradients. We focused on D_1 (Hill order $q = 1$) for this species-level analysis because it showed the strongest and most consistent correlations with environmental variables at the community level (see Results), and because it provides intermediate sensitivity between rare alleles ($q = 0$) and dominant alleles ($q = 2$), capturing the overall genetic diversity signal. This analysis identifies species-specific responses to environmental gradients

iv. Species-level α -SGDC variation and environmental mediation (Question iii)

To examine whether α -SGDC patterns vary among species, we calculated nine Pearson correlation coefficients (r) per species, corresponding to all possible pairs of genetic and taxonomic indices. For each species, an overall α -SGDC strength was summarized by averaging these nine correlation coefficients. To identify species with significantly different α -SGDC strength than the community average, we used linear models followed by post-hoc pairwise comparisons based on estimated marginal means (emmeans package; Lenth and Piaskowski, 2017). P-values were adjusted using Benjamini-Hochberg (FDR) correction.

To quantify geographic heterogeneity in α -SGDC patterns, we calculated species-specific SGDCs for each lake separately (species $\times$ lake combinations, $n = 32$). For combinations with sufficient data ($n \geq 3$ sites), we computed the nine index-pair correlations and summarized α -SGDC strength by averaging across index pairs. Correlation coefficients were standardized using Fisher's z-transformation to enable valid comparison of coupling strength across geographic contexts.

For species exhibiting significant SGDCs at the regional scale, we partitioned the observed correlations into environmental and residual components following Lamy et al. (2017). This variance decomposition method isolates the contribution of environmental factors to the observed α -SGDC from potential residual coupling arising from unmeasured processes such as biotic interactions or shared demographic histories.

Environmental variables were first standardized (z-scores) and aggregated by calculating the mean within each of the five functional blocks (Physical, Spatial, Isolation, Recent landscape, Historical landscape). Following the rationale described above for species-specific analyses, we focused on the $D_1 \times$ Shannon pair. For each focal species, taxonomic diversity (Shannon) and genetic diversity (D_1) were regressed independently on these five composite predictors using multiple linear regression. The total α -SGDC was then decomposed into:

- (i) Direct environmental effects (Var): the independent contribution of each environmental block to the α -SGDC, calculated as the product of the block's regression coefficients for taxonomic and genetic diversity.
- (ii) Environmental covariance (Cov): the contribution arising from correlations between environmental blocks, quantified by summing all pairwise covariance terms between blocks weighted by their respective regression coefficients.
- (iii) Residual α -SGDC: the correlation remaining after accounting for all environmental blocks, calculated as the Pearson correlation between the residuals of the two regression models.

The statistical significance of the residual component was assessed using a permutation test with 999 iterations, where taxonomic diversity values were randomly shuffled while maintaining the spatial structure of genetic diversity. A significant residual α -SGDC ($p < 0.05$) indicates coupling between diversity levels that persists independently of measured environmental factors, suggesting potential biotic interactions or shared demographic legacies.

5. Results

a. Environmental and Spatial correlations

i. Spatial Heterogeneity and Shore Effects

The PCA and univariate tests revealed a profound environmental contrast between the eastern and western shores, validating their distinct ecological characteristics (Figure 33).

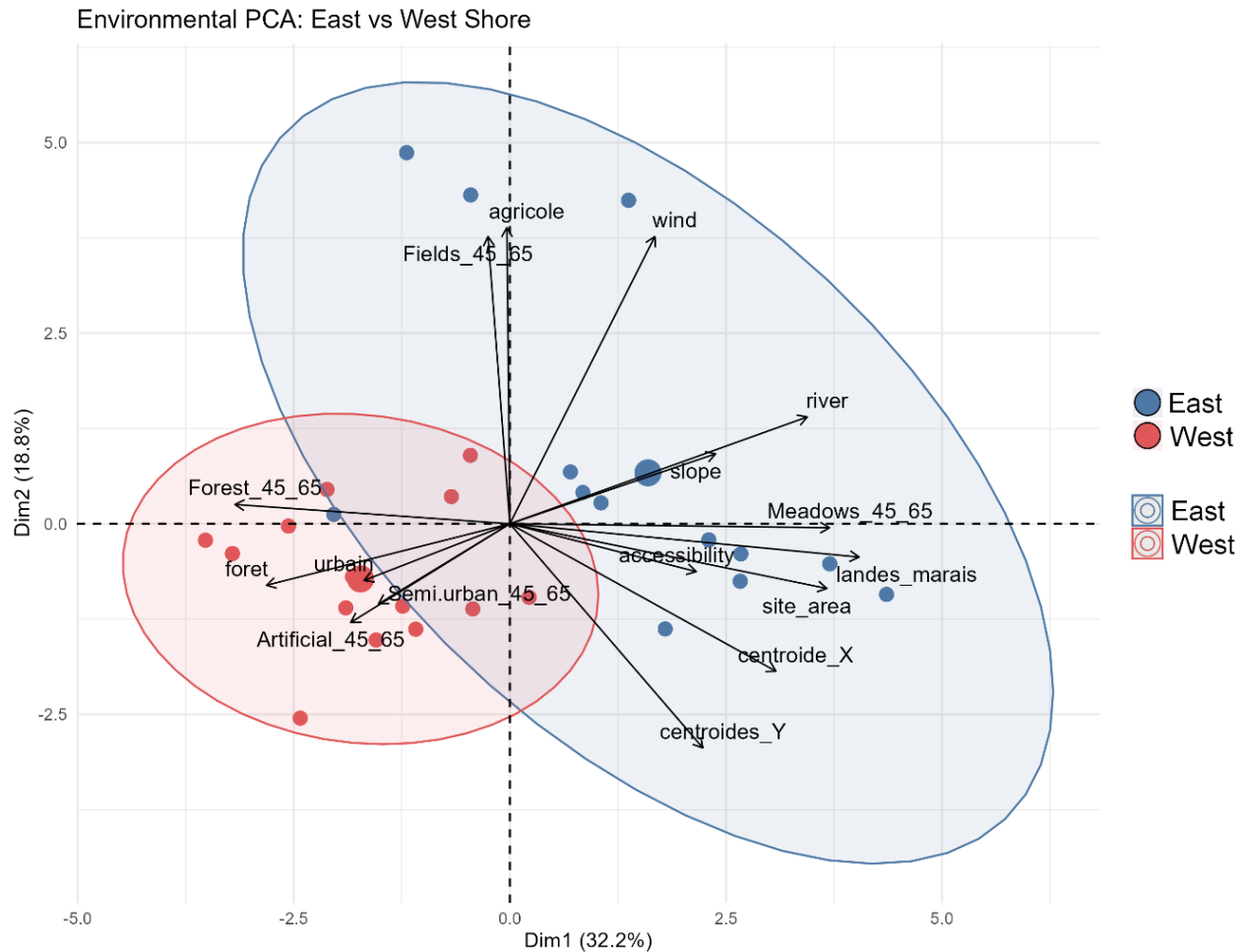


Figure 33 Multivariate environmental contrast between shores. PCA biplot showing the segregation of sampling sites based on environmental and historical (1965 ; 2000) landscape significant variables. Points represent sampling sites colored by shore (East: blue; West: orange). Ellipses represent 95% confidence intervals. Vectors indicate the direction and strength of environmental variables.

The eastern shore provides significantly larger habitat patches with gentler slopes. Mean site area was nearly three times larger on the eastern shore (8137 m^2 vs 2772 m^2 , $P < 0.001$), coupled with significantly gentler slopes ($P < 0.001$), here represent with less negative values. In contrast, the western shore exhibited significantly higher wind exposure ($P < 0.001$), indicating more exposed, high-energy conditions (Figure S1).

Historical land cover further accentuates this dichotomy. The eastern shore was characterized by a dominance of meadows ($\text{Mean}_{\text{East}} = 105.9$ vs $\text{Mean}_{\text{West}} = 30.3$, $P < 0.001$) and wetlands ($P < 0.001$). Conversely, the western shore exhibited higher levels of artificial cover ($P < 0.001$) and forest fragments ($P = 0.012$). Both taxonomic and genetic diversity were significantly higher on the eastern shore across all *Hill* diversity orders ($q = 0, 1, 2$) (Figure 34).

Diversity comparison between East and West shores

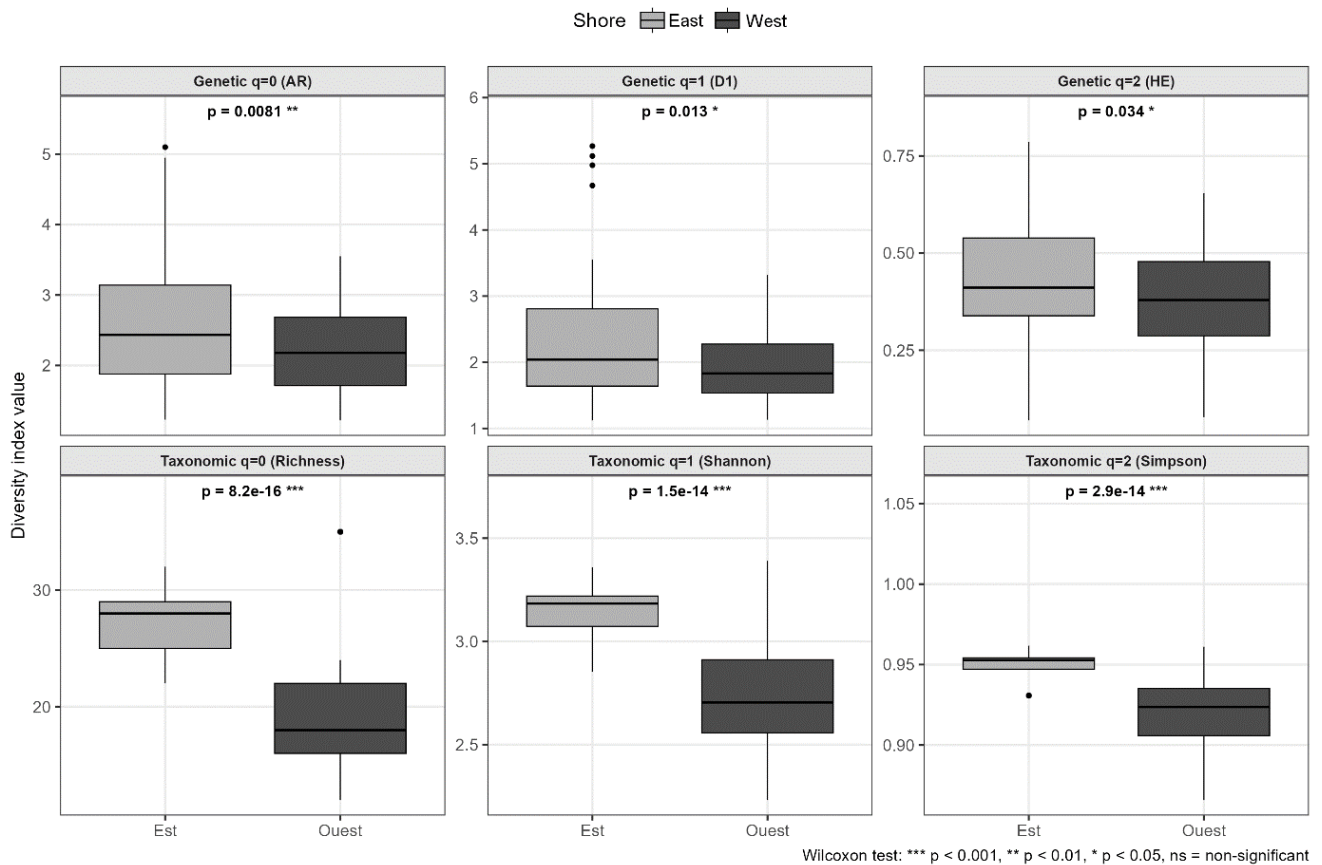


Figure 34 Comparison of genetic and taxonomic diversity between eastern and western shores. Boxplots illustrate the distribution of diversity indices across all sampling stations, with eastern shores (light grey) and western shores (dark grey) compared using Wilcoxon rank-sum tests. Top panels show genetic diversity measured as allelic richness (AR, $q=0$), Shannon equivalent diversity (D_1 , $q=1$), and expected heterozygosity (HE, $q=2$). Bottom panels show taxonomic diversity measured as species richness ($q=0$), Shannon diversity ($q=1$), and Simpson diversity ($q=2$). P-values indicate significance levels: * $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ns = non-significant.**

For the majority of species, no significant difference was observed between shores (Figure S2). However, a significant difference of genetic diversity was found for three species, which all exhibited higher diversity on the Eastern shore: *L. uniflora* (Mean_{East} = 2.85 vs Mean_{West} = 2.54, $P = 0.002$), *J. bulbosus* (Mean_{East} = 2.62 vs Mean_{West} = 2.30, $P = 0.015$), and *S. pungens* (Mean_{East} = 1.24 vs Mean_{West} = 1.21, $P = 0.015$). Two other species followed this same trend, although not reaching the significance threshold: *B. ranunculoides* (2.96 vs 2.33, $P = 0.099$) and *P. australis* (3.39 vs 2.16, $P = 0.12$).

ii. Global Environmental Correlations

At the community level, all three Hill diversity orders responded consistently to environmental gradients, showing correlations in the same direction for both genetic and taxonomic diversity (Figure 35). For genetic diversity, the three orders ($q = 0, 1, 2$) showed similar patterns, with D_1 ($q = 1$) exhibiting slightly stronger correlations overall. Site area was positively associated with genetic diversity across all orders (D_1 : $r = 0.27$, $P < 0.001$; AR: $r = 0.26$, $P = 0.001$; HE: $r = 0.19$, $P = 0.013$). River connectivity showed positive correlations (D_1 : $r = 0.26$, $P = 0.001$; AR: $r = 0.25$, $P = 0.002$), while forest cover was consistently negatively associated with genetic diversity (D_1 : $r = -0.20$, $P = 0.013$; AR: $r = -0.19$, $P = 0.017$).

Taxonomic diversity exhibited similar responses but with markedly stronger correlation magnitudes, particularly for $q = 1$ and $q = 2$. Shannon diversity ($q = 1$) showed the strongest associations with environmental variables: site area ($r = 0.49$, $P < 0.001$), wind exposure ($r = 0.43$, $P < 0.001$), and wetland cover ($r = 0.59$, $P < 0.001$). Historical landscape composition played a particularly important role, with historical meadow cover showing the strongest single correlation observed ($r = 0.61$, $P < 0.001$ for Shannon diversity). Species richness ($q = 0$) generally showed intermediate correlation strengths, while Simpson diversity ($q = 2$) exhibited patterns similar to Shannon diversity. The only exception to this general directional consistency was slope, which showed weak and non-significant correlations with taxonomic diversity across all orders.

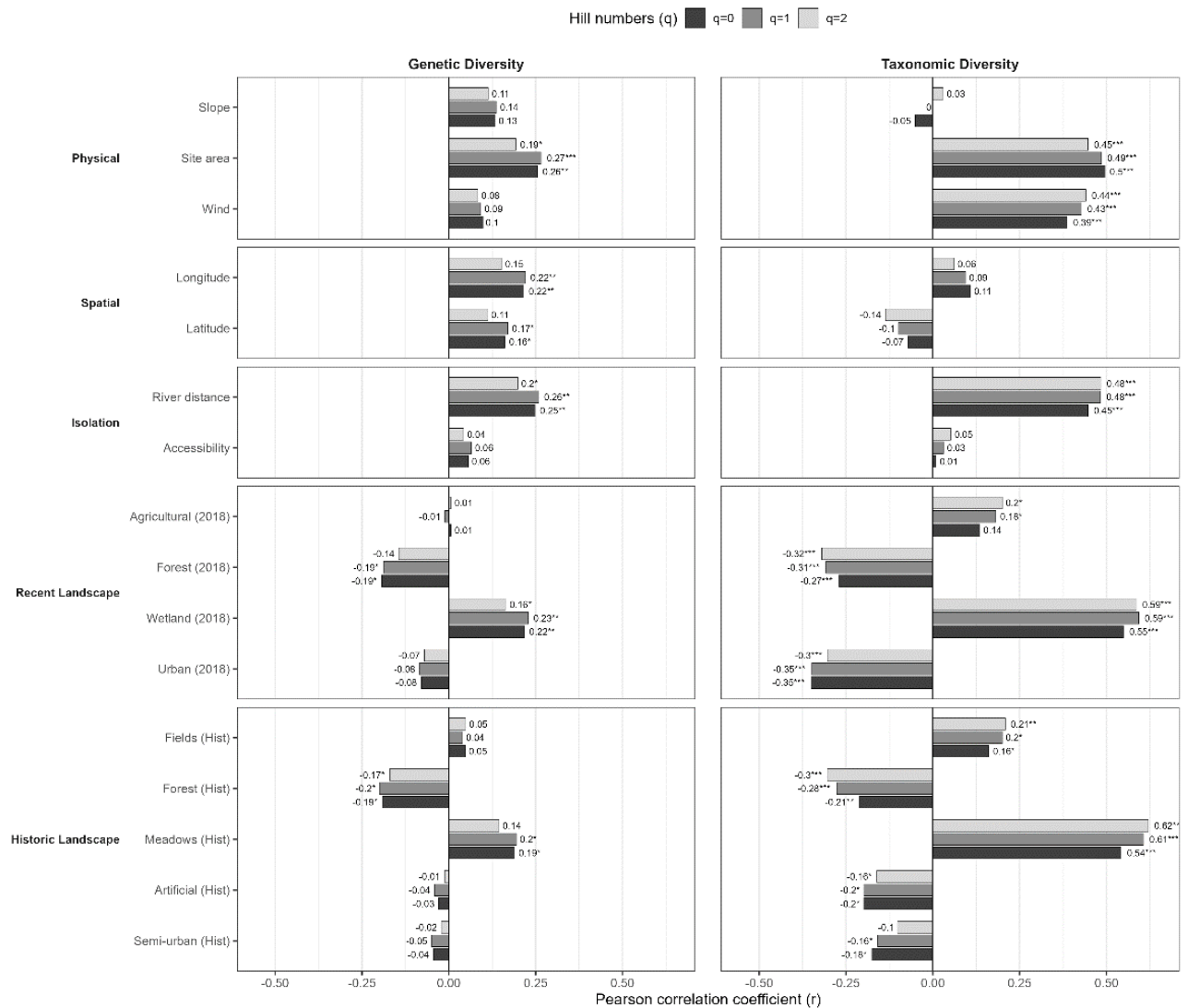


Figure 35 Pearson correlation coefficients (r) between environmental variables and diversity indices. Results are partitioned into genetic diversity (left) and taxonomic diversity (right). Environmental predictors are grouped into thematic blocks. Bars represent the correlation strength, color-coded by Hill numbers: $q=0$ (Allelic Richness/Species Richness), $q=1$ (Shannon diversity), and $q=2$ (Expected Heterozygosity/Simpson index). Significance levels are indicated by asterisks: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.001$.**

iii. Species-Specific Genetic Responses

Correlations between genetic diversity (D_1) and environmental variables varied markedly among species, with no universal environmental driver emerging across the community (Figure 36).

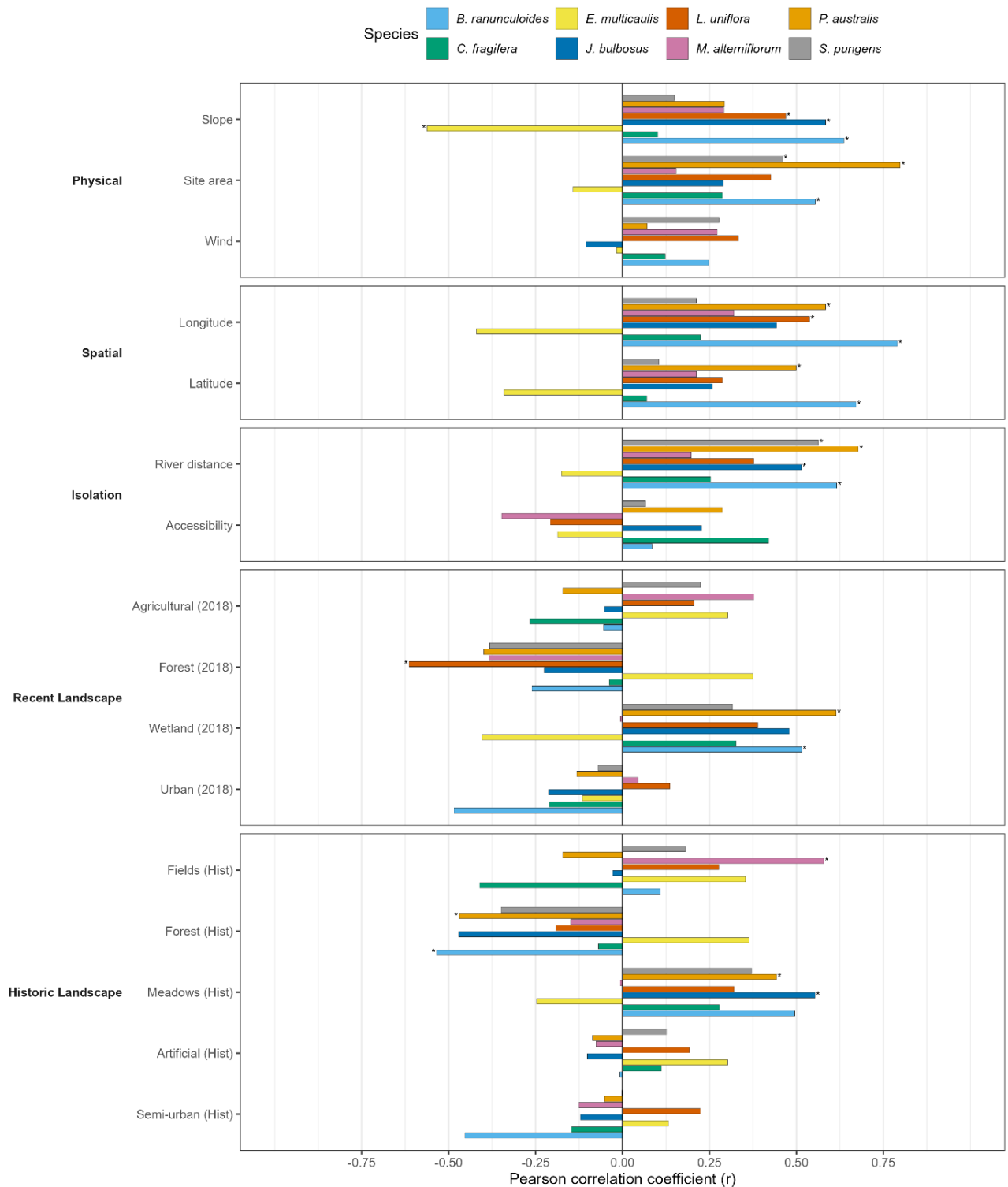


Figure 36 Species-specific Pearson correlation coefficients between environmental variables and genetic diversity (D1, Hill order $q=1$) for the eight macrophyte species studied. Variables are grouped into local habitat characteristics, landscape composition, and historical land cover (1965 and 2018). Significance levels: * $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.**

Physical and spatial characteristics and isolation metrics showed the most consistent patterns. Site area and river connectivity were positively correlated with genetic diversity in several species, particularly *P. australis*, *B. ranunculoides*, and *S. pungens*. Slope also showed positive associations for most species, except *E. multicaulis* which displayed an opposite pattern with a significant negative correlation ($r = -0.56$).

Spatial position, particularly longitude, was significant for three species (*B. ranunculoides*, *P. australis*, *L. uniflora*), indicating higher genetic diversity in eastern populations.

Landscape composition effects were more species-specific. Current wetland cover was positively associated with genetic diversity in *P. australis* and *B. ranunculoides*, while forest cover (both current and historic) tended to show negative correlations. Historic open habitats (meadows, fields) showed positive associations for some species.

E. multicaulis stood out as the only species exhibiting an inverted response pattern compared to the general community trend, with predominantly negative correlations for variables that were positively associated with genetic diversity in other species.

Notably, the two hydrophytes species, *C. fragifera* and *M. alterniflorum*, the two strict hydrophytes, displayed few or no significant correlations with environmental variables.

b. Community level α -SGDC

Across all sites and species, SGDCs were weak but statistically significant across all nine genetic-taxonomic index pair combinations ($n = 154$ site-species combinations). The $D_1 \times$ Shannon pair exhibited the strongest overall correlation ($r = 0.207$, $p < 0.01$), marginally exceeding $AR \times$ Shannon ($r = 0.205$, $p < 0.05$) and $AR \times$ Richness ($r = 0.203$, $p < 0.05$). HE-based pairs showed consistently lower correlations ($r = 0.165-0.172$, $p < 0.05$), indicating that heterozygosity exhibits weaker covariation with taxonomic diversity than allelic richness and first-order *Hill* diversity (Figure 37). Fisher's z-transformation revealed no statistically significant differences among the nine index pairs (all pairwise comparisons $p > 0.05$).

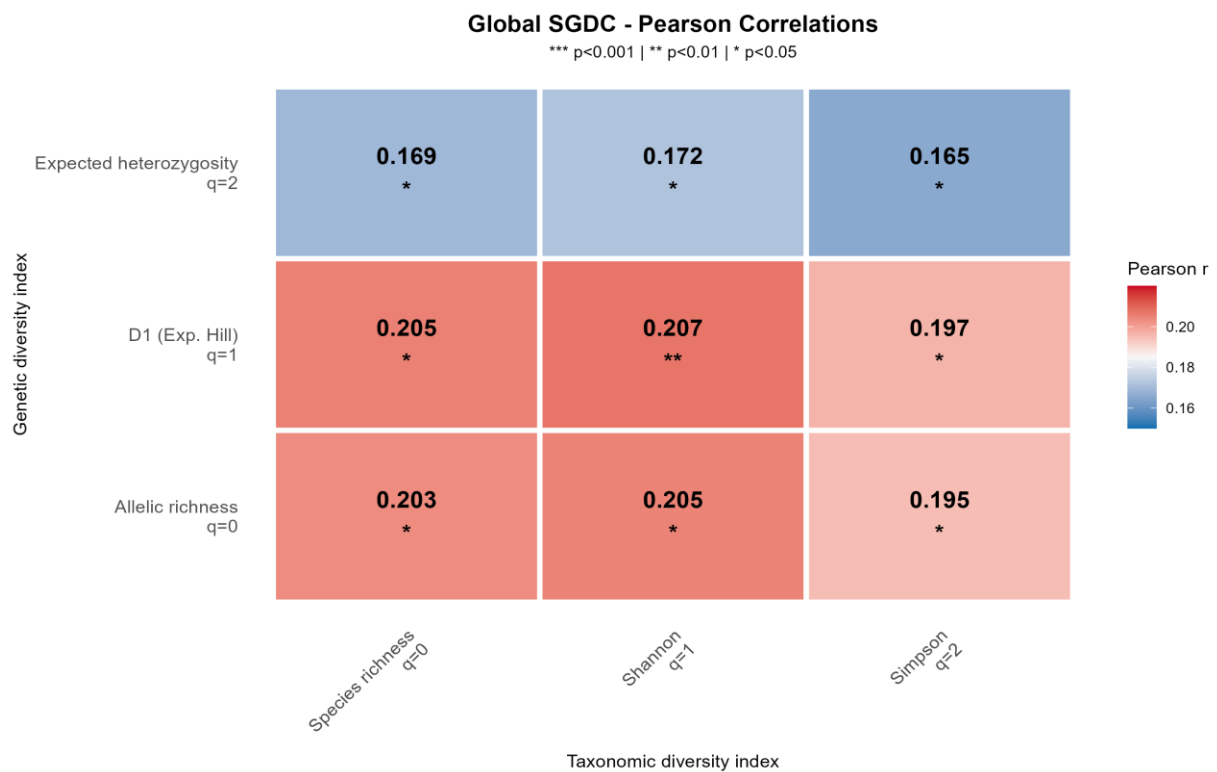


Figure 37 Heatmap showing Pearson correlation coefficients between three genetic diversity metrics and three taxonomic diversity indices calculated across all eight macrophyte species and four lakes.

$D_1 \times$ Shannon was retained as the primary α -SGDC metric for subsequent analyses due to its superior global performance and consistent species-specific variation.

c. Environmental mediation of α -SGDC – Global piecewise SEM model

The final structural equation model showed adequate fit (Fisher's $C = 15.6$, $P = 0.481$), revealing contrasting drivers for taxonomic and genetic diversity. Taxonomic diversity (Shannon index) was strongly and positively influenced by natural landscape (Std. Estimate = 0.92, $P < 0.001$) and human landscape cover (Std. Estimate = 0.51, $P < 0.001$). Conversely, accessibility had a significant negative effect on Shannon diversity (Std. Estimate = -0.33, $P = 0.002$). Site area showed a weak positive trend but was not significant at the 0.05 level (Std. Estimate = 0.17, $P = 0.074$). Overall, the model explained 51% of the variance in taxonomic diversity ($R^2 = 0.51$).

Genetic diversity (D_1) was primarily driven by site area (Std. Estimate = 0.20, $P = 0.009$) and river distance (Std. Estimate = 0.16, $P = 0.018$). No significant effect of accessibility was detected on genetic diversity ($P = 0.356$). The model explained 12% of the variance in genetic diversity ($R^2 = 0.12$).

Crucially, the direct path from taxonomic diversity to genetic diversity was near zero and non-significant (Std. Estimate = 0.002, $P = 0.982$), indicating no evidence for a direct causal link between diversity levels at the community scale (Figure 38).

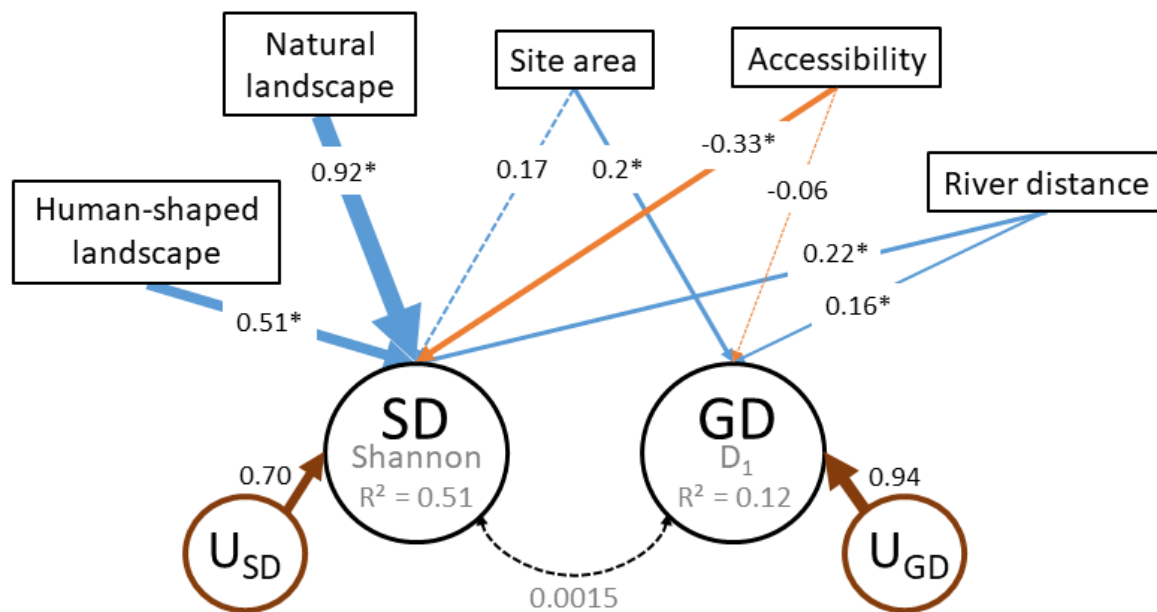


Figure 38 Structural Equation Model (SEM) illustrating environmental drivers of taxonomic and genetic diversity at the community level. Path diagram shows standardized regression coefficients for relationships between environmental predictors and diversity levels. Solid arrows represent significant paths (* $P < 0.05$), while dashed arrows indicate non-significant relationships. Arrow width is proportional to effect size. Blue arrows indicate positive effects, orange arrows indicate negative effects. The dashed arrow between SD and GD represents the tested direct causal link, which was non-significant (coefficient = 0.0015, $P = 0.982$). Circles labeled U_{SD} and U_{GD} represent unexplained variance (error terms) for each endogenous variable, with values indicating the proportion of variance not captured by the model. R^2 values show the proportion of variance explained: 51% for taxonomic diversity (Shannon index) and 12% for genetic diversity (D_1). Model fit: Fisher's $C = 15.6$, $P = 0.481$, indicating adequate fit to the data. The model included random intercepts by species ($n = 8$ species, 27 sites)

d. Species-level α -SGDC variation

Species exhibited high heterogeneity in α -SGDC strength, with Pearson correlation coefficients (for the $D_1 \times$ Shannon pair) ranging from -0.055 (*M. alterniflorum*) to 0.644 (*B. ranunculoides*) ().

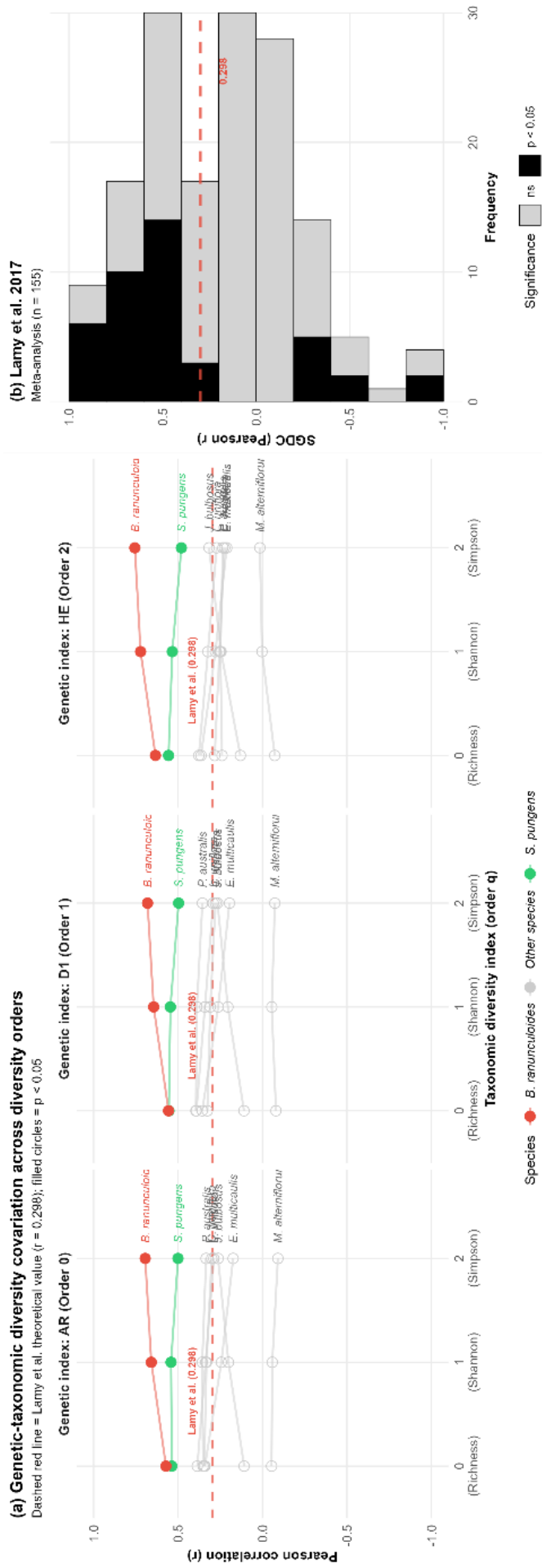


Figure 39 α -SGDC profiles for eight macrophyte species across three genetic indices (AR, D1, HE) and three taxonomic diversity measures (Richness, Shannon, Simpson). Filled circles indicate significant correlations ($P < 0.05$). The dashed red line represents the global mean correlation ($r = 0.298$) from Lamy et al. (2017). (b) Meta-analytical context showing the distribution of α -SGDC values from Lamy et al. (2017) ($n = 155$ datasets). The dashed red line marks the same empirical mean ($r = 0.298$), which serves as a baseline for expected α -SGDC strength in natural populations.

Two species displayed significant positive SGDCs: *B. ranunculoides* ($r = 0.64$, $P = 0.009$) and *S. pungens* ($r = 0.55$, $P = 0.006$). Five species exhibited weaker, non-significant SGDCs: *P. australis* ($r = 0.39$, $P = 0.067$), *L. uniflora* ($r = 0.34$, $P = 0.153$), *C. fragifera* ($r = 0.31$, $P = 0.184$), *E. multicaulis* ($r = 0.26$, $P = 0.308$), and *J. bulbosus* ($r = 0.21$, $P = 0.430$). *M. alterniflorum* was the only species showing a near-zero or negative mean α -SGDC ($r = -0.05$, $P = 0.824$) (Figure 39).

Across the eight species, the observed α -SGDC values centered around the global empirical mean of $r = 0.298$ reported in the meta-analysis by Lamy et al. (2017) (b). Specifically, the significant correlations found for *B. ranunculoides* and *S. pungens* exceeded the average correlation reported in the literature, positioning these species among the upper quartile of observed SGDCs across multiple taxonomic groups.

e. Species-by-lake α -SGDC heterogeneity

The coupling between genetic and taxonomic diversity ($D_1 \times \text{Shannon}$) was highly context-dependent, showing no consistent 'lake effect' but rather strong, species-specific responses to local conditions (Table 1).

At the regional scale, global α -SGDC analysis revealed significant positive correlations for two species: *Baldellia ranunculoides* (global $r = 0.66$, $P < 0.05$) and *Schoenoplectus pungens* (global $r = 0.53$, $P < 0.05$). However, these global trends mask substantial and contrasting variations at the intra-lake level (Table 1).

S. pungens reached its highest correlation in Carcans-Hourtin ($r = 0.824$, $P = 0.044$), far exceeding regional average for the community (0.2-0.3). In contrast, in this same lake, *B. ranunculoides* showed a slight negative trend ($r = -0.15$), yet it exhibited a very strong significant coupling in Parentis-Biscarrosse ($r = 0.952$, $P = 0.048$), where the correlation for *S. pungens* was at its lowest. Other notable significant intra-lake couplings included *Juncus bulbosus* in Carcans-Hourtin ($r = 0.870$, $P = 0.024$) and *Phragmites australis* in Lacanau ($r = 0.845$, $P = 0.034$).

No consistent 'lake effect' was observed, as lakes did not systematically show high or low α -SGDCs across all species. Instead, α -SGDC patterns were highly species- and context-dependent. Notably, species showing non-significant SGDCs at the regional scale could exhibit strong significant correlations within specific lakes. For instance, *Juncus bulbosus*, which showed a weak non-significant global α -SGDC ($r = 0.21$, $P = 0.43$), displayed a strong significant correlation in Carcans-Hourtin ($r = 0.870$, $P = 0.024$). Similarly, *Phragmites australis* shifted from a marginally non-significant regional pattern ($r = 0.39$, $P = 0.067$) to a strong significant α -SGDC in Lacanau ($r = 0.845$, $P = 0.034$). Conversely, species with significant global SGDCs showed contrasting patterns across lakes: *B. ranunculoides* exhibited a strong correlation in Parentis-Biscarrosse ($r = 0.952$, $P = 0.048$) but a slightly negative trend in Carcans-Hourtin ($r = -0.15$). These results demonstrate that while broad environmental filters generate positive SGDCs for some taxa at the regional scale, local idiosyncratic factors can either reinforce or disrupt these relationships.

Table 1 Pearson correlation analyses between genetic diversity (Hill number D_1 , $q=1$) and species Shannon diversity for eight macrophyte species by lake. r , correlation coefficient. Significance: * $p < 0.05$.

Lake	<i>B. ranunculoides</i>	<i>C. fragifera</i>	<i>E. multicaulis</i>	<i>J. bulbosus</i>	<i>L. uniflora</i>	<i>M. alterniflorum</i>	<i>P. australis</i>	<i>S. pungens</i>
Carcans-Hourtin	-0.148	0.621	-0.315	0.870*	0.511	0.210	0.593	0.824*
Lacanau	-	0.625	0.174	0.691	0.573	-0.457	0.845*	0.591
Cazaux-Sanguinet	0.534	0.078	0.715	-0.334	-0.139	-0.507	0.197	0.620
Parentis-Biscarrosse	0.952*	0.758	-	-	0.984	0.373	-0.557	0.501
Global	0.644*	0.309	0.263	0.205	0.341	-0.055	0.389	0.545*
SD _{Overall}	0.065	0.039	0.071	0.075	0.044	0.037	0.064	0.028

f. Species-specific environmental decomposition

The decomposition of SGDCs into environmental and residual components revealed distinct patterns between the two species which exhibited significant α -SGDC (Figure 40). For *B. ranunculoides*, the residual α -SGDC was non-significant ($P = 0.25$) after accounting for the five environmental blocks (Physical, Spatial, Isolation, Recent Landscape, and Historical Landscape). This indicates that the observed coupling between taxonomic and genetic diversity in this species is entirely driven by shared responses to the measured environmental variation.

For *S. pungens*, the residual α -SGDC was marginally significant ($P = 0.051$). While environmental blocks contributed to the correlation, this persistent residual component suggests a coupling that is not fully captured by external drivers. This may point to unmeasured processes, such as shared colonization histories or direct biotic interactions, maintaining a link between Shannon diversity and D_1 genetic diversity independently of the current environmental template.

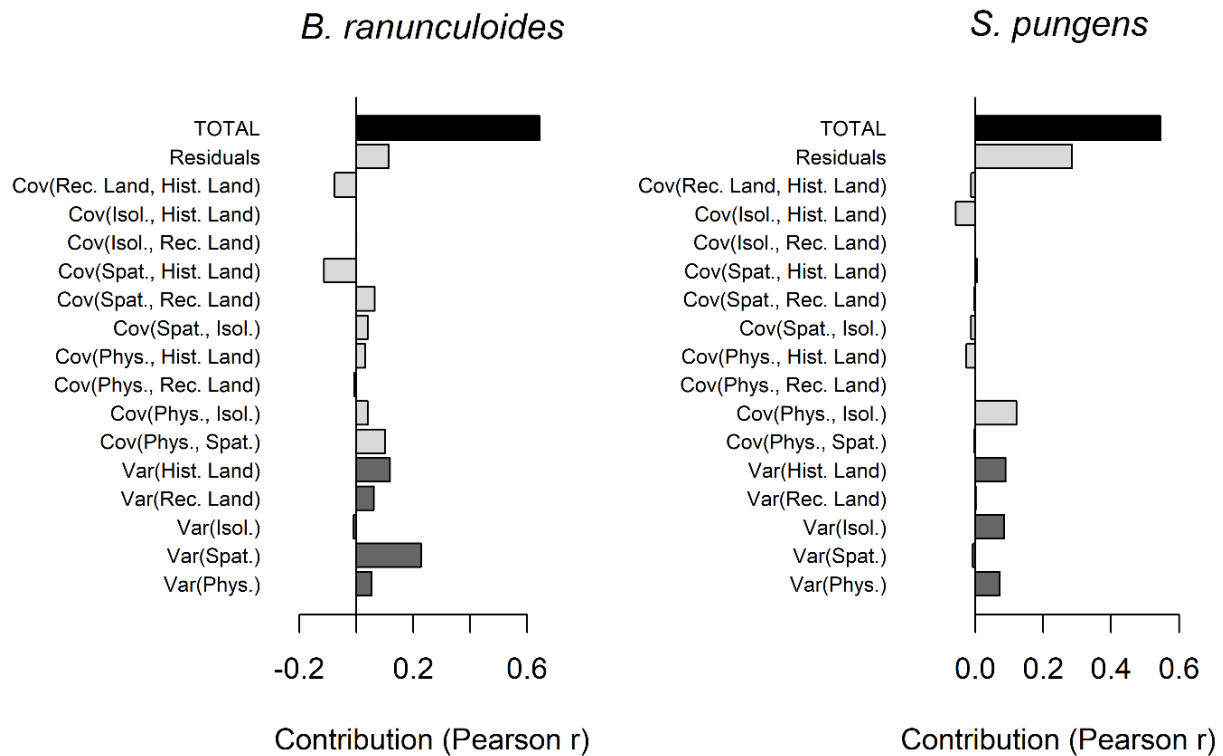


Figure 40 Decomposition of Species-Genetic Diversity Correlations (α -SGDC) for *Baldellia ranunculoides* and *Schoenoplectus pungens*. Total Pearson correlation coefficients (r) between taxonomic (Shannon index) and genetic (D_1) diversity are partitioned into environmental and residual components following Lamy et al. (2017). Bars represent the contribution of six environmental blocks: Physical (Phys.), Spatial (Spat.), Local conditions (Loc.), Isolation (Isol.), Historical landscape (Hist.), and Recent landscape (Rec.). Dark gray bars (Var.) indicate the direct contribution of each block, while light gray bars (Cov.) represent the contributions arising from covariances between environmental blocks. The white bar (Resid.) represents the residual α -SGDC after accounting for all environmental effects. Statistical significance for the residual component was determined via Pearson correlations of model residuals (*B. ranunculoides*: $P = 0.250$; *S. pungens*: $P = 0.051$). The black bar (Total) indicates the overall observed α -SGDC.

6. Discussion

a. Decoupled Environmental Drivers of Genetic and Taxonomic Diversity

Our results demonstrate that taxonomic and genetic diversity in these lake systems are governed by partially distinct environmental filters. While site area and wetland cover acted as shared positive drivers, taxonomic diversity was specifically sensitive to wind exposure and historical land use (meadow cover). In contrast, genetic diversity was primarily structured by hydrological connectivity, reflected by the distance to the nearest river.

A notable finding is the negative impact of forest cover on both diversity levels. Since pine plantations do not occur within the water body, this "forest effect" likely reflects a reduction in habitat availability rather than direct shading or competition. Historically, the expansion of pine plantations in the Aquitaine region has reduced the total area of open, wet ecotones. By encroaching on lake margins, these plantations decrease the size of suitable habitat patches for macrophytes.

Furthermore, the forest matrix may act as a physical barrier to dispersal. For species relying on wind or insects for pollen and seed flow, dense pine stands likely limit connectivity between sites, thereby reducing genetic exchange and colonisation events. Distinguishing between the effects of historical land use and current forest cover remains challenging, as both contribute to the current isolation and reduced size of macrophyte habitats.

Smaller habitat patches, in turn, support fewer species and smaller effective population sizes, the latter increasing the impact of genetic drift (Honnay and Jacquemyn, 2007). This suggests that the surrounding terrestrial matrix indirectly dictates the carrying capacity of the aquatic-terrestrial interface, where the loss of "openness" in the landscape reflects a loss of primary habitat for shoreline macrophytes.

Critically, our Structural Equation Model (SEM) confirms the absence of a direct causal link between species and genetic diversity, supporting the "environmental mediation" hypothesis (Vellend and Geber, 2005). The observed α -SGDC is not the result of species diversity directly influencing genetic diversity (or vice-versa), but rather a consequence of both levels responding to common demographic constraints, specifically habitat area.

When habitat area increases, it simultaneously promotes species coexistence via niche availability and maintains higher genetic diversity by reducing the impact of genetic drift. This interpretation aligns with findings in other freshwater systems where parallel environmental filtering, rather than direct inter-level interactions, explains the coupling of biodiversity (Fortune et al., 2016). In our study, the "residual" α - α -SGDC found in certain species suggests that while the environment is the primary driver, unmeasured local factors, such as synchronized colonization-extinction events or specific life-history traits, may still contribute to the fine-scale coupling observed within certain lakes.

b. The Hill Numbers Framework and Sensitivity to Rareness

The use of *Hill numbers* ($q=0, 1, 2$) provided a unified mathematical framework to compare taxonomic and genetic diversity while accounting for the relative abundance of species and alleles (Chao et al., 2024; Jost, 2006). Our results show that the identified environmental drivers (e.g., habitat area, connectivity) remain largely consistent across all three orders of diversity.

Although $q=0$ (richness) and $q=1$ (Shannon-equivalent) showed slightly stronger correlations in some cases, particularly for taxonomic diversity and genetic diversity respectively, the overall response of the system is congruent irrespectively of the diversity metrics considered.

This consistency suggests that the observed biodiversity patterns are not driven solely by rare variants or, conversely, by a few dominant components. Instead, the environmental filters in these lake systems appear to affect community and population structures as a whole (Vellend, 2005). From a monitoring perspective, this highlights the robustness of the detected environmental signals, as they are captured by multiple indices of diversity (Gaggiotti et al., 2018). Such congruence across *Hill numbers* reinforces the reliability of these metrics as early-warning signals for habitat degradation, as they capture the integrated response of both rare and common elements of biodiversity (Alberdi and Gilbert, 2019).

c. Spatial Heterogeneity: The Eastern Shore Hotspot

In our study system, a marked "shore effect" was identified, with higher taxonomic and genetic diversity consistently found on the eastern shores. This pattern is primarily driven by a geomorphological gradient: the eastern shores feature gentle underwater slopes and vast littoral shelves, providing large habitat patches. In contrast, the steeper western shores, constrained by coastal dunes, restrict the colonization area to a narrow fringe. As larger areas reduce the risk of stochastic extinction for both species and alleles (Duarte and Kalff, 1986), the bathymetry of the eastern shore acts as a primary reservoir for biodiversity.

Interestingly, the positive effect of habitat area on the eastern shores appears to override potential negative impacts of local urbanization. While the western shores are less urbanized, their relative "wildness" does not compensate for the constraints of steep slopes and isolation by pine plantations. These results highlight that treating lakes as homogeneous units would fail to identify these eastern "hotspots," which are essential for maintaining the system's overall diversity.

d. Species-Specific Responses and Biological Traits

The environmental drivers of genetic diversity (D_1) varied among species, reflecting how life-history traits mediate the response to landscape structure. Rather than a uniform community response, we observed that different ecological processes dominate depending on the species' biology.

For *P. australis*, *S. pungens*, and *B. ranunculoides*, genetic diversity was primarily driven by a combination of site area and hydrological connectivity. This dual influence aligns with island biogeography theory: larger habitat patches support larger effective population sizes reducing genetic drift, while proximity to rivers facilitates gene flow via water-mediated dispersal. However, these species differ markedly in their genetic diversity levels, reflecting contrasting reproductive strategies. *B. ranunculoides*, an insect-pollinated species with frequent sexual reproduction, maintains high allelic richness even in fragmented landscapes. In contrast, *S. pungens* exhibited remarkably low genetic diversity, which may reflect either recent founder effects followed by strong clonal expansion, or may support doubts regarding its indigeneity in the region. The case of *P. australis* in Lake Cazaux is particularly striking: extremely low diversity due to massive clonality demonstrates that vegetative spread can entirely dominate population structure locally, even in a species that is genetically diverse elsewhere.

Slope-responsive pioneer species. A more complex pattern emerged for *L. uniflora* and *J. bulbosus*, which showed positive correlations between slope steepness and genetic diversity. While counter-intuitive, steeper slopes generally offer less habitat, this may reflect reduced competition. On steeper, more eroded banks, dominance by large clonal macrophytes is often reduced, potentially allowing these small, stress-tolerant pioneer species to maintain higher genetic turnover. However, this "slope effect" remains secondary to the overall "shore effect," as eastern shores still host the highest diversity due to the extent of available littoral habitat.

E. multicaulis stood out due to its weak or inverse relationship with common environmental drivers. Rather than a mismatch with the environment, this pattern likely reflects response to finer-scale factors not captured in our landscape analysis, such as sediment characteristics or local water level fluctuations. Furthermore, its high clonal persistence may create a temporal lag, where current genetic patterns are shaped more by past colonization events than by contemporary environmental filters.

The two submerged species, *C. fragifera* and *M. alterniflorum*, displayed few or no significant correlations with measured environmental variables. For species entirely submerged, genetic structure may be more influenced by stochastic processes or factors decoupled from the terrestrial matrix, such as water chemistry and underwater currents. *M. alterniflorum* additionally exhibited a negative (though non-significant) α -SGDC, suggesting that its taxonomic and genetic structures are decoupled, potentially due to high dispersal capabilities.

L. dortmanna, excluded from main analyses due to near-complete monomorphism, showed low genetic diversity and high homozygosity consistent with high self-pollination rates (autogamy). This finding aligns with its status as a relictual species in these lake systems.

e. Idiosyncratic Species-Genetic Diversity Correlations

At the community level, the overall SGDC was weak, and significant positive correlations were detected for only two of the eight focal species (*B. ranunculoides* and *S. pungens*). The remaining six species exhibited non-significant or near-zero correlations, resulting in high inter-specific heterogeneity in α -SGDC strength. This pattern confirms that SGDCs are not a universal feature of ecological communities, but rather emerge conditionally depending on species identity and ecological context.

Our findings align with the growing body of evidence challenging the generality of α -SGDCs. Meta-analyses have consistently shown that only a minority of empirical α -SGDC studies report significantly positive correlations (Xie et al., 2021; Lamy et al., 2017), and recent multi-species investigations in continental habitat islands have found complete absence of α -SGDC despite adequate statistical power (Gizaw et al., 2025). Similarly, freshwater fish communities exhibit variable α -SGDC patterns across species, with correlations depending on life-history traits and spatial scale (Fourtune et al., 2016; Robuchon et al., 2019).

The theoretical expectation of positive α -SGDCs rests on the assumption that parallel processes, such as drift, dispersal, and environmental filtering, affect both diversity levels similarly (Vellend, 2005; Vellend and Geber, 2005). However, when these processes operate at different spatial or temporal scales, or when species differ in their sensitivity to environmental drivers, the expected correlation may weaken or disappear entirely (Lamy et al., 2017). Our results support this

interpretation: the decoupled environmental drivers identified for genetic versus taxonomic diversity likely contribute to the weak overall α -SGDC observed at the community level.

The high inter-specific variance in α -SGDC also cautions against using community-level averages as indicators of underlying eco-evolutionary processes. Species-specific analyses remain essential to understand the mechanisms generating or disrupting genetic-taxonomic diversity correlations.

f. Why do *B. ranunculoides* and *S. pungens* show significant α -SGDCs?

Among the eight focal species, *B. ranunculoides* and *S. pungens* exhibited the strongest α -SGDCs. However, these correlations largely disappeared after accounting for environmental variables in the SEM (residual correlations were non-significant for *B. ranunculoides* and almost marginally significant for *S. pungens*). This indicates that the observed biodiversity coupling in these species is primarily environmentally mediated rather than driven by direct biotic interactions.

Intriguingly, these two species respond differently across the rarity-dominance spectrum (*Hill numbers*), suggesting distinct ecological pathways:

- For *B. ranunculoides* (Sexual/Dominance-driven): We observed an increasing trend in α -SGDC strength from $q=0$ to $q=2$. This suggests that the correlation is strongest for the dominant components of the population. In this species, characterized by high genetic diversity and frequent sexual reproduction (Chapter 3), the successful establishment of widespread genotypes in high-quality habitats (large area, high connectivity) mirrors the assembly of dominant species in the community.
- For *S. pungens* (Clonal/Richness-driven): In contrast, *S. pungens* exhibited a decreasing trend, with the α -SGDC being most powerful for richness ($q=0$). This pattern suggests that for this highly clonal species, the correlation traces shared colonization histories. Sites that were historically favorable for colonization likely accumulated both a higher number of species and more rare genetic lineages (founder effects). The marginal persistence of a residual signal in *S. pungens* ($p=0.06$) might reflect a stronger "temporal lag" or a historical legacy that is not fully captured by contemporary environmental variables.

These contrasting trends highlight that α -SGDCs can emerge from different biological processes: active tracking of environmental quality through sexual recruitment in *B. ranunculoides*, versus the persistence of historical colonization patterns in the clonal *S. pungens*.

Note: Site-species combinations share the same taxonomic diversity value within each site, creating non-independence in the data structure. This approach follows previous SGDC studies by Lamy et al. (2017) and provides a broad assessment of correlation strength, though correlation estimates may be influenced by this pseudo-replication.

g. Context-Dependency and Conservation Implications

α -SGDC patterns varied considerably across lakes, with correlations ranging from strongly negative to strongly positive depending on species-lake combinations. This extreme heterogeneity suggests that local, idiosyncratic factors, such as site-specific disturbance histories, trophic status, or colonization contingencies, may override regional patterns. Such context-dependency has been increasingly recognized in α -SGDC research, where local conditions can

generate unpredictable deviations from theoretical expectations (Kahilainen et al., 2014; Lamy et al., 2017).

This variability raises important considerations for conservation. The weak and inconsistent relationship between species diversity and genetic diversity observed in our system suggests that species richness alone may be an unreliable surrogate for genetic diversity in conservation assessments (Hoban et al., 2021; Laikre et al., 2020). Protecting species-rich sites does not automatically ensure the preservation of genetic diversity, particularly for species whose genetic structure is shaped by historical legacies rather than current environmental conditions.

Our results point toward several landscape features that may benefit both levels of diversity, including habitat patch size, hydrological connectivity, and wetland cover. The negative association between forest cover and diversity further suggests that limiting shoreline encroachment by dense vegetation could help maintain open littoral habitats favourable to isoetid communities. However, these interpretations remain correlative, and causal relationships would require experimental validation or long-term monitoring before informing management prescriptions.

Additionally, the decoupled genetic responses observed in species such as *E. multicaulis* highlight that community-level management may not adequately protect the genetic heritage of all taxa. For species whose genetic diversity reflects historical demography rather than contemporary habitat quality, conservation strategies may need to consider evolutionary history and source population connectivity rather than relying solely on current environmental assessments (Segelbacher et al., 2010).

Further research across replicated lake systems and longer temporal scales would be needed to disentangle the relative contributions of historical versus contemporary processes, and to assess whether the patterns observed here generalize to other oligotrophic lake networks.

7. Conclusion

Our multispecies analysis demonstrates that taxonomic and genetic diversity in aquatic macrophyte communities are primarily structured by independent environmental filters, leading to weak correlations at the community scale. The piecewise Structural Equation Modeling (SEM) supports an environmental mediation framework with no evidence of a direct causal link between the two levels of diversity. Instead, the identified drivers differ across hierarchical scales: while landscape composition and historical land use (meadow cover) shape taxonomic diversity, genetic diversity is more sensitive to habitat size and hydrological connectivity.

At the species level, we show that community-level generalizations mask significant idiosyncratic responses. Strong α -SGDCs were restricted to only two taxa and likely arose from distinct biological pathways: the active tracking of environmental quality through sexual reproduction in *B. ranunculoides*, and the persistence of historical colonization signatures in the clonal *S. pungens*. Furthermore, the consistency of our results across *Hill numbers* ($q=0, 1, 2$) confirms the robustness of these environmental signals, demonstrating that landscape filters affect both rare and dominant components of biodiversity.

The spatial heterogeneity observed, particularly the contrast between the high-diversity eastern shores and the more constrained western shores, underscores that lake systems cannot be

managed as homogeneous units. Overall, these results caution against using species diversity as a universal proxy for genetic diversity in conservation planning. Instead, they highlight the necessity of integrating species-specific traits, such as reproductive strategies and dispersal modes, alongside fine-scale spatial data to accurately monitor and preserve the multi-level biodiversity of lake ecosystems.

Chapitre 5 : Corrélations β -SGDC dans les métacommunautés de macrophytes lacustres

a. Introduction au chapitre

Les analyses de diversité locale (α -diversité) présentées au chapitre précédent ont révélé des corrélations entre diversité géénétique et taxonomique (α -SGDC) généralement faibles et hautement espèce dépendante. Ces résultats, cohérents avec une littérature croissante, suggérant que les α -SGDC sont fréquemment masquées par la stochasticité locale et la sensibilité différentielle de la richesse spécifique et de l'hétérozygotie aux fluctuations environnementales (Lamy et al., 2017; Pfeiffer et al., 2018), soulèvent une question fondamentale : les processus spatiaux opérant à l'échelle du paysage pourraient-ils générer des signaux de congruence plus robustes que ceux détectables localement ?

En effet, se concentrer uniquement sur les métriques locales peut masquer les processus spatiaux fondamentaux qui structurent la biodiversité à travers les habitats naturellement isolés (Robuchon et al., 2019). Dans les écosystèmes lacustres, où les habitats sont discrets et enchâssés dans une matrice terrestre inhospitalière, le *turnover* spatial de la biodiversité (β -diversité) pourrait fournir un signal plus clair des mécanismes sous-jacents que la richesse locale seule. Théoriquement, une β -SGDC positive, caractérisée par la covariation spatiale des dissimilarités taxonomique et génétique, peut émerger via deux voies non mutuellement exclusives : (1) le filtrage environnemental, dans lequel des pressions de sélection parallèles ou une spécialisation d'habitat partagée structurent simultanément la composition des communautés et la variation génétique, et (2) la limitation de la dispersion, caractérisée par des barrières physiques communes ou des distances hydrologiques restreignant le mouvement des individus et des propagules, conduisant à une divergence spatiale synchronisée par dérive et colonisation limitée.

L'objectif de ce chapitre est de caractériser le *turnover* spatial de la biodiversité (β -diversité) et à identifier les mécanismes sous-jacents au couplage entre dissimilarité taxonomique et différenciation génétique à l'échelle régionale. Plus spécifiquement, nous cherchons à déterminer si l'isolement géographique structure ces deux niveaux de biodiversité indépendamment du filtrage environnemental, et dans quelle mesure la congruence observée reflète des réponses parallèles aux gradients environnementaux ou des contraintes de dispersion communes. De plus, l'importance relative des conditions environnementales contemporaines versus les configurations paysagères historiques dans le maintien de la β -SGDC demeure mal comprise, particulièrement dans les environnements lacustres où la connectivité historique peut laisser des traces dans les patrons de diversités actuelles (Dullinger et al., 2012; Lindborg and Eriksson, 2004).

Pour répondre à ces questions, nous avons adopté une approche analytique hiérarchique combinant plusieurs méthodes complémentaires. Avant d'examiner la covariance spatiale entre diversité spécifique et génétique, il est d'abord nécessaire de caractériser la structure spatiale indépendante de chaque niveau. Nous avons donc d'abord quantifié l'étendue de la différenciation génétique (F_{ST}) et de la dissimilarité taxonomique (Bray-Curtis) à trois échelles spatiales (intra-lac, inter-lac, régionale) pour huit espèces de macrophytes. Les patrons d'isolement par la distance (IBD) et d'isolement par l'environnement (IBE) ont été testés indépendamment pour les niveaux génétique et taxonomique par corrélations de Mantel,

permettant d'identifier les effets respectifs de la distance géographique et des gradients environnementaux sur la structure de la biodiversité.

S'appuyant sur ces patrons fondamentaux, nous avons ensuite examiné deux questions clés pour déterminer les facteurs liés à la β -SGDC : (Q1) L'isolement géographique structure-t-il les dissimilarités génétique et taxonomique indépendamment du filtrage environnemental ? Bien que les corrélations simples puissent suggérer une structure spatiale, elles confondent souvent la distance avec les gradients environnementaux. En utilisant des tests de Mantel partiels, nous avons examiné si les facteurs environnementaux influencent significativement les deux niveaux de biodiversité après avoir contrôlé la distance géographique, isolant ainsi l'effet de l'hétérogénéité environnementale au-delà de la simple limitation de dispersion. Nous émettons l'hypothèse que dans ces lacs discrets, l'isolement structurel (distance géographique et connectivité hydrologique) domine sur le filtrage environnemental comme principal moteur de la différenciation, reflétant un système gouverné par la dispersion limitée dans l'espace.

(Q2) Dans quelle mesure la β -SGDC est-elle déterminée par des réponses partagées aux facteurs environnementaux ? Une β -SGDC positive peut émerger de besoins de niche partagés (réponse parallèle à l'environnement) ou refléter des contraintes de dispersion communes. En adaptant le cadre de décomposition de variance développé par Lamy et al. (2017), nous avons partitionné la β -SGDC en contributions environnementales directes (par exemple, utilisation historique versus récente des terres) et composantes résiduelles. Cela permet de déterminer si la congruence observée est véritablement influencée par les variables environnementales mesurées ou si elle reflète des facteurs non mesurés, tels que des interactions biotiques intrinsèques ou des barrières cryptiques de dispersion non capturées par les métriques paysagères traditionnelles.

i. i. Objectifs

Comprendre les mécanismes qui synchronisent la diversité spécifique et génétique constitue un objectif central de la génétique des communautés (Vellend, 2005). Alors que les corrélations de diversité locale (α -SGDC, Chapitre 2) sont souvent faibles et masquées par la stochasticité locale, le turnover spatial (β -diversité) pourrait fournir un signal plus clair des processus façonnant la biodiversité dans les habitats naturellement isolés (Robuchon et al., 2019). Cette étude examine les corrélations β -SGDC chez huit espèces de macrophytes aquatiques (*Baldellia ranunculoides*, *Chara fragifera*, *Eleocharis multicaulis*, *Juncus bulbosus*, *Littorella uniflora*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus pungens*) au sein d'un réseau de lacs du littoral aquitain. L'objectif principal était de déterminer l'importance relative de la limitation de dispersion et du filtrage environnemental dans la structuration des deux niveaux de biodiversité, et d'identifier les mécanismes sous-jacents à la corrélation observée.

ii. Méthodologie

L'étude utilise le même système d'étude, design d'échantillonnage, caractérisation environnementale et méthodologie génétique que le Chapitre 4. La dissimilarité taxonomique a été estimée par l'indice de Bray-Curtis calculé à partir des données d'abondance par station. La différenciation génétique a été quantifiée par les F_{ST} par paires calculés avec SPAGeDi pour chacune des huit espèces. Les patrons d'isolement par la distance (IBD) ont été testés indépendamment pour les niveaux taxonomique et génétique par corrélations de Mantel (999

permutations). L'ordination NMDS a identifié les variables environnementales structurant la composition des communautés, validée par des tests PERMANOVA.

Les β -SGDC ont été évaluées à l'échelle régionale (tous les lacs) et locale (intra-lac) par tests de Mantel simples et partiels (contrôlant pour la distance géographique). Des régressions multiples sur matrices de distances (MRM) ont modélisé indépendamment les dissimilarités taxonomique et génétique en fonction de cinq blocs explicatifs : distance spatiale, facteurs physiques (pente, superficie, exposition au vent), isolement hydrologique (distance rivière, accessibilité), paysage récent (forêt, agriculture, urbain) et paysage historique (couverture 1965 : prairies, champs, forêt). La corrélation résiduelle entre les deux modèles MRM a été évaluée par test de Mantel pour identifier la corrélation inexpliquée. Enfin, une décomposition de variance adaptée de Lamy et al. (2017) a quantifié, pour chaque espèce, les contributions directes de chaque bloc environnemental à la β -SGDC, ainsi que la composante résiduelle inexpliquée.

iii. Résultats principaux

Les résultats révèlent que l'isolement géographique et l'hétérogénéité environnementale structurent la biodiversité des macrophytes, bien que leurs contributions relatives diffèrent entre les niveaux organisationnels. L'isolement par la distance (IBD) était significatif pour la différenciation génétique de toutes les espèces et pour la dissimilarité taxonomique à l'échelle communautaire, avec une force variable selon les espèces ($r = 0.10-0.80$ pour la génétique ; $r = 0.38$ pour le taxonomique). Les analyses multivariées ont révélé que la configuration paysagère historique (couverture de prairies et champs 1965) et les caractéristiques d'habitat actuelles (zones humides, exposition au vent) expliquaient 22-42% de la variance taxonomique, suggérant que filtrage environnemental et processus spatiaux (limitation de dispersion, colonisation historique) structurent conjointement les métacommunautés de macrophytes.

Les tests de Mantel partiels contrôlant pour l'autocorrélation spatiale ont révélé des β -SGDC significatives pour toutes les espèces ($p < 0.05$), indiquant que la congruence entre dissimilarités taxonomique et génétique persiste indépendamment de leur structuration spatiale commune. Cette corrélation résiduelle démontre que la β -SGDC ne résulte pas simplement de la corrélation fortuite entre turnover taxonomique et génétique due à leur dépendance commune à la distance géographique, mais reflète des processus biologiques liant réellement les deux niveaux de diversité, qu'il s'agisse de contraintes de dispersion partagées, d'une histoire démographique commune, ou de facteurs environnementaux non mesurés. Les patrons espèce-spécifiques variaient substantiellement : deux espèces (*B. ranunculoides*, *S. pungens*) montraient une forte β -SGDC cohérente à travers la métacommunauté, deux espèces (*J. bulbosus*, *M. alterniflorum*) montraient une β -SGDC modérée, et quatre espèces ne montraient aucune congruence significative. Les analyses intra-lac ont révélé que la force de la β -SGDC variait spatialement, les lacs nord (Carcans-Hourtin, Lacanau) montrant une congruence plus forte que les lacs sud, suggérant une dynamique métacommunautaire hétérogène.

iv. Implications pour la conservation

Ces résultats soulignent l'importance de maintenir à la fois la qualité de l'habitat et la connectivité régionale pour la conservation de l'habitat d'intérêt communautaire Natura 2000 3110. Bien que la restauration des conditions oligotrophes et des rives naturelles soutienne les populations locales, les patrons d'isolement par la distance indiquent que la connectivité entre

lacs est tout aussi critique. Les stratégies pratiques pourraient inclure la protection des habitats agissant comme relais écologiques (zones humides temporaires) et des routes migratoires des oiseaux d'eau facilitant la dispersion hydrochore. De manière critique, la diversité génétique contemporaine reflète non seulement la qualité actuelle de l'habitat mais aussi les legs paysagers historiques, soulignant que les efforts de restauration doivent considérer à la fois les conditions présentes et l'inertie démographique des populations établies sous les configurations paysagères passées. Cependant, la variance inexpliquée élevée (85-95%) dans la β -SGDC suggère que des facteurs non mesurés (gradients biogéochimiques, dynamiques hydrologiques fines, événements de colonisation stochastiques) jouent des rôles importants. Les stratégies de conservation devraient donc adopter des cadres de gestion adaptative intégrant la connectivité régionale avec la qualité de l'habitat local tout en surveillant les réponses démographiques à long terme à travers multiples niveaux organisationnels.

Dispersal limitation and landscape legacy
drive the β -SGDC in Aquitaine's lake
macrophyte metacommunities

1. Abstract

Understanding the mechanisms that drive congruence between species and genetic diversity is central to community genetics. While local diversity correlations are often weak, spatial turnover (β -diversity) may provide a clearer signal of the processes shaping biodiversity across naturally isolated habitats. We investigated β -SGDCs across eight aquatic macrophyte species in a network of discrete Aquitaine lakes. We quantified genetic (F_{ST}) and taxonomic (Bray-Curtis) dissimilarities and used partial Mantel tests, multivariate ordination, and variance decomposition to disentangle the effects of geographic distance, physical environment, and land-use history.

Our results show that both dispersal limitation and environmental heterogeneity structure biodiversity, though their relative contributions differ between organizational levels. Isolation-by-distance was significant for both genetic and taxonomic turnover across most species, while multivariate analyses revealed that historical landscape configuration (meadow and field cover from 1965) and current habitat features (heathland/wetland, wind exposure) explained substantial taxonomic variance (22-42%). Partial Mantel tests revealed significant β -SGDCs for all species after controlling for spatial autocorrelation, indicating that diversity congruence persists beyond simple dispersal limitation. However, variance decomposition showed that measured environmental variables explained less than 15% of the observed β -SGDC, despite explaining 22-42% of taxonomic turnover alone. This decoupling demonstrates that β -SGDC does not arise from parallel environmental responses but rather from independent spatial processes or unmeasured factors. Species-specific patterns varied substantially: two species (*B. ranunculoides*, *S. pungens*) showed consistently strong β -SGDC across the region, two species (*J. bulbosus*, *M. alterniflorum*) exhibited moderate β -SGDC, and four species showed no significant congruence. Within-lake analyses revealed that β -SGDC strength varied spatially, with northern lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau) showing stronger congruence than southern lakes, suggesting heterogeneous metacommunity dynamics. These findings suggest that β -SGDCs in naturally discrete lake systems emerge from the interplay of shared dispersal constraints and historical biogeographic processes rather than contemporary environmental filtering. Conservation strategies should integrate regional connectivity with habitat quality to maintain biodiversity across organizational levels.

2. Key words

β -SGDC ; Dispersal Limitation ; Macrophyte community ; Landscape legacy ; Variance decomposition

3. Introduction

A central goal of community genetics is to understand the processes that synchronize the assembly of species communities and the genetic structure of their constituent populations (Vellend, 2005). Previous investigations in our system, focusing on local α -diversity, revealed that Species-Genetic Diversity Correlations (SGDCs) were predominantly weak and highly species-specific. Such results are consistent with a growing body of literature suggesting that α -SGDCs are often obscured by local stochasticity and the differing sensitivities of species richness and genetic heterozygosity to environmental fluctuations (Pfeiffer et al., 2018; Lamy et al., 2017).

However, focusing solely on local diversity metrics may mask the fundamental spatial processes, such as dispersal and environmental filtering, that operate across landscapes (Robuchon et al., 2019). In aquatic ecosystems, where habitats are discrete and embedded within an inhospitable terrestrial matrix, the spatial turnover of biodiversity (β -diversity) may provide a more robust signal of these underlying mechanisms than local richness alone (Santamaría, 2002).

Theoretically, a positive β -SGDC, where taxonomic and genetic dissimilarity covary across space, can arise through two primary, non-mutually exclusive pathways. Under the environmental filtering hypothesis, parallel selection pressures or shared habitat specialization structure both community composition and genetic variation simultaneously (Pfeiffer et al., 2018). Sites experiencing similar environmental conditions harbour ecologically similar communities and genetically similar populations, generating congruent spatial turnover at both organizational levels. Conversely, neutral theory posits that stochastic processes govern biodiversity patterns when species are functionally equivalent and dispersal is limited (Hubbell, 2001). Common physical barriers or hydrological distances restrict the movement of both individuals and propagules, leading to synchronized spatial divergence through drift and limited colonization independently of environmental gradients (Robuchon et al., 2019).

Empirical evidence for the relative contributions of these mechanisms remains remarkably discordant across systems (Fourtune et al., 2016). Most studies have focused on contemporary environmental drivers such as habitat quality or biotic interactions, yet the spatial covariance between taxonomic and genetic diversity may also reflect historical processes that persist despite landscape change. In fragmented lake systems, for instance, past hydrological connectivity or historical land-use configurations may continue to shape metacommunity structure decades after environmental conditions have shifted (Dullinger et al., 2012; Lindborg and Eriksson, 2004). Whether β -SGDC primarily reflects contemporary environmental filtering, dispersal limitation, or legacy effects of historical landscape structure remains poorly understood, particularly in naturally discrete aquatic systems where colonization history and habitat isolation may interact to generate complex spatial patterns.

Significant gaps remain in our understanding of how biodiversity congruence, the spatial covariation between taxonomic and genetic diversity across organizational levels, is maintained in discrete lake systems. At the regional scale (β -diversity), this congruence manifests as a correlation between taxonomic dissimilarity (community turnover) and genetic dissimilarity (population divergence) across sites: pairs of sites that differ strongly in species composition also tend to harbour genetically distinct populations. Understanding the mechanisms driving this coupling is central to community genetics, as it reveals whether ecological and evolutionary

processes operate in parallel (Vellend, 2005) or through independent pathways (Lamy et al., 2017).

Despite growing interest in species-genetic diversity relationships, the majority of SGDC research has focused on terrestrial fauna or high-trophic level organisms, leaving a substantial knowledge gap regarding primary producers in freshwater ecosystems. Aquatic macrophytes are ideal models for studying β -SGDC patterns; as ecosystem engineers, their dispersal dynamics and environmental requirements directly shape both the physical habitat and the associated community structure (Santamaría, 2002). Furthermore, most existing studies rely on single-species models or pooled data, which may overlook the idiosyncratic responses of different taxa to the same landscape features. In naturally discrete lake systems, where both dispersal barriers and environmental heterogeneity structure biodiversity, a multi-species approach is essential to disentangle the relative contributions of neutral processes (dispersal limitation) and niche-based mechanisms (environmental filtering) to biodiversity congruence.

To unravel the complex drivers of biodiversity in these fragmented lake systems, we adopted a hierarchical analytical approach. Before examining the spatial covariance between species and genetic diversity, we first characterize the independent spatial structure of each diversity level. Consequently, we quantified the extent of genetic dissimilarity and taxonomic turnover across the regional scale. By testing for Isolation-By-Distance (IBD) and Isolation-By-Environment (IBE) independently for both genes and species, we established a baseline understanding of how geographic distance and environmental gradients shape biodiversity patterns when considered separately.

Building upon these foundational patterns, we address two key questions to determine the drivers of β -SGDC:

Q1: Does geographic isolation structure genetic and taxonomic dissimilarity independently of environmental filtering? While simple correlations may suggest spatial structure, they often confound distance with environmental gradients. Using partial Mantel tests, we examine whether environmental factors significantly influence both biodiversity levels after accounting for geographic distance to isolate the effect of environmental heterogeneity beyond pure dispersal limitation. We hypothesize that in these fragmented lakes, structural isolation (geographic distance and hydrological connectivity) dominates over environmental filtering as the primary driver of dissimilarity, reflecting a system governed by dispersal limitation.

Q2: To what extent is the β -SGDC driven by shared responses to environmental drivers? A positive β -SGDC can be an emergent property of shared niche requirements (parallel response to environment) or reflect common dispersal constraints. By applying the variance decomposition framework developed by Lamy et al. (2017), we partition the β -SGDC into direct environmental contributions (e.g., historical vs. recent land use) and residual components. This allows us to determine if the observed congruence is truly mediated by the measured environmental variables or if it reflects unexplained drivers, such as intrinsic biotic interactions or cryptic dispersal barriers not captured by traditional landscape metrics.

4. Materials and methods

a. Study system, sampling design, and general methodology

This study employs the same study system, sampling design, environmental characterization, and genetic methodology as described in Chapter 4. Genetic samples were collected from eight macrophyte species across 27 sampling stations distributed among four Aquitaine oligotrophic to eutrophic lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse) during three field seasons (2021-2023). Species abundance was assessed in 2024 at identical GPS-relocated stations using an ordinal scale (0-5). Environmental variables include lake morphometric properties, hydrological connectivity, and catchment land cover composition. Genotyping was performed using species-specific microsatellite markers with appropriate ploidy correction (*Littorella uniflora*: tetraploid; *Baldellia ranunculoides*: hexaploid; all other species: diploid). For complete methodological details regarding study area, sampling protocols, environmental data collection, genetic sequencing, and quality control procedures, the reader is referred to Chapter 4 (sections: Study area, Sampling protocol and environmental data, Microsatellites design, DNA sequencing and genotyping).

b. Taxonomic and Genetic Beta-Diversity Across Spatial Scales

To assess community and population dissimilarity, we calculated taxonomic and genetic beta-diversity indices at three spatial scales: (i) within-lake, (ii) between-lakes, and (iii) regional.

Taxonomic beta-diversity was estimated using the Bray-Curtis dissimilarity index, which accounts for the relative abundance of species between stations. Dissimilarity matrices were computed from the station-level abundance data using the `vegdist` function in the `vegan` R package (Oksanen et al., 2001). To visualise species distribution patterns across the lake network, we performed a non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination on the Bray-Curtis dissimilarity matrix. Ellipses representing 95% confidence intervals were drawn for each lake to assess the degree of overlap in community composition among water bodies.

Genetic dissimilarity (*Hill numbers*, $q=2$) was quantified using pairwise F_{ST} values calculated for each of the eight species. Initial pairwise F_{ST} estimates were obtained using SPAGeDi software. Following standard population genetics protocols.

For both taxonomic and genetic datasets, pairwise distances were categorized based on the geographical origin of the stations. Pairs belonging to the same lake were classified as "within-lake," while pairs from different lakes were classified as "between-lakes." The "regional" scale included all possible pairwise comparisons across the Aquitaine lakes (i.e., both within and between lakes). Mean values and standard errors were calculated for each scale and each species. All statistical analyses and data visualizations were performed in R Studio using the `tidyverse` and `ggplot2` suites (Wickham, 2016; Wickham et al., 2019).

c. Isolation by Distance (IBD) and Environmental Drivers

i. *IBD analyses*

To assess the role of dispersal limitation in shaping both population genetic structure and community composition, we tested for Isolation By Distance (IBD) using two complementary approaches:

- Genetic IBD: for each of the eight species, we examined the relationship between pairwise genetic dissimilarity (F_{ST}) and geographic distance. Negative F_{ST} values were set to zero, as they represent a lack of genetic dissimilarity.
- Taxonomic IBD: at the community level, we analyzed the correlation between taxonomic dissimilarity (Bray-Curtis index) and geographic distance across all sampled sites.
- Euclidean distances (km) were calculated from site coordinates using the geosphere R package with the Haversine formula (Hijmans, 2010) and log-transformed ($\log(x+1)$) to account for the expected non-linear decay of similarity.
- Mantel tests: The statistical significance of the correlation between distance matrices (genetic/taxonomic vs. geographic) was evaluated using Mantel tests (1,000 permutations) via the vegan R package (Oksanen et al., 2001).
- Linear regressions: To visualize the patterns, we performed linear regressions between pairwise distances. All analyses and visualizations were conducted in R Studio (R Core Team, 2024).

ii. *Multivariate ordination and environmental filtering*

While IBD analyses test the effect of geographic distance alone, community composition may also be structured by environmental heterogeneity (niche filtering). To disentangle these processes and identify specific environmental drivers, we performed Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination on the Bray-Curtis dissimilarity matrix using the metaMDS function (vegan package) with $k = 2$ dimensions and 200 iterations. Ordination quality was assessed using stress values (acceptable < 0.2) and Shepard plots.

- Environmental fitting: We used the envfit function (999 permutations) to test correlations between 14 environmental variables and community structure. Variables included morphometric properties (slope, site area, wind exposure), hydrological connectivity (river distance, accessibility), and land cover composition at two temporal scales: current conditions (forest, heathland/wetland, agriculture, urban) and historical landscape from 1965 (forest, fields, meadows, artificial surfaces, semi-urban).
- Variance partitioning: To quantify the relative importance of environmental factors, we conducted Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) using adonis2 (999 permutations). We tested three models: (1) lake identity as a categorical factor, (2) all environmental variables simultaneously, and (3) historical versus current landscape variables separately to assess potential legacy effects. Beta-dispersion homogeneity among lakes was verified using PERMDISP (betadisper, 999 permutations) to validate PERMANOVA assumptions.

All analyses and visualizations were conducted in R v4.4 (R Core Team, 2024) using the vegan (Oksanen et al., 2001), tidyverse (Wickham et al., 2019), and ggplot2 (Wickham, 2016) packages.

d. Comparison of Taxonomic and Genetic Beta Diversity

We evaluated the correlations between Taxonomic (TD) and Genetic (GD) dissimilarity matrices using Mantel tests (1000 permutations). These correlations, referred to as β -SGDCs, were calculated at two different spatial scales:

- Regional scale: A global Mantel test was performed by including all pairs of stations across the four lakes. To ensure that the observed congruence was not merely an artifact of spatial autocorrelation, we also performed partial Mantel tests controlling for geographic distance (Longitude/Latitude) at both the global and species levels.
- Local scale: Mantel tests were performed independently within each of the four lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, and Parentis-Biscarrosse) for each species. Local SGDCs were only calculated for species-lake combinations with at least four stations to ensure sufficient statistical power for the Mantel permutations.

All analyses were performed in R (v. 4.4) (R Core Team, 2024). We used the *ecodist* and *vegan* packages for Mantel and partial Mantel tests (Goslee, 2010; Oksanen et al., 2001), and the *tidyverse* suite for data manipulation and visualization (Wickham et al., 2019). Statistical significance was set at $\alpha = 0.05$. Results were summarized in a heatmap representing the Mantel correlation coefficients (r), with significant correlations highlighted to identify spatial shifts in biodiversity congruence.

e. Dispersal limitation and environmental selection

To investigate the relative roles of dispersal limitation and environmental selection on taxonomic (TD) and genetic (GD) dissimilarities, we performed Multiple Regression on distance Matrices (MRM; Lichstein, (2007)). Following the framework described by Robuchon et al. (2019), we modeled TD (Bray-Curtis dissimilarity) and GD (pairwise F_{ST}) as functions of five explanatory distance matrices:

- Spatial distance, based on station coordinates;
- Physical distance, including slope, site area, and wind exposure;
- Isolation distance, based on river network and accessibility;
- Recent landscape distance, using current land cover (forest, agriculture, urban);
- Historical landscape distance, based on 1965 land cover data.

All explanatory variables were scaled before calculating Euclidean distances. For each model, we reported the coefficient of determination (R^2) and the standardized regression coefficients. Statistical significance was assessed using 1,000 permutations.

To determine if TD and GD remained correlated after accounting for spatial and environmental effects, we calculated the residual correlation between the two MRM models (Robuchon et al., 2019). A Mantel test with 1,000 permutations was performed on the residuals of the taxonomic and genetic regressions to estimate the significance of this common unexplained variation. All analyses were conducted in R using the *ecodist* package (Goslee, 2010).

f. Variance Decomposition of β -SGDCs

To further explore the mechanisms underlying the Species-Genetic Diversity Correlations (β -SGDCs), we conducted a variance decomposition analysis following the method developed by Lamy et al. (2017).

While Multiple Regression on Distance Matrices (MRM) provided a global overview of how environmental and spatial factors independently shape each biodiversity level, the goal of this second step was to determine if the observed coupling between taxonomic and genetic dissimilarities (the β -SGDC) persists at the species level and to quantify the contribution of shared drivers.

For each of the eight aquatic plant species, the total correlation (r) between the taxonomic (Bray-Curtis) and genetic (F_{ST}) dissimilarity matrices was decomposed into:

- Direct contributions of the five previously defined environmental and spatial blocks (Spatial, Physical, Isolation, Recent Land Use, and Historical Land Use).
- Covariance contributions, representing the shared influence of overlapping gradients between these blocks.
- Residual SGDC, representing the part of the correlation between species and genetic diversity that remains unexplained by the measured environmental or spatial variables.

The significance of the residual β -SGDC was assessed using a Pearson correlation test between the residuals of the linear models for both diversity levels. All decompositions were performed in R using the original script provided by Lamy et al. (2017), adapted for distance matrices.

The original Lamy et al. (2017) variance decomposition was developed for site-level diversity indices (local species richness and heterozygosity), where each sampling location has a single diversity value. However, β -SGDC analyses operate on pairwise dissimilarity matrices (Bray-Curtis for taxonomic dissimilarity, F_{ST} for genetic dissimilarity), requiring methodological adaptation of the variance decomposition framework.

We implemented the following modifications to apply the Lamy et al. (2017) decomposition to distance matrices:

- Matrix linearization: Pairwise dissimilarity matrices ($n \times n$) were converted to linear vectors by extracting all unique pairwise comparisons from the lower triangle, yielding $n(n-1)/2$ values. This transformation was applied to both response matrices (taxonomic and genetic) and all predictor matrices (environmental blocks).
- Environmental distance calculation: For each of the five environmental blocks, Euclidean distances between sites were calculated on standardized (z-scored) environmental variables using the `dist()` function. This approach, widely used in landscape ecology and spatial analysis (Legendre and Legendre, 2012), ensures that environmental dissimilarity is measured on the same scale as biological dissimilarity.

Linear modeling on vectorized data: For each species, two multiple linear regressions were fitted using vectorized distance data:

$$\mathbf{Bray\ Curtis} \sim \mathbf{Spatial} + \mathbf{Physical} + \mathbf{Isolation} + \mathbf{Recent} + \mathbf{Historical} \quad \text{Equation 6}$$

$$\mathbf{FST} \sim \mathbf{Spatial} + \mathbf{Physical} + \mathbf{Isolation} + \mathbf{Recent} + \mathbf{Historical} \quad \text{Equation 7}$$

where each predictor represents the linearized environmental distance matrix for the corresponding block.

Following Lamy et al. (2017), the total β -SGDC (Pearson correlation r between taxonomic and genetic distance vectors) was partitioned into three components. Direct contributions quantify the portion of β -SGDC attributable to each environmental block, calculated as the product of standardized regression coefficients from the taxonomic and genetic models. Covariance contributions represent the portion of β -SGDC arising from correlations among environmental blocks. Residual β -SGDC is the Pearson correlation between residuals of both linear models, representing unexplained congruence, with significance assessed using permutation tests (999 permutations).

Statistical assumptions: The linearization of distance matrices assumes sufficient independence among pairwise comparisons for regression inference (Legendre et al., 2005). While not strictly independent, this approach has been validated in landscape genetics and community ecology when sample sizes are adequate (Cushman et al., 2006; Prunier et al., 2015). We verified model assumptions by examining residual distributions and testing for spatial autocorrelation using Mantel correlograms.

To our knowledge, this is the first application of the Lamy et al. (2017) variance decomposition framework to β -diversity metrics. While the original method was developed for site-level diversity indices, the adaptation to pairwise dissimilarity matrices allows partitioning the drivers of spatial turnover congruence, extending SGDC analysis from local covariation to regional-scale patterns.

5. Results

a. Patterns of Taxonomic and Genetic Dissimilarity

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination revealed a clear spatial structuring of macrophyte communities across the lake network (Figure 41, stress = 0.156). Stations clustered primarily according to their lake of origin, with Carcans-Hourtin and Lacanau occupying the left portion of the ordination space, while Parentis-Biscarrosse stations spread toward the right. Cazaux-Sanguinet occupied an intermediate position with substantial overlap with other lakes. This pattern suggests that lake identity represents a major driver of taxonomic composition, consistent with limited species exchange between water bodies.

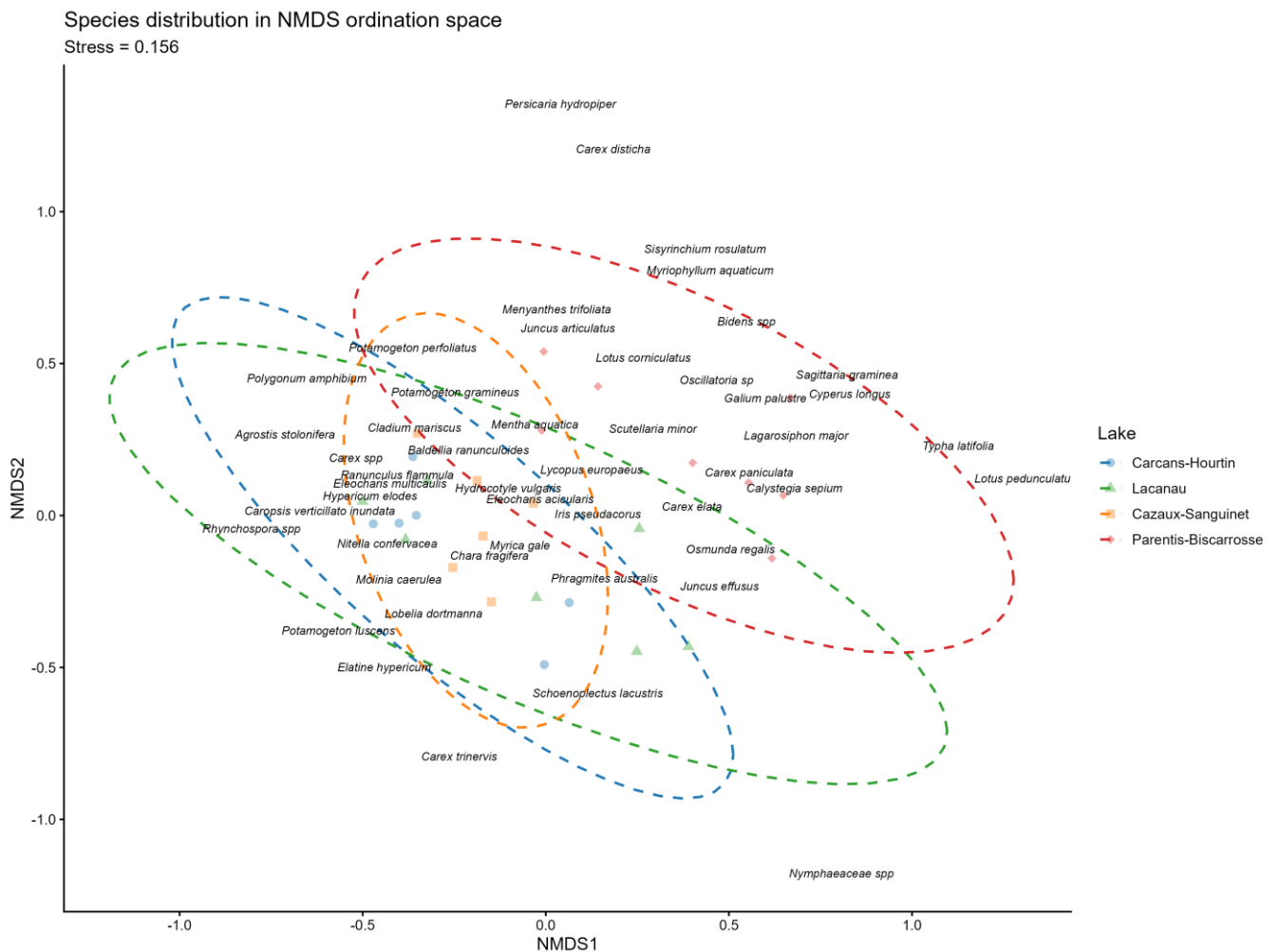


Figure 41 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of macrophyte communities across the four Aquitaine lakes based on Bray-Curtis dissimilarity (stress = 0.156). Points represent sampling stations, colours and shapes indicate lake identity, and dashed ellipses show 95% confidence intervals for each lake. Species names are displayed in italics at their weighted average position in ordination space.

Taxonomic and genetic dissimilarities exhibited consistent spatial structures across the Aquitaine lakes, with both indices increasing significantly from within-lake to regional scales (Figure 42).

Genetic dissimilarity (F_{ST}) mirrored the taxonomic patterns but revealed species-specific sensitivities to spatial isolation. All species showed higher genetic dissimilarity between lakes than within lakes, confirming that lake boundaries act as significant barriers to gene flow (Figure 42A).

Two distinct groups of species emerged based on their dissimilarity levels:

- High-dissimilarity species: *J. bulbosus*, *M. alterniflorum* and *C. fragifera* displayed the strongest regional structure ($F_{ST} > 0.20$). For these species, the between-lake/within-lake dissimilarity ratio exceeded 2, indicating that inter-lake dissimilarity was more than double the intra-lake values. This suggests high vulnerability to fragmentation and limited long-distance dispersal.
- Low-dissimilarity species: In contrast, *E. multicaulis*, *L. uniflora*, and *P. australis* maintained much lower genetic structure ($F_{ST} < 0.11$) even at the regional scale, with between-lake/within-lake ratios closer to 1.5.

At the community level, taxonomic beta-diversity (Bray-Curtis dissimilarity) followed a clear hierarchical pattern. Dissimilarity was lowest among stations within the same lake (0.44 ± 0.01), reflecting a relatively high degree of community homogenization at the local scale. In contrast, dissimilarity increased substantially between lakes (0.56 ± 0.01), reaching a regional average of 0.54 ± 0.01 (Figure 42B). The between-lake/within-lake dissimilarity ratio (1.27) indicates moderate but significant spatial structuring at the community level, though less pronounced than in the most differentiated species. (Figure 42).

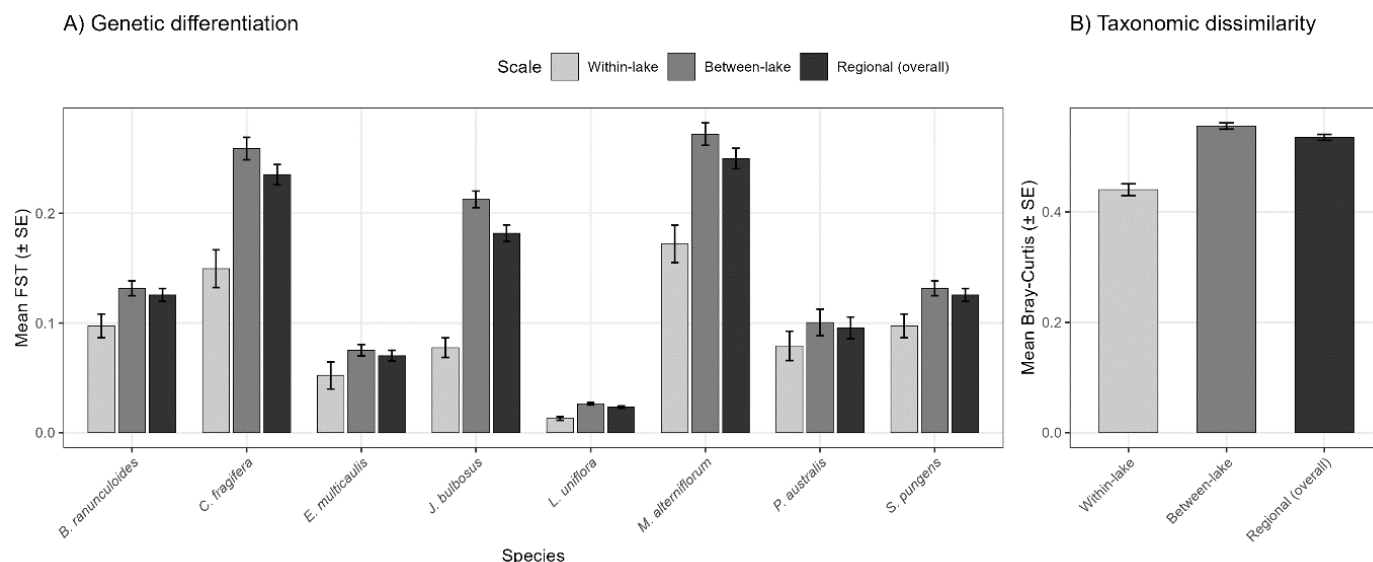


Figure 42 Genetic (A) and taxonomic (B) dissimilarity across spatial scales. (A) Mean pairwise F_{ST} ($\pm$ SE) for eight macrophyte species. (B) Mean Bray-Curtis dissimilarity ($\pm$ SE) across all site pairs.

b. Isolation by Distance at Genetic and Taxonomic Levels

The analysis of spatial structuring revealed a consistent pattern of Isolation By Distance (IBD) across both genetic and taxonomic levels (Figure 43).

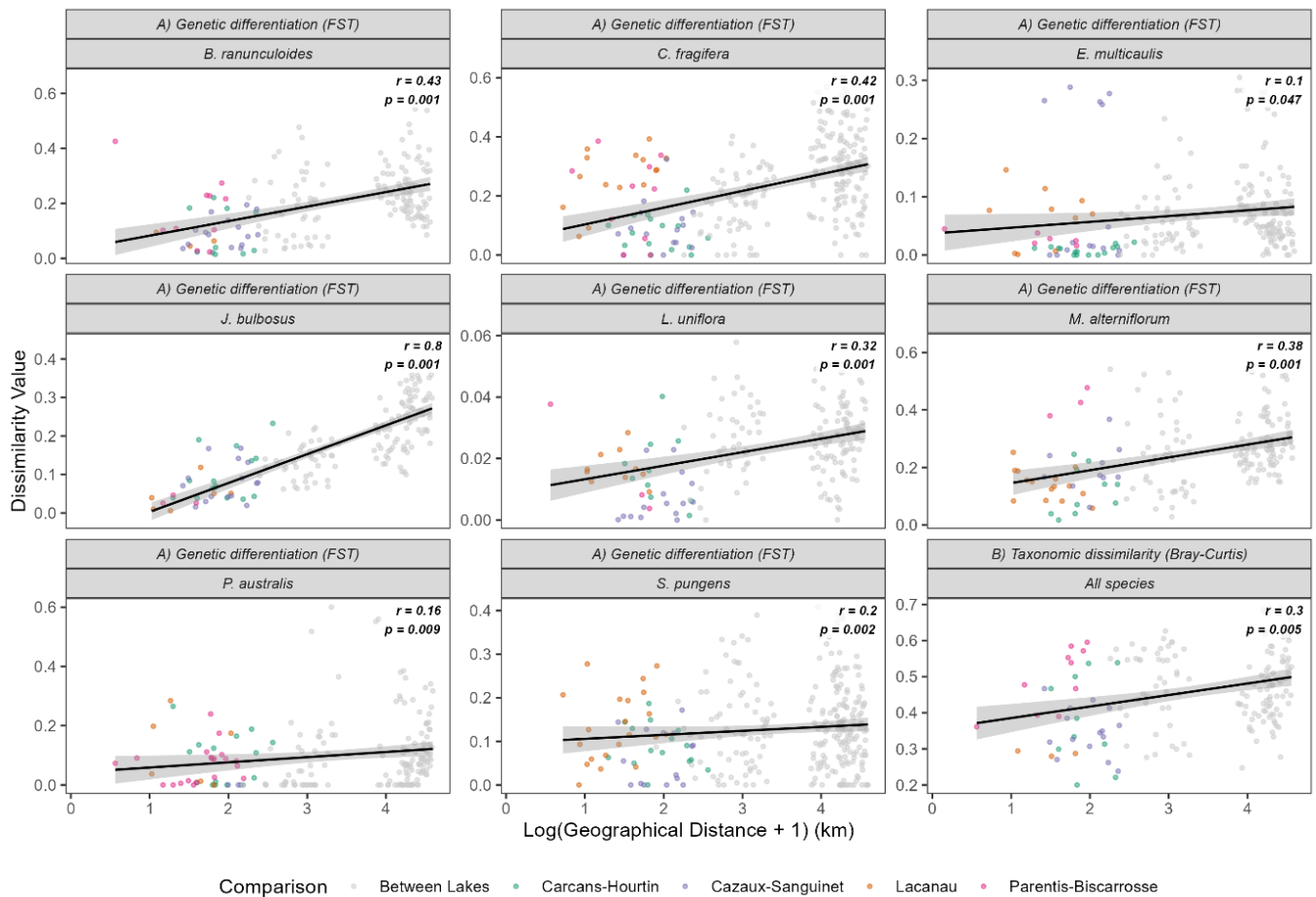


Figure 43 Isolation-by-distance (IBD) patterns at genetic and taxonomic levels. Relationship between log-transformed geographic distance (km) and (A) genetic dissimilarity (F_{ST}) for eight isoetid species, and (B) taxonomic dissimilarity (Bray-Curtis) at the community level. Points are colored by comparison type (within-lake vs. between-lake). Mantel r statistics and p -values are indicated in each panel. Linear regression lines are shown in black with 95% confidence intervals.

All eight species exhibited a significant positive correlation between genetic dissimilarity (F_{ST}) and geographic distance (Mantel tests, $p < 0.05$). However, the strength of this spatial structuring varied substantially among species:

- Strong IBD: *Juncus bulbosus* showed the highest spatial structure ($r = 0.80$, $p < 0.001$), followed by *Baldellia ranunculoides* ($r = 0.43$), *Myriophyllum alterniflorum* ($r = 0.38$) and *Chara fragifera* ($r = 0.42$).
- Weak IBD: In contrast, species such as *Eleocharis multicaulis* ($r = 0.10$, $p = 0.047$) and *Phragmites australis* ($r = 0.16$, $p = 0.009$) displayed much weaker spatial structuring, suggesting higher dispersal capabilities or more recent colonization events.

At the community level, a significant taxonomic IBD was also observed (Mantel $r = 0.38$, $p = 0.005$). The taxonomic turnover (Bray-Curtis dissimilarity) increased with geographic distance. Notably, this community-level spatial structure ($r = 0.38$) falls within the range of species-specific genetic IBD patterns ($r = 0.10$ – 0.80), suggesting that taxonomic and genetic diversity exhibit comparable responses to geographic isolation across the regional scale.

c. Environmental Drivers of Community Structure

To identify the environmental variables structuring taxonomic composition beyond geographic distance, we performed Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination on the Bray-Curtis dissimilarity matrix. The two-dimensional NMDS achieved acceptable stress (0.157), indicating a reliable representation of community structure in reduced space.

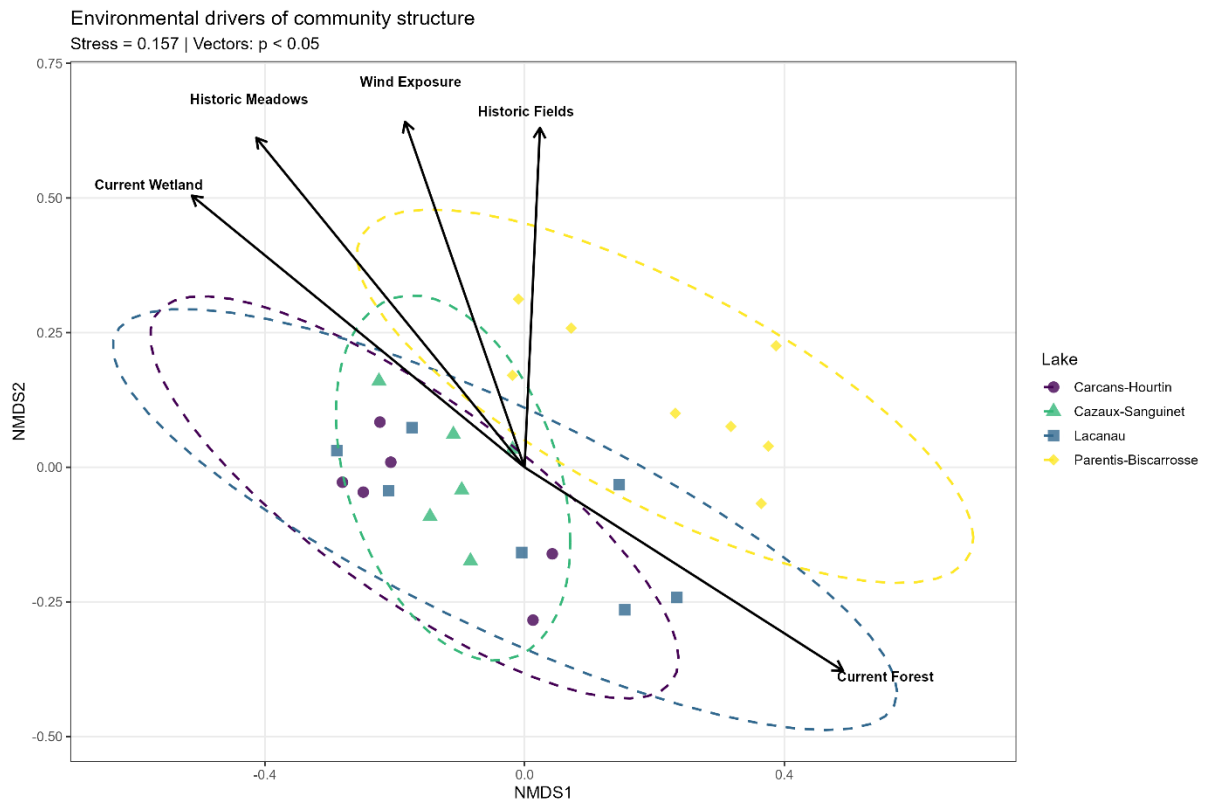


Figure 44 Environmental drivers of taxonomic community structure across Aquitaine lakes. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of macrophyte community composition based on Bray-Curtis dissimilarity. Each point represents a sampling station, colored and shaped by lake identity. Dashed ellipses indicate 95% confidence intervals for each lake. Black arrows represent environmental variables significantly correlated with community structure ($p < 0.05$, envfit test with 999 permutations). Arrow length reflects the strength of correlation (R^2), and arrow direction indicates the environmental gradient orientation in ordination space.

Environmental fitting revealed five variables significantly correlated with the NMDS ordination ($p < 0.05$, Figure 44). Historical landscape variables showed the strongest associations: meadow cover from 1965 ($R^2 = 0.38$, $p = 0.003$), followed by historical field cover ($R^2 = 0.28$, $p = 0.02$). Among current landscape variables, wetland cover ($R^2 = 0.36$, $p = 0.004$) and wind exposure ($R^2 = 0.31$, $p = 0.01$) were significant predictors, while current forest cover showed a weaker but significant effect ($R^2 = 0.27$, $p = 0.023$). The environmental vectors displayed distinct orientations in the ordination space, with historical meadows and fields pointing towards the upper portion of the plot, while current forest cover oriented towards the lower-right quadrant (Figure 44). This spatial structuring suggests that NMDS axis 1 primarily reflects shoreline geomorphology (east-west exposure gradients), while axis 2 appears to capture a trophic gradient, indicating that taxonomic turnover is jointly driven by shore orientation and nutrient status.

When testing all nine environmental variables simultaneously in PERMANOVA, the model explained 41.9% of total variance in taxonomic dissimilarity, although this relationship did not reach statistical significance ($R^2 = 0.419$, $p = 0.06$). A reduced model including only landscape variables (historical meadows and forest, current forest and wetland) explained 22.3% of variance ($R^2 = 0.223$, $p = 0.05$).

Community dispersion analysis showed significant heterogeneity in within-lake taxonomic variability among the four lakes (PERMDISP: $F = 2.99$, $p = 0.047$). Lake Parentis and Lacanau exhibited the highest community heterogeneity (mean distance to median = 0.314 and 0.311, respectively), while Cazaux showed the lowest heterogeneity (0.221), and Carcans-Hourtin had intermediate variability (0.256). Pairwise comparisons revealed that the difference in dispersion was significant between Lacanau and Cazaux ($p = 0.019$), and between Parentis and Cazaux ($p = 0.025$), indicating that Cazaux harbored more homogeneous communities compared to the other lakes.

d. Global and Species Genetic Diversity Correlations (β -SGDC)

At the regional scale, we observed a significant positive correlation between taxonomic and genetic dissimilarities across all species (Global Mantel $r = 0.28$, $p < 0.001$). This global β -SGDC indicates that, on average, pairs of sites that differ in community composition also tend to exhibit higher genetic divergence.

However, this regional pattern was largely driven by a subset of species (Figure 45).

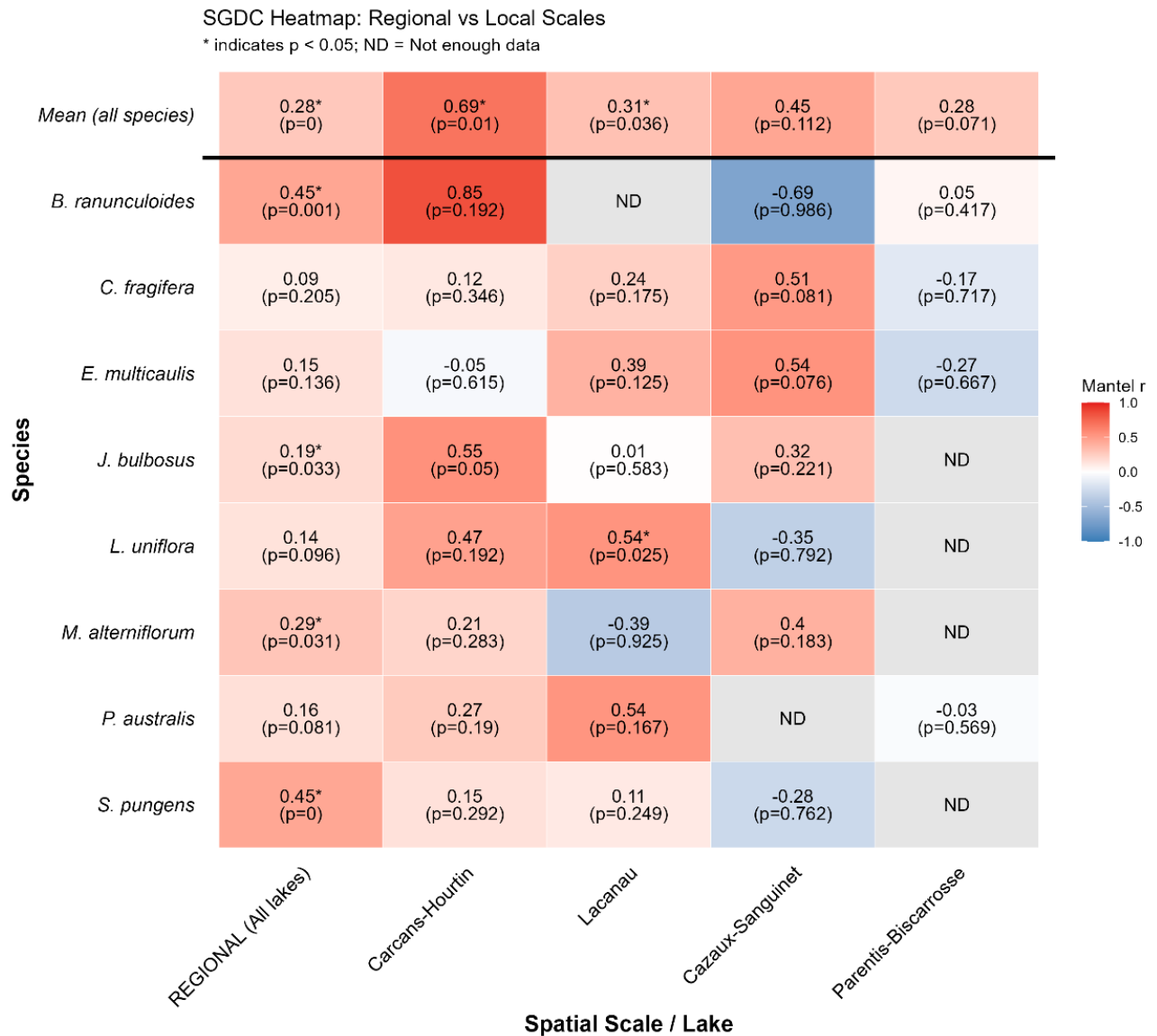


Figure 45 Beta Species-Genetic Diversity Correlations (β -SGDC) across spatial scales. Heatmap of Mantel correlation coefficients (r) between taxonomic (Bray-Curtis) and genetic (F_{ST}) dissimilarity. Results are shown at the regional scale (all lakes combined) and the local scale (within each lake). Cell values indicate Mantel r and p -values. Asterisks (*) denote significant correlations ($p < 0.05$). ND (Not Determined) indicates species-lake combinations with insufficient data ($N < 4$ stations) for Mantel tests.

B. ranunculoides ($r = 0.45$, $p < 0.001$), *S. pungens* ($r = 0.45$, $p < 0.001$), *J. bulbosus* ($r=0.19$, $p=0.04$) and *M. alterniflorum* ($r = 0.29$, $p = 0.038$) showed the strongest and most significant regional β -SGDCs, while other species such as *C. fragifera* or *E. multicaulis* showed no significant regional β -SGDC(Figure 45).

The local scale analysis (within-lake) revealed high spatial heterogeneity in the strength of biodiversity congruence.

At the lake level, patterns were highly inconsistent across species and sites, with no significant β -SGDCs at the exception of *L. uniflora* in Lake Lacanau ($r = 0.54$, $p = 0.03$).

Local correlations for individual species showed extreme variation between lakes, precluding the identification of any consistent lacustrine pattern. For instance, *B. ranunculoides* exhibited a very strong positive correlation in Lake Carcans-Hourtin ($r = 0.85$, $p = 0.11$, $N = 10$), while displaying a

strong negative correlation in Lake Cazaux-Sanguinet ($r = -0.69$, $p = 0.10$, $N = 15$). Similarly, most species showed erratic shifts in Mantel correlation signs and magnitudes depending on the lake considered.

However, when examining the multi-species average β -SGDC per lake (Figure 45, top row), lake Carcans-Hourtin emerged with the strongest mean correlation ($r = 0.69$, $p = 0.01$), followed by lake Lacanau ($r = 0.31$, $p = 0.036$), both showing significant coupling between taxonomic and genetic diversity across multiple species. In contrast, lakes Cazaux-Sanguinet ($r = 0.45$, $p = 0.112$) and Parentis-Biscarrosse ($r = 0.28$, $p = 0.071$) showed non-significant mean β -SGDCs, indicating that the strong regional β -SGDC signal is not uniformly distributed across the landscape but appears concentrated in the northern lakes.

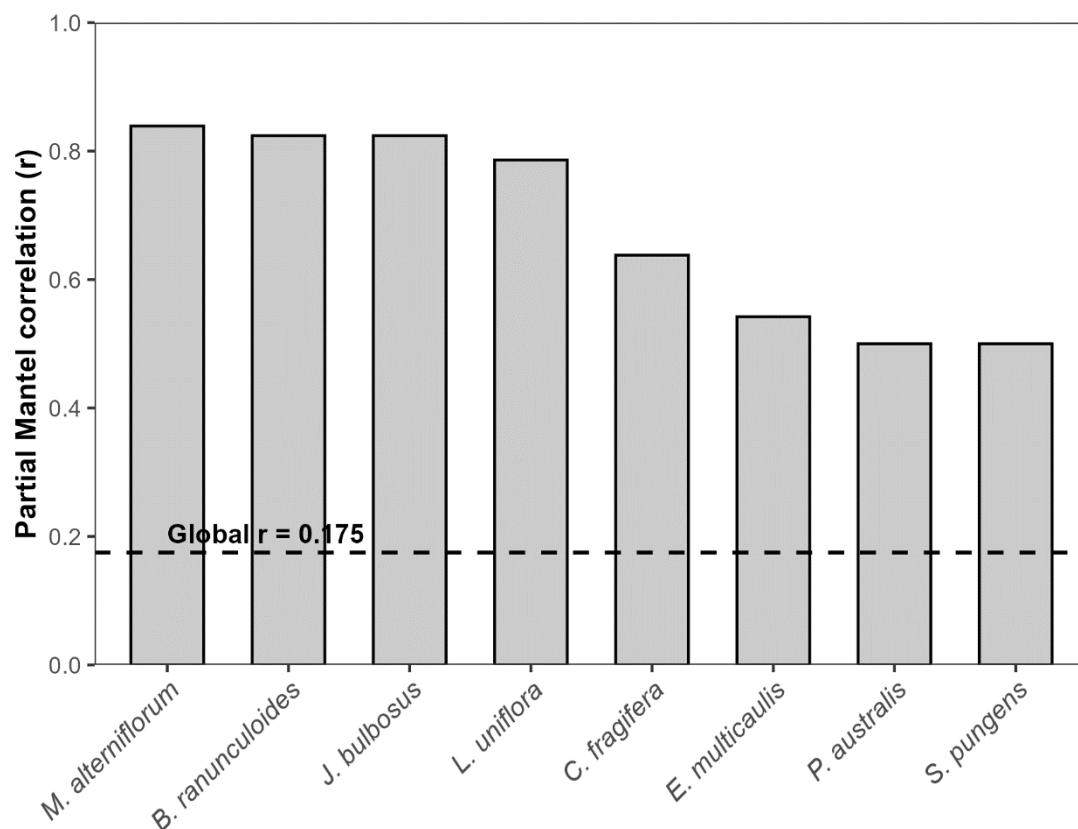


Figure 46 Results of partial Mantel tests showing the β -SGDC (correlation (r) between taxonomic dissimilarity (Bray-Curtis dissimilarity) and genetic dissimilarity (pairwise F_{ST}) for eight aquatic plant species, controlling for geographic distance. The dashed horizontal line represents the global partial Mantel correlation across all species ($r = 0.175$, $P = 0.018$). Bars represent standardized Mantel coefficients (r) for each species, with names indicated in italics. All species-specific correlations reached high statistical significance ($P = 0.001$).

To account for the potentially confounding effect of spatial distance, we performed partial Mantel tests controlling for geography. At the global scale, the correlation remained significant ($r = 0.175$, $P = 0.018$). More importantly, when controlling for space at the species level, the β -SGDC became consistently strong and highly significant for all eight species (Figure 46). Standardized partial Mantel coefficients ranged from $r = 0.50$ (for *P. australis*) to $r = 0.84$ (for *M. alterniflorum*), all reaching high statistical significance ($P = 0.001$).

This pattern reveals that the β -SGDC is not simply a byproduct of parallel IBD effects on both distance matrices. While taxonomic and genetic dissimilarities both respond significantly to

geographic distance (IBD), the coupling between these levels emerges independently of spatial structure. The partial Mantel tests isolate the residual covariance between taxonomic and genetic turnover after removing the shared effect of geography, indicating that factors beyond dispersal limitation alone, such as shared environmental responses, co-colonization events, or unmeasured habitat filters, strongly shape the congruence between organizational levels.

e. Drivers of Community and Genetic Dissimilarity

To identify the environmental and spatial factors structuring biodiversity at the regional scale, we performed Multiple Regression on distance Matrices (MRM) at the multi-species level. For genetic dissimilarity, pairwise F_{ST} values were averaged across all eight species for each pair of sites, creating a single consensus genetic distance matrix representing the overall genetic structure of the macrophyte metacommunity.

Similarly, taxonomic dissimilarity was quantified using the Bray-Curtis dissimilarity matrix based on community composition across all sites. This multi-species approach integrates patterns across taxa but does not account for species-specific responses, which are addressed separately in the variance decomposition analysis (see next section).

The MRM models for taxonomic and genetic dissimilarity were both statistically significant ($P < 0.001$), explaining 13.9% and 19.5% of the total variance, respectively (Figure 47).

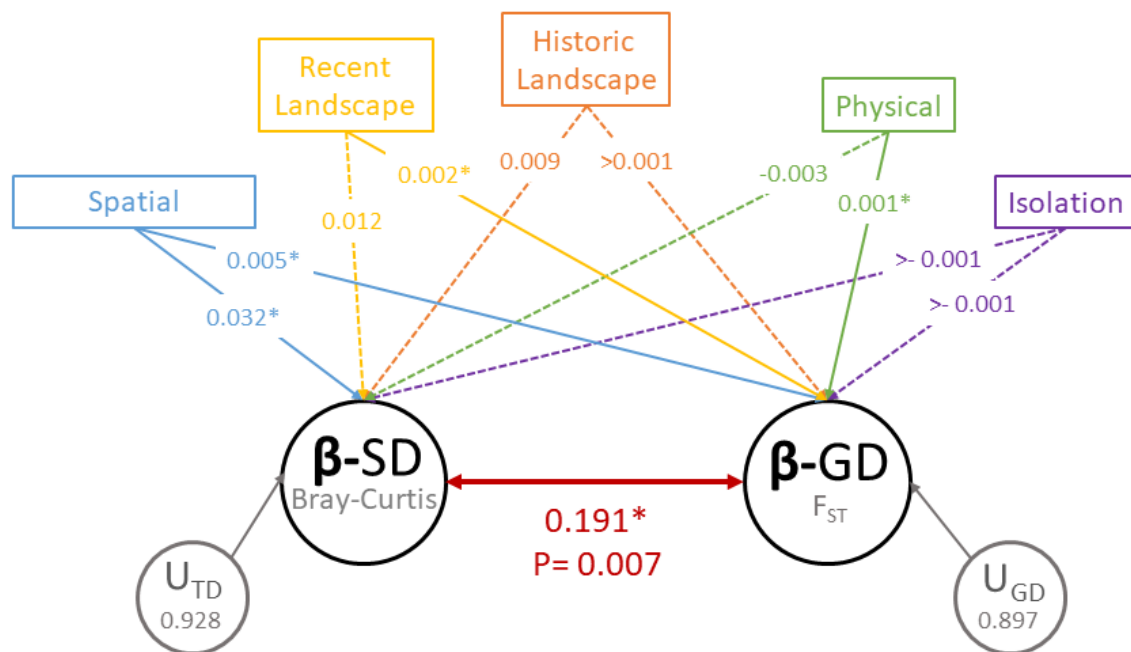


Figure 47 Causal diagram depicting the results of multiple regressions on distance matrices (MRM) of spatial, physical, isolation, and landscape distances (recent and historical) on β -taxonomic dissimilarity (TD) and β -genetic dissimilarity (GD) conducted at the regional multi-species scale. Arrows represent putative causal effects through standardized regression coefficients (β); solid arrows indicate significant effects ($P < 0.05$), while dotted arrows indicate non-significant relationships. Arrow width is proportional to the absolute coefficient value. The R^2 values represent the proportion of variance explained by the MRM models for TD (left) and GD (right). U_{TD} and U_{GD} represent unexplained factors (residuals) influencing taxonomic and genetic dissimilarity, respectively ($U = (1 - R^2)$). The double-headed arrow between TD and GD represents the significant residual correlation ($r = 0.191$, $P = 0.007$) calculated via a Mantel test on the residuals of both models.

For taxonomic dissimilarity, spatial distance was the only significant predictor ($R = 0.032$, $P = 0.001$). Neither physical factors ($R = -0.003$, $P = 0.677$), isolation ($R = -0.000$, $P = 0.959$), recent landscape ($R = 0.012$, $P = 0.077$), nor historical landscape ($R = 0.009$, $P = 0.198$) had a significant effect on community composition.

In contrast, genetic dissimilarity was significantly influenced by three out of the five blocks. Spatial distance showed the strongest effect ($R = 0.005$, $P = 0.001$), followed by recent landscape ($R = 0.002$, $P = 0.001$) and physical factors ($R = 0.001$, $P = 0.021$). Isolation ($R = -0.000$, $P = 0.444$) and historical landscape ($R = 0.000$, $P = 0.366$) were not significant predictors of genetic structure.

The residual correlation between taxonomic and genetic dissimilarities, after accounting for all five explanatory blocks, was significant (Mantel $r = 0.191$, $P = 0.007$). Notably, this residual correlation is slightly higher than the partial Mantel correlation controlling for geography alone ($r = 0.175$, Figure 47), suggesting that removing the measured environmental effects strengthens rather than weakens the observed congruence. This pattern implies that unmeasured factors, potentially including biotic interactions or cryptic dispersal processes, may play a substantial role in maintaining the covariance between taxonomic and genetic diversity.

f. Species-Specific Variance Decomposition of β -SGDCs

While multispecific MRM analyses identified independent drivers of taxonomic and genetic diversity, the variance decomposition at the species level revealed that the observed β -SGDCs were only marginally explained by the measured environmental and spatial blocks. Direct contributions of physical, isolation, and land-use variables typically accounted for less than 15% of the total correlation for most species (Figure 48). Spatial block was removed as a result of the partial mantel test controlling geography. For instance, in *B. ranunculoides*, Historical Land Use and Spatial distance were the main environmental contributors, yet they only explained 7.8% and 3.9% of the SGDC, respectively.

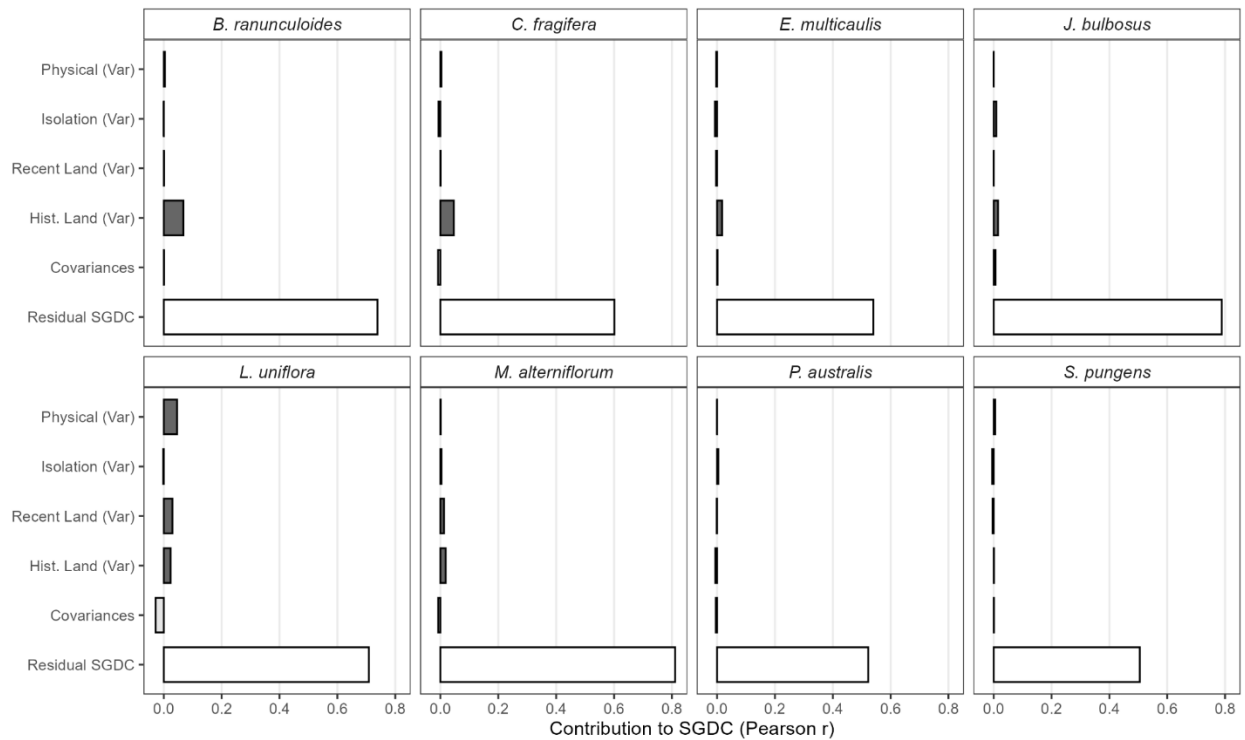


Figure 48 Variance partitioning of β -Species-Genetic Diversity Correlations (β -SGDC) for eight macrophyte species. Bars show the contribution of each environmental variable group to the observed β -SGDC (Pearson r). White rectangle indicate total SGDC residuals.

Crucially, the residual β -SGDC, representing the covariance between community and genetic structure that remains after accounting for all environmental and spatial blocks, was the dominant component for all eight species. These residual correlations were remarkably high, ranging from $r = 0.45$ for *S. pungens* to $r = 0.81$ for *M. alterniflorum*. In all cases, these residual correlations were highly significant ($P < 0.001$).

6. Discussion

a. Spatial and Environmental Drivers of Genetic and Taxonomic Dissimilarity

Our results demonstrate that geographic distance significantly predicts both taxonomic dissimilarity and genetic dissimilarity, consistent with isolation-by-distance (IBD) patterns documented in spatially structured metacommunities (Slatkin, 1987; Vellend et al., 2014). This pervasive spatial signal reflects the naturally discrete structure of these lake systems, where terrestrial barriers restrict hydrochorous dispersal and gene flow between populations.

However, environmental heterogeneity also plays a significant role in structuring taxonomic composition. Multivariate ordination revealed that five environmental variables were significantly correlated with community structure, with historical landscape configuration (meadow and field cover from 1965) showing the strongest associations. Current habitat features (wetland cover, wind exposure) and forest cover also contributed significantly to taxonomic dissimilarity. These legacy effects, where past landscape configurations continue to shape contemporary community structure decades after environmental change, are well documented in plant metacommunities (Honnay and Bossuyt, 2005; Lindborg and Eriksson, 2004) and confirm previous results on macrophytes in these Aquitaine lake systems (Jamoneau et al. 2021). These

patterns reflect both direct habitat persistence and indirect effects through altered dispersal networks influencing macrophyte communities (Dullinger et al., 2012). The significant effect of wind exposure aligns with evidence that hydrodynamic forces strongly influence aquatic macrophyte dispersal and establishment (Boedeltje et al., 2003; Santamaría, 2002), as already demonstrated in these lakes (Bertrin, 2018). Collectively, measured environmental variables explained 22-42% of taxonomic variance, suggesting that both spatial processes (dispersal limitation, historical colonization) and environmental filtering (niche-based sorting) jointly structure macrophyte metacommunities (Leibold et al., 2004; Vellend, 2010).

Species with weak IBD may reflect recent range expansions (Excoffier et al., 2009), historical connectivity that has not yet equilibrated with current isolation (Hutchison and Templeton, 1999), or post-glacial colonization routes that homogenized genetic structure independently of contemporary dispersal capacity (Alsos et al., 2007; Hewitt, 2000). For example, if northern populations of certain species expanded rapidly following deglaciation, contemporary genetic structure may still reflect founder effects and serial bottlenecks rather than equilibrium isolation-by-distance. Interestingly, within-lake β -SGDC strength also varied spatially across the metacommunity. Northern lakes (Carcans-Hourtin, Lacanau) exhibited significantly stronger mean β -SGDC compared to southern lakes (Cazaux, Parentis), which showed non-significant congruence. This spatial heterogeneity may reflect differences in metacommunity stability, with northern lakes potentially representing older or less disturbed systems where taxonomic and genetic structures have reached equilibrium, while southern lakes may be experiencing ongoing demographic shifts or more recent perturbations that decouple diversity levels. Without explicit demographic modeling or genomic data to reconstruct colonization histories, attributing IBD patterns solely to contemporary dispersal traits or ecological strategies remains speculative.

Critically, while environment substantially explains taxonomic turnover alone, it accounts for less than 15% of β -SGDC (variance decomposition). This discrepancy indicates that the coupling between genetic and taxonomic dissimilarities does not arise primarily from shared environmental responses, but rather from processes operating independently at each organizational level (Lamy et al., 2017). The strong residual β -SGDC after controlling for environmental factors suggests that congruence emerges from parallel responses to geographic isolation (IBD), unmeasured ecological drivers, or shared demographic processes such as historical colonization routes (Alsos et al., 2007; Hewitt, 2000) and stochastic founder effects during post-glacial expansion (Excoffier et al., 2009).

These findings align with Robuchon et al. (2019), who demonstrated that broad-scale β -SGDCs often bear the imprint of historical and spatial processes rather than contemporary environmental niche partitioning alone. Our results extend this framework by showing that at the regional scale (β -diversity), geographic isolation and legacy effects dominate the coupling between organizational levels, rather than contemporary environmental niche partitioning alone.

b. Species-Specific Responses: Life-History Traits Versus Historical Legacies

While isolation-by-distance was significant across most species, we observed substantial interspecific variation in IBD strength. This variation is not well explained by species dispersal traits alone. Contemporary propagule characteristics (seed morphology, buoyancy, clonal reproduction) provide incomplete predictions of realized gene flow and spatial genetic structure.

For instance, *B. ranunculoides* shows strong IBD despite producing small buoyant seeds typically associated with effective hydrochorous dispersal. However, this paradox likely reflects pollination limitation rather than seed dispersal constraints. As an insect-pollinated species with specialized floral morphology, *B. ranunculoides* relies on pollinators for sexual reproduction, and the limited foraging range of aquatic plant pollinators may strongly restrict pollen-mediated gene flow between lakes (Dorken and Eckert, 2001).

This paradox suggests that realized dispersal may be constrained by habitat specificity or demographic factors not captured by propagule morphology alone. As a specialist of oligotrophic shorelines, *B. ranunculoides* may experience strong habitat filtering that limits effective colonization even when propagules reach distant sites (Münkemüller et al., 2020). Conversely, *E. multicaulis* and *P. australis* exhibited weak IBD despite contrasting ecological strategies. While *E. multicaulis* is a narrow-niche specialist, *P. australis* is a cosmopolitan generalist with documented long-distance dispersal capacity (Kettenring et al., 2011), suggesting that weak spatial structure in these species reflects different underlying processes, demographic history and ecological breadth in *P. australis*, versus potentially effective contemporary gene flow in *E. multicaulis*.

Clonal reproduction adds further complexity. Species with high clonality (*P. australis*, *S. pungens*, *M. alterniflorum*) do not exhibit systematically weaker IBD, contrary to expectations that vegetative reproduction should homogenize genetic structure across space. Instead, increased clonality may reflect demographic responses to habitat degradation (Honney and Bossuyt, 2005) or life-history strategies that reduce sexual recruitment, potentially strengthening rather than weakening spatial structure by reducing effective population size and limiting gene flow through pollen or seeds. However, without detailed demographic data or experimental dispersal studies, the net effect of clonality on IBD patterns remains difficult to disentangle from other confounding factors such as mating system, generation time, and historical biogeography.

Species with weak IBD may reflect recent range expansions (Excoffier et al., 2009), historical connectivity that has not yet equilibrated with current isolation (Hutchison and Templeton, 1999), or post-glacial colonization routes that homogenized genetic structure independently of contemporary dispersal capacity (Alsos et al., 2007; Hewitt, 2000). For example, if northern populations of certain species expanded rapidly following deglaciation, contemporary genetic structure may still reflect founder effects and serial bottlenecks rather than equilibrium isolation-by-distance. Without explicit demographic modeling or genomic data to reconstruct colonization histories, attributing IBD patterns solely to contemporary dispersal traits or ecological strategies remains speculative.

c. Mechanisms Underlying Unexplained β -SGDC

A central finding of this study is the high proportion of unexplained β -SGDC revealed by variance decomposition. While our five environmental and spatial blocks were expected to account for a significant portion of the covariance between taxonomic and genetic diversity, they explained less than 15% of the total correlation for most species. The residual component, representing β -SGDC that persists after statistically removing all measured effects, accounted for 85-95% of the correlation. Crucially, these residuals remained highly significant across taxa, indicating that β -SGDC is not a statistical artifact but reflects genuine biological processes not captured by our predictor variables.

However, multivariate ordination of taxonomic dissimilarity alone revealed that measured environmental variables explain a substantial proportion of community structure. Environmental fitting identified five significant predictors of taxonomic turnover, with historical landscape configuration (meadow and field cover from 1965) showing the strongest associations, followed by current wetland cover and wind exposure. Collectively, these variables explained approximately 22-42% of taxonomic variance. This contrast is critical: environment substantially structures taxonomic composition but explains little of β -SGDC. This discrepancy demonstrates that the coupling between organizational levels does not arise from parallel environmental responses, but rather from independent processes affecting each level separately or from unmeasured factors influencing both simultaneously.

We propose three non-mutually exclusive hypotheses to explain this decoupling:

i. Unmeasured environmental drivers

The most parsimonious explanation is that our environmental variables, while capturing major landscape gradients, do not encompass all relevant ecological factors structuring these metacommunities. Variables such as sediment geochemistry (phosphorus availability, redox potential) (Chambers et al., 2008; Lucassen et al., 2016), fine-scale hydrological dynamics (water level fluctuations, wave exposure variability) (Coops and Wolfer, 2019), or biotic interactions (competition, facilitation) (Santamaría, 2002) may drive genetic and taxonomic dissimilarity along axes not correlated with our measured predictors. Notably, the significant effect of historical landscape (1965) on taxonomic structure suggests that legacy effects operate over decadal timescales (Dullinger et al., 2012; Lindborg and Eriksson, 2004), yet we lack comparable historical data for genetic structure to test whether similar temporal lags exist at the population level (Honnay and Jacquemyn, 2007). Incorporating biogeochemical variables, fine-resolution bathymetry, and long-term hydrological monitoring could substantially improve explanatory power in future studies.

ii. Independent responses to geographic isolation

While isolation-by-distance was significant for both taxonomic and genetic dissimilarity, the strength of spatial structuring varied considerably across species and between organizational levels. This suggests that dispersal limitation affects taxonomic and genetic turnover through partially decoupled processes (Vellend et al., 2014). For instance, genetic structure may primarily reflect historical colonization routes and post-glacial range expansions (Hewitt, 2000), whereas taxonomic composition responds to contemporary dispersal filtered by habitat availability (Leibold et al., 2004). If these processes operate on different timescales (Honnay and Jacquemyn, 2007) or through different vectors (e.g., long-distance seed dispersal versus pollen-mediated gene flow), they could generate congruent spatial patterns without shared environmental drivers. The fact that partial Mantel tests controlling for geography revealed significant β -SGDC for most species supports this interpretation (Legendre and Legendre, 2012), indicating that spatial structure creates parallel patterns at both levels independently (Vellend, 2005).

iii. Stochastic co-colonization and demographic synchrony

In naturally discrete lake systems, colonization may occur through rare, stochastic dispersal events that simultaneously introduce multiple species and genetic variants. Such punctuated colonization episodes, potentially mediated by waterbirds or historical hydrological connections,

could synchronize taxonomic and genetic structure without creating predictable relationships with contemporary environmental gradients (Viana et al., 2016). However, this hypothesis faces an important constraint: if co-dispersal were the sole driver, we would expect similar IBD strengths at both levels, yet genetic IBD varied considerably among species while taxonomic IBD remained moderate. This suggests that co-colonization may contribute to β -SGDC but cannot fully explain the observed patterns. Fine-scale dispersal heterogeneity, such as species-specific waterbird preferences or differential propagule survival during transport, likely modulates these stochastic processes.

iv. Synthesis: scale-dependent processes and methodological limitations

Ultimately, the large unexplained variance in β -SGDC reflects a combination of unmeasured environmental factors, independent responses to spatial structure, and stochastic demographic processes operating at scales not captured by our sampling design (Fournelle et al., 2016; Lamy et al., 2017). The key insight from our multivariate analyses is that the mechanisms structuring taxonomic diversity alone differ from those creating congruence between organizational levels. Environment shapes taxonomic composition substantially but contributes minimally to β -SGDC, suggesting that the coupling emerges from historical legacies (Dullinger et al., 2012), dispersal constraints (Slatkin, 1987), or demographic synchrony (Vellend, 2005) rather than contemporary niche dissimilarity (Leibold et al., 2004). Future studies should prioritize: (1) incorporating biogeochemical and fine-scale hydrological variables (Coops and Wulder, 2019; Lucassen et al., 2016), (2) integrating temporal dynamics to test lag effects between organizational levels (Honnay and Jacquemyn, 2007; Piqueray et al., 2011), and (3) using genomic data to reconstruct colonization histories and test co-dispersal hypotheses explicitly (Excoffier et al., 2009).

d. Historical Landscape as a Shared Driver of Taxonomic and Genetic Structure

Both taxonomic and genetic dissimilarity responded significantly to historical landscape configuration. Multivariate ordination revealed that historical land use (meadow and field cover from 1965) was the strongest predictor of taxonomic composition, while variance decomposition and MRM analyses indicated that historical landscape also contributed to genetic dissimilarity for several species. This congruent response to past environmental conditions suggests that both organizational levels retain legacies of historical landscape structure.

This pattern likely reflects persistent habitat filtering established during the mid-20th century, when extensive agricultural landscapes surrounded these lakes. Species that colonized and established populations during this period structured both community composition and genetic diversity in ways that persist despite subsequent landscape transformation (afforestation, urbanization). The mechanism is demographic inertia: populations established under historical conditions remain demographically dominant, maintaining both taxonomic composition and genetic structure despite environmental change (Dullinger et al., 2012; Vellend, 2005).

However, the relative contributions of historical versus current landscape differed between organizational levels. While historical variables were the strongest individual predictors of taxonomic structure, current habitat features (wetland cover, wind exposure) also played significant roles. In contrast, genetic structure showed weaker responses to current conditions, potentially reflecting longer generation times and slower demographic turnover in these

perennial aquatic plants (Honnay and Jacquemyn, 2007). This suggests that both levels respond to historical landscape, but genetic structure integrates environmental signals more slowly due to life-history constraints.

e. Conservation implications: prioritizing regional connectivity

The results of this study have potentially significant, though theoretical, implications for the conservation of macrophyte biodiversity in Aquitaine's lacustrine landscapes. Our findings suggest that for the eight studied species, spatial isolation and dispersal limitation are more powerful drivers of both genetic and taxonomic dissimilarities than the measured environmental variables. From a management perspective, this implies that focusing solely on local habitat quality or water chemistry within individual lakes might be insufficient to maintain long-term regional biodiversity.

Instead, our data point toward the importance of regional connectivity (Crooks and Sanjayan, 2006; Taylor et al., 1993). If the observed β -SGDCs are indeed driven by common dispersal constraints, as suggested by the dominance of spatial structure and the significant residual β -SGDC, then maintaining metacommunity health (Leibold et al., 2004) requires preserving the corridors that allow for the flow of both individuals and genes (Lowe and Allendorf, 2010). For habitats of high conservation value, such as the Natura 2000 habitat 3110 (Oligotrophic waters containing very few minerals of sandy plains), restoration efforts might consider prioritizing the restoration of ecological stepping (Gilbert-Norton et al., 2010) or protected flight paths for zoochorous vectors between isolated lakes (Green and Elmer, 2014).

However, increasing regional connectivity must be weighed against the heightened risk of colonization by invasive alien species. Enhanced connectivity can facilitate the dispersal of not only native species but also invasive ones such as *Lagarosiphon major* or *Myriophyllum aquaticum*, which are already present in some Aquitaine lakes. Management strategies should therefore promote selective connectivity by favoring natural dispersal pathways (e.g., waterbirds, buffer wetlands) while maintaining monitoring and control measures at critical entry points to limit the spread of non-native species.

From a conservation perspective, these findings emphasize that contemporary genetic diversity reflects not only current habitat quality but also historical landscape legacies (Jackson and Sax, 2010; Vellend, 2005). Restoration efforts focusing solely on current environmental conditions may overlook the importance of maintaining populations with diverse ancestral origins established under past landscape configurations (Piqueray et al., 2011). Understanding these legacy effects is critical for predicting how genetic diversity will respond to ongoing and future landscape changes (Aguilar et al., 2008; Honnay and Jacquemyn, 2007).

However, these implications should be treated with caution. While our models highlight the importance of structural isolation, the high proportion of unexplained variance suggests that other unmeasured factors, including fine-scale local dynamics (Lucassen et al., 2016) or cryptic biotic interactions (Santamaría, 2002), also play a role. Furthermore, the observed legacy effects of historical landscapes remind us that current biodiversity patterns may not yet be in equilibrium with recent environmental changes (Dullinger et al., 2012; Vellend and Geber, 2005). Therefore, conservation strategies should ideally adopt an integrated approach (Sodhi and Ehrlich, 2010): promoting regional connectivity to support dispersal-driven resilience, while continuing to

monitor local environmental conditions that may influence species persistence in the long term (Walters, 1986).

7. Conclusion

Our findings reveal that both spatial isolation and environmental heterogeneity structure macrophyte biodiversity, though their relative contributions differ between organizational levels. Historical landscape configuration and current habitat features (wetland, wind exposure) substantially explain taxonomic turnover, while genetic structure responds primarily to geographic isolation. Critically, while measured environmental variables explain 22-42% of taxonomic variance, they account for less than 15% of β -SGDC, indicating that the coupling between organizational levels emerges from processes beyond shared environmental responses, such as parallel responses to geographic isolation, co-colonization events, or unmeasured ecological drivers.

From a conservation perspective, maintaining both habitat quality and regional connectivity is essential for Natura 2000 habitat 3110. While restoring oligotrophic conditions and natural shorelines supports local populations, strong isolation-by-distance patterns indicate that among-lake connectivity is equally critical. Practical strategies could include protecting ecological stepping stones (temporary wetlands) and waterbird migratory routes that facilitate hydrochorous dispersal. Equally important, contemporary genetic diversity reflects not only current habitat quality but also historical landscape legacies, emphasizing that restoration efforts must consider both present-day conditions and the demographic inertia of populations established under past landscape configurations.

However, these implications require caution. The high unexplained variance in β -SGDC (85-95%) suggests that unmeasured factors, biogeochemical gradients, fine-scale hydrological dynamics, stochastic colonization events, or cryptic biotic interactions, play important roles in structuring biodiversity congruence. Furthermore, historical landscape legacies indicate that populations may not yet be in equilibrium with contemporary conditions, complicating predictions about restoration outcomes. Conservation strategies should therefore adopt adaptive management frameworks that integrate regional connectivity with local habitat quality while monitoring long-term demographic responses across multiple organizational levels.

Chapitre 6 : Discussion générale

1. Synthèse des réponses aux questions de recherche

L'objectif central de cette thèse était de caractériser la diversité génétique des communautés de macrophytes des lacs oligotrophes aquitains et d'identifier les processus écologiques et évolutifs qui façonnent simultanément la structure des communautés et des populations. Les trois chapitres de résultats apportent des réponses complémentaires aux questions posées en introduction, tout en révélant des patrons qui enrichissent notre compréhension des relations espèces-gènes dans les métacommunautés aquatiques. Afin de synthétiser les patrons de diversité génétique et de SGDC à l'échelle régionale, la Figure 49 présente l'ensemble des métriques par espèce, mettant en lumière le contraste entre les traits d'histoire de vie propres à chaque espèce et leurs réponses évolutives à l'échelle régionale.

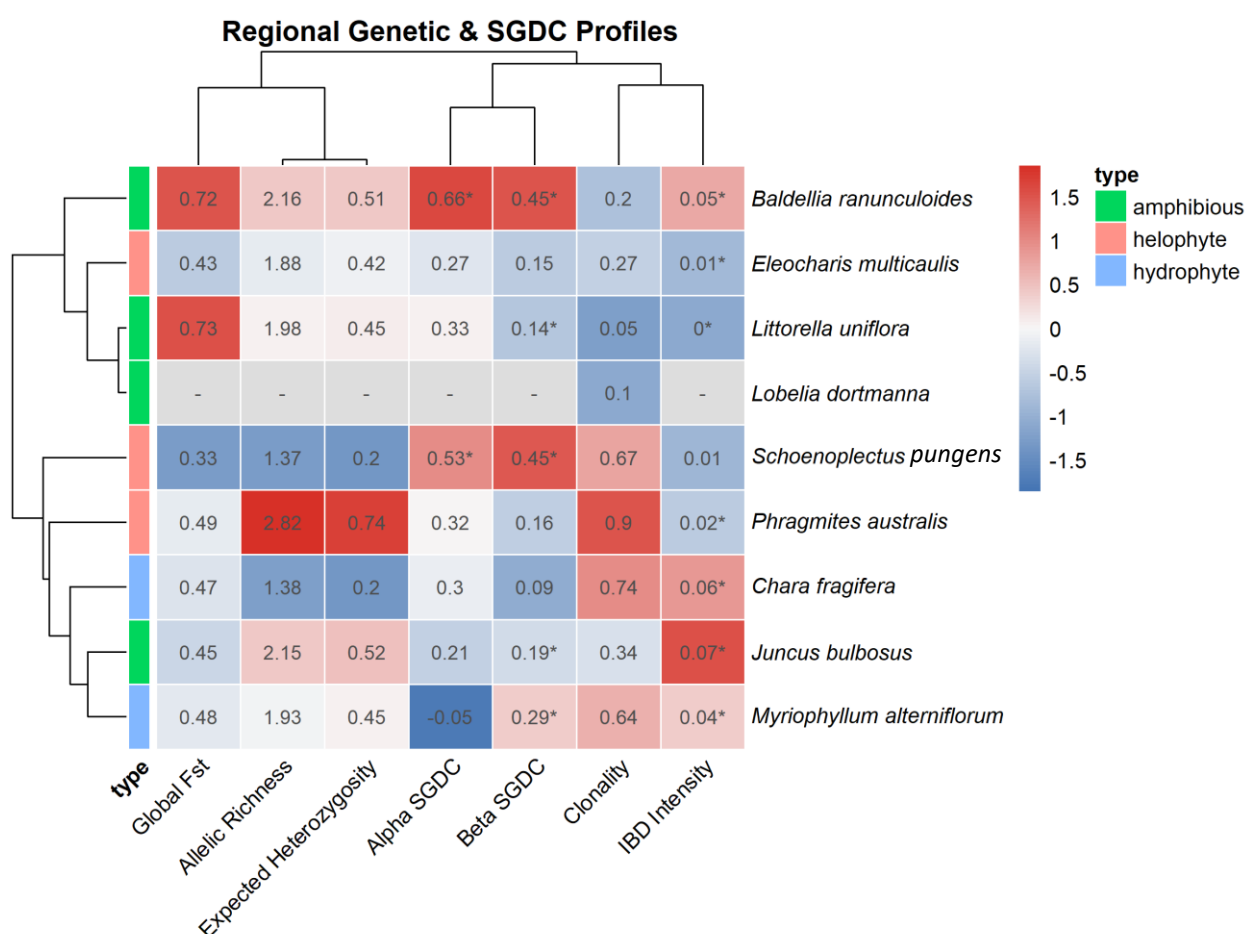


Figure 49 Synthèse comparative régionale des paramètres génétiques et des métriques SGDC pour les huit espèces de macrophytes. Les valeurs sont centrées et réduites par colonne (z-scores) pour permettre la comparaison de variables aux unités hétérogènes. Les valeurs numériques brutes sont indiquées dans chaque cellule ; les astérisques (*) signalent les résultats significatifs pour les tests d'IBD et de SGDC ($p < 0,05$). Le dendrogramme à gauche illustre le regroupement des espèces selon la similarité de leurs profils de réponse génétique et écologique

a. Q1 : Quel est l'état de la diversité génétique des macrophytes dans ce réseau lacustre ?

L'approche multi-espèces révèle une hétérogénéité marquée de la diversité génétique au sein de la communauté étudiée. L'hétérozygotie attendue (H_e) varie d'un facteur quinze entre les espèces, s'échelonnant de valeurs quasi-nulles chez *Lobelia dortmanna* ($H_e < 0.05$) à des niveaux élevés chez *Phragmites australis* ($H_e = 0.74$). Cette amplitude souligne l'intérêt des approches comparatives pour évaluer comment les traits d'histoire de vie et l'histoire démographique des taxons modulent leur diversité génétique dans un contexte environnemental partagé (Vellend and Geber, 2005).

Conformément aux prédictions théoriques liant la taille efficace des populations à la dérive génétique (Frankham, 1996), nous observons une corrélation entre la rareté régionale des espèces et leur niveau de diversité. Les espèces abondantes et largement distribuées, comme *P. australis*, présentent une diversité élevée, tandis que les espèces à distribution restreinte affichent des niveaux de diversité plus faibles. Ce patron, classique en biologie des populations (Cole, 2003), suggère que la réduction et l'isolement des populations au sein du réseau lacustre, en limitant les effectifs locaux et les échanges génétiques, amplifient la dérive chez les espèces les plus rares. Les suivis floristiques historiques documentent en effet une régression marquée des herbiers, autrefois continus et denses, vers une distribution relictuelle en taches dispersées (Bertrin et al., 2012), attestant d'une fragmentation effective de l'habitat. Toutefois, l'absence de données antérieures aux premières campagnes de suivi soulève la question du *shifting baseline* : l'état actuel, perçu comme référence, pourrait déjà représenter une situation fortement dégradée par rapport aux conditions historiques (Pauly, 1995).

Toutefois, *S. pungens* s'écarte de ce schéma. Malgré une présence notable dans le réseau, sa faible diversité ($H_e = 0.20$) suggère un décalage temporel (time-lag) entre sa dynamique démographique et sa réponse génétique (Epps and Keyghobadi, 2015). Ce résultat pourrait refléter une colonisation récente du littoral aquitain, une origine allochtone, hypothèse cohérente avec son aire de distribution transatlantique incluant l'Amérique du Nord, ou un historique de population marqué par des goulots d'étranglement sévères.

Le cas de *Lobelia dortmanna* constitue le constat le plus critique. Cette espèce, caractéristique des milieux oligotrophes et souvent considérée comme indicatrice de leur intégrité écologique, présente une quasi-absence de diversité génétique dans l'ensemble du système, signalant une vulnérabilité extrême du fait du potentiel limité d'adaptation face aux changements environnementaux (Spielman et al., 2004). En raison de ses exigences écologiques strictes, *L. dortmanna* peut ici être considérée comme une espèce parapluie : l'état actuel de sa diversité génétique et son éventuel déclin démographique constitueraient un signal d'alarme précoce de la dégradation de l'intégrité écologique des lacs aquitains.

b. Q2 : La structuration spatiale domine-t-elle indépendamment de l'environnement ?

Les analyses de différenciation génétique révèlent des niveaux de structuration exceptionnellement élevés pour l'ensemble des espèces étudiées. Les valeurs moyennes de F_{ST} (0.26-0.27) dépassent de trois à dix fois celles typiquement rapportées pour les plantes

aquatiques (Santamaría, 2002), atteignant des niveaux comparables à ceux d'espèces terrestres spécialistes d'habitats isolés. Cette forte structuration indique un flux génique extrêmement limité entre les populations lacustres, malgré leur proximité géographique relative (10-50 km). Cette structuration s'exprime à deux échelles spatiales. À l'échelle inter-lacustre, les F_{ST} élevés (0.26–0.27) traduisent un isolement prononcé entre bassins. À l'échelle intra-lac, la différenciation varie fortement selon les espèces (F_{ST} moyen : 0.02 à 0.27) : certaines (*L. uniflora*, *E. multicaulis*, *P. australis*) maintiennent une connectivité efficace au sein des lacs, tandis que d'autres (*J. bulbosus*, *M. alterniflorum*) présentent une fragmentation intra-lac comparable à l'isolement inter-bassins. Cette hétérogénéité suggère que les traits de dispersion modulent la réponse à la discontinuité spatiale à toutes les échelles.

L'isolement par la distance (IBD) constitue le patron dominant dans ce système. Les huit espèces étudiées présentent une corrélation significative entre différenciation génétique et distance géographique, confirmant que l'isolement spatial limite fortement les échanges de gènes. Ce résultat s'inscrit dans le cadre théorique proposé par Slatkin (1987), où la structure géographique des populations reflète l'équilibre entre dérive génétique locale et flux génique limité par la distance. Il convient de distinguer ce processus d'IBD, résultant de contraintes intrinsèques à la dispersion dans une matrice naturellement discontinue, de la fragmentation anthropique *stricto sensu* qui impliquerait une rupture récente de la connectivité historique. Ce système lacustre résulte de la fragmentation d'une ancienne lagune littorale en bassins distincts au cours de l'Holocène (Tastet, 2019), créant une discontinuité naturelle de l'habitat antérieure aux perturbations anthropiques.

L'intensité de l'IBD varie cependant considérablement entre espèces, révélant des sensibilités différentielles à l'isolement spatial. *Juncus bulbosus* présente la structuration spatiale la plus forte ($r = 0.80$), suggérant une dispersion très limitée ou une forte dépendance à la reproduction clonale. À l'opposé, *Eleocharis multicaulis* ($r = 0.10$) et *Phragmites australis* ($r = 0.16$) montrent des patrons d'IBD beaucoup plus faibles, indiquant des capacités de dispersion supérieures, probablement via l'anémochorie pour ces deux espèces dont les propagules légers peuvent être transportés sur de longues distances, ou des événements de colonisation plus récents. Pour d'autres espèces à graines plus lourdes ou à fragments végétatifs (*Myriophyllum alterniflorum*, *Baldellia ranunculoides*), la zoochorie par l'avifaune migratrice constitue une voie de dispersion plausible, les lacs aquitains étant situés sur le couloir de migration atlantique (Figuerola and Green, 2002). Cette variabilité interspécifique souligne le rôle des traits fonctionnels comme modulateurs de la réponse à l'isolement spatial.

Les analyses de régression multiple sur matrices de distances (MRM) confirment que la distance spatiale émerge comme le principal prédicteur du turnover taxonomique et génétique, devant les variables environnementales mesurées. Toutefois, cette apparente dominance de la distance doit être nuancée. L'absence d'un gradient trophique explicite dans les modèles constitue une limite majeure. Les lacs étudiés varient d'un état oligotrophe (Carcans-Hourtin, Cazaux-Sanguinet) à mésotrophe voire eutrophe (Lacanau, Parentis-Biscarrosse), un gradient qui conditionne fortement la composition taxonomique des communautés. Les isoétides strictes (*L. dortmanna*, *L. uniflora*) présentent un optimum écologique en conditions oligotrophes, bien que quelques populations résiduelles persistent dans des lacs plus eutrophisés, *L. uniflora* à Parentis-Biscarrosse, quelques pieds de *L. dortmanna* à l'Étang Blanc, sans que l'on puisse déterminer si ces occurrences reflètent une tolérance marginale ou une dette d'extinction en cours. D'autres

espèces (*P. australis*, *B. ranunculoides*) supportent des enrichissements modérés. Le turnover taxonomique observé reflète vraisemblablement ce gradient trophique non capturé, constituant un processus de species sorting classique. La variance expliquée par les variables environnementales pour la β -diversité taxonomique (13-20%) reste cohérente avec les ordres de grandeur rapportés dans la littérature pour ce type de partition, mais l'inclusion d'indicateurs trophiques affinerait la part attribuable au filtrage environnemental.

La différenciation génétique répond significativement au paysage historique (1965) et aux facteurs physiques locaux, contrairement à la dissimilarité taxonomique qui reste exclusivement structurée par la distance. Cette asymétrie suggère que les génomes intègrent des signaux de sélection locale ou d'histoire démographique que la composition taxonomique, plus labile, ne capture pas. Ce résultat s'inscrit dans le cadre conceptuel d'isolement par l'environnement proposé par Orsini et al. (2013), où les hétérogénéités environnementales fines peuvent structurer la différenciation génétique intra-spécifique sans affecter la β -diversité taxonomique. Le signal plus prononcé du paysage historique sur la composition taxonomique suggère par ailleurs une inertie des communautés : la composition actuelle conserve la signature de configurations paysagères antérieures aux aménagements récents. Ce décalage temporel (time-lag) indique que les communautés mettent du temps à s'équilibrer avec les modifications paysagères (Epps and Keyghobadi, 2015), soulevant l'hypothèse d'une dette d'extinction taxonomique.

c. Q3 : Existe-t-il une corrélation spécifique-génétique (SGDC) et quels en sont les mécanismes ?

La question de la corrélation entre diversité spécifique et diversité génétique, formalisée par le concept de corrélation espèces-diversité génétique (SGDC ; Vellend (2005)), constitue le fil conducteur théorique de cette thèse. Les résultats révèlent une dépendance d'échelle marquée de ce couplage.

À l'échelle locale (α -diversité), les corrélations entre richesse spécifique et hétérozygotie attendue se révèlent généralement faibles et non significatives, conformément aux prédictions de Lamy et al. (2017) suggérant que la stochasticité locale masque fréquemment les processus communs sous-jacents. Les rares α -SGDC significatives concernent uniquement *B. ranunculoides* et *S. pungens*. Pour *B. ranunculoides*, la corrélation est entièrement expliquée par les variables environnementales, suggérant que richesse spécifique et diversité génétique répondent parallèlement aux mêmes gradients locaux sans couplage direct. En revanche, pour *S. pungens*, des résidus significatifs persistent légèrement après contrôle environnemental, indiquant une corrélation biologique intrinsèque qui échappe aux métriques utilisées.

L'analyse du turnover spatial (β -diversité) révèle des patrons de congruence remarquablement robustes. Les tests de Mantel partiels contrôlant pour la distance géographique révèlent des β -SGDC fortes et hautement significatives pour les huit espèces étudiées. Ce résultat démontre que la corrélation entre dissimilarités taxonomique et génétique persiste indépendamment de leur structuration spatiale commune. Cette différence entre échelles reflète le fait que les processus communs liant diversité spécifique et génétique (dispersion, dérive) opèrent fondamentalement à l'échelle du turnover spatial plutôt qu'à l'échelle locale, comme l'ont souligné Fourtune et al. (2016) chez les poissons.

La comparaison systématique des coefficients α -SGDC et β -SGDC révèle un résultat contre-intuitif : il n'existe aucune corrélation significative entre la force de la corrélation locale et celle de la corrélation régional (Pearson $r = 0.48$, $p = 0.23$; Figure 50).

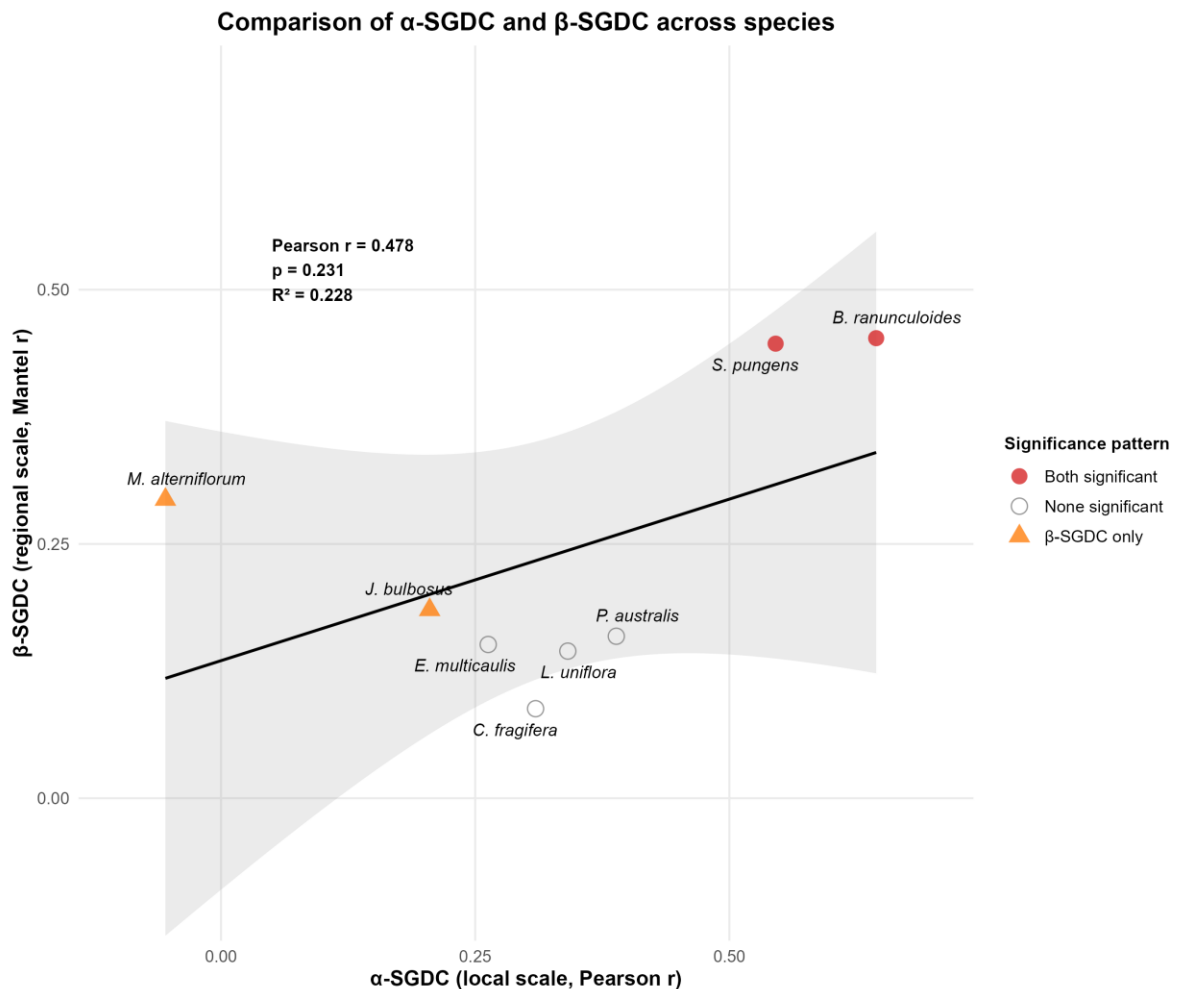


Figure 50 Relation entre la diversité locale (α -SGDC) et régionale (β -SGDC) pour huit espèces de macrophytes. Chaque point représente une espèce ; les couleurs et les formes indiquent les motifs de significativité : cercles rouges (significatif aux deux échelles), triangles orange (uniquement pour β -SGDC) et cercles gris vides (non significatif aux deux échelles). La ligne noire pleine représente la régression linéaire avec son intervalle de confiance à 95 % (zone grisée). La ligne grise en pointillés ($y = x$) indique une force de corrélation égale aux deux échelles ; les espèces situées sous cette ligne présentent une congruence locale plus forte que la régionale. La corrélation statistique a été testée par un test de corrélation de Pearson ($n = 8$ espèces)

Bien que contraint par la faible puissance statistique ($n = 8$ espèces), ce résultat supporte l'hypothèse que les processus générant des SGDC opèrent indépendamment aux deux échelles spatiales (Lamy et al., 2017). Trois patrons émergent de cette analyse. Premièrement, la congruence aux deux échelles reste rare : seules *B. ranunculoides* et *S. pungens* présentent des α -SGDC et β -SGDC significatives simultanément, suggérant que limitation de dispersion et exigences écologiques strictes structurent conjointement leur diversité à l'échelle locale et régionale. Deuxièmement, la congruence régionale sans corrélation local constitue le patron majoritaire : *J. bulbosus* et *M. alterniflorum* montrent des β -SGDC significatives mais aucune α -SGDC détectable. Pour *J. bulbosus*, dont l'IBD est le plus fort du système ($r = 0.80$), la limitation de dispersion structure les différenciations entre lacs tandis que la stochasticité démographique masque toute corrélation locale. Troisièmement, *C. fragifera*, *E. multicaulis*, *L. uniflora* et *P.*

australis ne montrent ni α -SGDC ni β -SGDC significatives. Pour *E. multicaulis* et *P. australis*, la faible structuration génétique (IBD faibles) suggère que les flux géniques homogénéisent les pools géniques, empêchant l'émergence d'un patron de différenciation cohérent.

Cette dichotomie α/β rejoint les prédictions théoriques de Vellend et al. (2014) : les forces évolutives opèrent de manière analogue aux niveaux spécifique et génétique, mais l'échelle spatiale à laquelle chaque force domine varie. À l'échelle locale, la dérive démographique et la sélection environnementale peuvent découpler richesse et hétérozygotie ; à l'échelle régionale, la limitation de flux synchronise nécessairement les turnovers.

Le résultat le plus inattendu concerne la décomposition de variance des β -SGDC. Alors que les cinq blocs de variables environnementales et spatiales étaient supposés expliquer une part substantielle de la corrélation observée, ils ne contribuent qu'à moins de 15% de la corrélation totale pour la plupart des espèces. La composante résiduelle (85-95%) domine largement et demeure hautement significative. Ce « paradoxe résiduel » démontre que la congruence entre différenciations taxonomique et génétique n'est pas un simple sous-produit de réponses parallèles aux gradients environnementaux, mais reflète des mécanismes biologiques plus profonds, probablement des contraintes de dispersion communes, une histoire démographique partagée, ou des processus non capturés par les métriques utilisées, notamment le gradient trophique discuté en Q2

2. Implications pour la conservation des habitats 3110

Les résultats de cette thèse offrent des pistes de réflexion pour la conservation des communautés de macrophytes des lacs oligotrophes aquitains, habitat prioritaire au titre de Natura 2000. Les recommandations qui suivent découlent d'hypothèses fondées sur les résultats et nécessiteraient des validations complémentaires avant application opérationnelle.

a. Un équilibre entre qualité d'habitat et connectivité

Les analyses révèlent que la distance spatiale et la limitation de dispersion constituent des contraintes majeures sur la structure des communautés et des populations. Toutefois, cette dominance apparente ne doit pas occulter le rôle fondamental du filtrage environnemental, notamment par le niveau trophique. Les implications pour la conservation nécessitent une approche équilibrée : le maintien de l'oligotrophie reste essentiel, car sans conditions trophiques appropriées, aucune connectivité ne permettra la persistance des isoétides strictes (Arts, 2002; Free et al., 2009). La connectivité fonctionnelle amplifie néanmoins la résilience : à qualité d'habitat égale, les lacs mieux connectés présenteront une diversité génétique plus élevée et une capacité de recolonisation post-perturbation supérieure (Baguette et al., 2013). La protection des zones humides relais entre les grands lacs, fonctionnant comme des « pas japonais » pour la dispersion aviaire, et la hiérarchisation des efforts vers les lacs oligotrophes hébergeant encore des populations sources de diversité génétique constituent des priorités opérationnelles.

b. Le paradoxe de *Littorella uniflora*

L. uniflora présente un patron génétique apparemment contradictoire. Les analyses STRUCTURE révèlent une structuration spatiale nette entre lacs, mais les valeurs de F_{ST} brutes demeurent modérées. Ce paradoxe s'explique par la nature tétraploïde de l'espèce : le niveau de ploïdie élevé limite mathématiquement les valeurs de F_{ST} même en présence d'un isolement

géographique réel (Hedrick, 2005). L'analyse des indices normalisés ($F_{ST} = 0.72$) révèle une différenciation parmi les plus élevées du réseau. Cette espèce protégée au niveau national devrait donc être gérée comme un ensemble de populations distinctes plutôt que comme une métapopulation interconnectée, en privilégiant des sources locales pour d'éventuelles opérations de renforcement.

c. Le cas critique de *Lobelia dortmanna*

L. dortmanna représente le cas le plus préoccupant. Cette espèce emblématique, protégée au niveau national, se révèle quasi-monomorphe ($H_e < 0.05$) à travers l'ensemble des populations étudiées. Cette pauvreté génétique extrême place l'espèce en situation de vulnérabilité maximale : elle ne dispose d'aucun potentiel adaptatif face aux changements environnementaux (Spielman et al., 2004). Cette faible diversité pourrait refléter une caractéristique intrinsèque de l'espèce, les données préliminaires de populations britanniques montrent également des niveaux très faibles, plutôt qu'un signal de déclin exclusivement local. Toutefois, même si ancestrale, cette faible diversité constitue un handicap évolutif majeur dans le contexte de changement global (Frankham, 2015). La conservation de *L. dortmanna* devrait constituer une priorité absolue pour la gestion des lacs aquitains, cette espèce fonctionnant comme espèce parapluie : sa disparition signalerait une dégradation de l'ensemble du système lacustre. Le maintien des conditions environnementales favorables (oligotrophie, transparence, naturalité) apparaît comme le levier principal pour assurer la persistance des populations existantes.

d. Intégration des données génétiques dans les plans de gestion

L'un des apports majeurs de la génétique de la conservation réside dans sa capacité à révéler des vulnérabilités invisibles aux seules relevés botaniques (Klüttsch and Laikre, 2021) par ailleurs difficile à observer. Dans le système lacustre aquitain, les deux isoétides *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora* bénéficient d'un statut de protection nationale (Loriot, 2020). La Figure 51 propose un cadre de gestion adapté à chaque espèce, fondé sur l'évaluation de leur état génétique (différenciation, diversité, consanguinité) et les stratégies correspondantes.

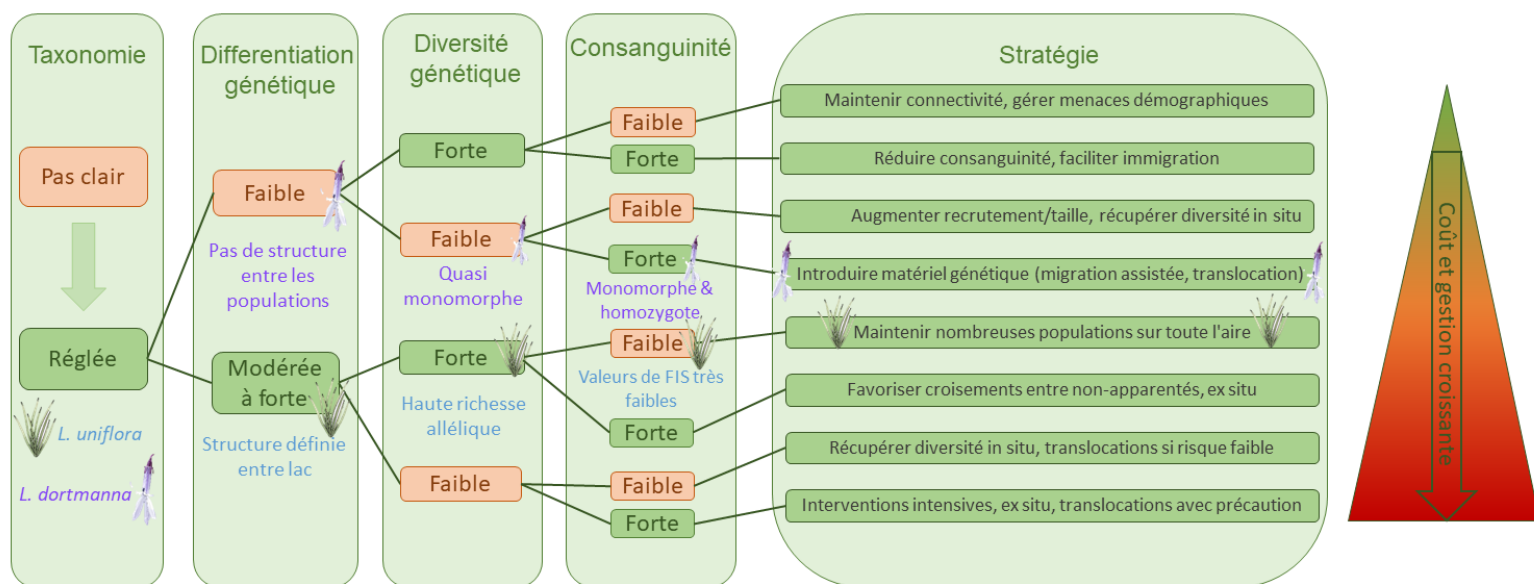


Figure 51 Cadre décisionnel pour la conservation génétique des isoétides protégées (*Littorella uniflora* et *Lobelia dortmanna*) dérivé de Klütsch & Laikre (2021). L'arbre de décision intègre successivement le statut taxonomique, le niveau de différenciation génétique entre populations, la diversité génétique intra-populationnelle et le degré de consanguinité pour orienter vers des stratégies de gestion adaptées. Les recommandations vont du simple maintien de la connectivité (situations favorables, en vert) jusqu'aux interventions intensives incluant la conservation ex situ et les translocations avec précaution (situations critiques, en rouge). Le gradient de couleur du triangle indique l'augmentation des coûts et de la complexité de gestion associés à chaque niveau d'intervention. La position de *L. uniflora* (différenciation modérée à forte, haute richesse allélique) et de *L. dortmanna* (faible différenciation, quasi-monomorphisme) dans ce cadre illustre les trajectoires de gestion contrastées requises pour ces deux espèces protégées.

Pour *L. uniflora*, la situation taxonomique est claire et la différenciation génétique modérée à forte ($F_{ST} = 0.72$) avec une haute richesse allélique qui oriente vers des stratégies de maintien de populations distinctes sur l'ensemble de l'aire, en favorisant les croisements entre non-apparentés si nécessaire.

Pour *L. dortmanna*, la situation est plus préoccupante : quasi-monomorphisme ($H_e < 0.05$), richesse allélique très faible, absence de structuration spatiale détectable. Cette configuration, faible diversité, faible différenciation, limite les options de gestion génétique. La Figure 51 indique que de telles situations requièrent des interventions intensives (conservation ex situ, translocations avec précaution) pour récupérer de la diversité si des sources diversifiées existent ailleurs.

Plusieurs incertitudes persistent néanmoins. La faible diversité de *L. dortmanna* est-elle constitutive ou résultante d'une perte de diversité récente ? Les données préliminaires d'études de populations britanniques suggèrent une composante constitutive, mais des analyses génomiques comparatives à l'échelle européenne seraient nécessaires pour trancher. De même, les microsatellites neutres ne détectent pas la variation fonctionnelle : *L. dortmanna* pourrait maintenir une diversité adaptative cryptique sur des loci sous sélection (Teixeira and Huber, 2021). Enfin, l'impossibilité d'estimer la consanguinité ou la taille efficace pour cette espèce quasi-monomorphe limitent l'évaluation précise de sa viabilité à long terme.

e. L'Étang Blanc : un cas d'alerte précoce

L'Étang Blanc a dû être exclu des analyses SGDC en raison d'un échantillonnage insuffisant : les isoétides strictes (*L. dortmanna*, *L. uniflora*) sont devenues trop rares pour permettre une analyse génétique robuste. Cette raréfaction, succédant à l'invasion par *Lagarosiphon major*, illustre le risque de perte irréversible d'information évolutive lorsque les populations déclinent avant d'avoir été caractérisées génétiquement. L'impossibilité de caractériser la diversité génétique originelle des isoétides représente une perte irréversible d'information évolutive (Moritz, 2002). Ce cas doit servir de système d'alerte précoce pour les autres lacs du réseau et renforce la nécessité d'une gestion proactive : il est beaucoup plus coûteux de restaurer un système dégradé que de prévenir sa dégradation (Carpenter et al., 1999).

3. Limites méthodologiques

La portée des conclusions doit être examinée à la lumière de plusieurs contraintes techniques et analytiques.

a. Contraintes d'échantillonnage et qualité de l'ADN

Le nombre limité d'individus par station (≤ 15) et la couverture spatiale inégale selon les taxons réduisent la puissance statistique de certaines analyses, notamment pour les espèces les plus rares. Un protocole d'extraction unique a été appliqué aux neuf espèces pour garantir la comparabilité des patrons de diversité, mais les taux de réussite ont varié selon les espèces en raison de la structure morphologique des tissus (efficacité du broyage) et de la présence de métabolites secondaires inhibiteurs de PCR. L'exclusion forcée de certains échantillons a pu induire un biais de représentativité, bien qu'aucun biais systématique par espèce ou par lac n'ait été détecté.

b. Choix des marqueurs

Le développement *de novo* de marqueurs microsatellites pour neuf espèces a constitué un investissement considérable, facilité par le travail préparatoire de Tauzin (2022). L'utilisation de marqueurs neutres (SSR) limite cependant notre compréhension de la diversité adaptative : les microsatellites révèlent les processus démographiques (dérive, flux génique) mais restent aveugles à la sélection naturelle et aux adaptations locales potentielles (Teixeira and Huber, 2021). Des approches génomiques seraient nécessaires pour identifier d'éventuelles signatures de sélection locale.

Un point méthodologique mérite attention : l'utilisation du F_{ST} brut chez les espèces polyploïdes (notamment *L. uniflora*, tétraploïde). Le F_{ST} est mathématiquement contraint par l'hétérozygotie attendue (Hedrick, 2005), ce qui limite sa valeur maximale chez les espèces à forte diversité allélique. Bien que des indices normalisés (F'_{ST}) corrigent ce biais, nous avons privilégié le F_{ST} brut pour les analyses de SGDC afin de maintenir la cohérence avec les modèles théoriques classiques.

c. Variance résiduelle et facteurs non mesurés

Les modèles MRM n'expliquent qu'une fraction modeste de la variance totale (13-20% pour la β -diversité taxonomique, 25-35% pour la génétique). Cette faible puissance prédictive résulte de plusieurs facteurs. L'absence du gradient trophique (oligotrophe-mésotrophe) constitue probablement la principale lacune, ce gradient conditionnant fortement la distribution des

isoétides strictes. Les paramètres physico-chimiques mesurés ponctuellement ne reflètent pas la variabilité saisonnière et interannuelle. Les relations biotiques (compétition, herbivorie, interactions microbiennes) n'ont pas été intégrées faute de données appropriées. Une fraction irréductible de variance résulte également de processus stochastiques (dérive, colonisation contingente) qui échappent par définition aux corrélations déterministes (Vellend et al., 2014). Enfin, les métriques paysagères (500 m autour des stations) capturent la qualité d'habitat locale mais ne mesurent pas la connectivité fonctionnelle à l'échelle régionale.

d. Comparabilité des indices de diversité

La question de savoir quel ordre de diversité (q) répond le plus rapidement aux perturbations reste débattue, les patrons observés dépendant du type de processus en jeu. D'une part, les ordres supérieurs ($q=1$, $q=2$) peuvent fournir des signaux d'alerte précoce lorsque les perturbations affectent progressivement les fréquences : la diminution graduelle de l'équitabilité précède la disparition effective des éléments rares, qui n'impacte $q=0$ qu'au stade final (Chao et al., 2024; Jost, 2006). D'autre part, lors de goulots d'étranglement stochastiques, les éléments rares disparaissent aléatoirement, affectant immédiatement la richesse ($q=0$) tandis que $q=2$, dominé par les fréquences élevées, reste stable. Ces deux dynamiques, érosion progressive des fréquences versus perte stochastique des rares, s'appliquent autant en écologie qu'en génétique des populations.

Cependant, les preuves empiriques issues de la génétique des populations démontrent systématiquement le patron inverse : la richesse allélique ($q=0$) décline plus rapidement que l'hétérozygotie ($q=2$) suite aux perturbations démographiques. Les travaux séminaux d'Allendorf (1986) ont montré que les allèles rares sont perdus rapidement lors de goulots d'étranglement avec un impact minimal sur l'hétérozygotie, qui est dominée par les allèles communs. Les simulations confirment qu'un goulot sévère à deux individus sur une génération conserve 75% de l'hétérozygotie mais perd la majorité des allèles lorsque le polymorphisme initial est élevé.

Les études empiriques corroborent ce patron :

- Populations surpêchées : ~12% de réduction en richesse allélique mais seulement ~2% en hétérozygotie (Pinsky and Palumbi, 2014)
- Trichoptères alpins : déclin significatifs de richesse allélique après goulots climatiques, hétérozygotie stable (Shama et al., 2011)
- Métapopulations d'amphibiens : déclin de 26% en richesse allélique sans changement d'hétérozygotie sur sept ans (Potvin et al., 2017).

La sensibilité différentielle des ordres de diversité aux perturbations dépend du processus en jeu, indépendamment du niveau hiérarchique (spécifique ou génétique). Les goulots d'étranglement stochastiques éliminent préférentiellement les éléments rares, affectant immédiatement la richesse ($q=0$) tandis que $q=2$ reste stable. À l'inverse, une dégradation progressive de l'habitat érode d'abord l'équitabilité, détectable par $q=1$ et $q=2$, avant que les disparitions n'impactent $q=0$.

L'approche multi-ordres adoptée ici visait précisément à détecter de tels décalages temporels entre niveaux de diversité. Cependant, les corrélations SGDC restent remarquablement homogènes à travers les neuf combinaisons d'ordres ($r = 0.17-0.21$), sans différenciation marquée entre indices de richesse ($q=0$) et d'équitabilité ($q=2$). Cette homogénéité suggère soit

une synchronicité des réponses taxonomique et génétique aux perturbations, soit une résolution insuffisante pour détecter des décalages temporels fins à l'échelle de ce système. L'hypothèse d'un découplage temporel artificiel affaiblissant les α -SGDC reste donc plausible mais non démontrée par les données actuelles.

Pour la conservation, ce débat a des implications pratiques. La richesse allélique reste cruciale pour le potentiel évolutif à long terme et répond rapidement au stress démographique, tandis que l'hétérozygotie reflète la capacité adaptative à court terme mais peut masquer une érosion en cours (Frankham, 2015). Le monitoring de multiples ordres q simultanément, plutôt que l'hypothèse d'une hiérarchie fixe des taux de réponse, fournit l'évaluation la plus robuste des trajectoires de diversité (Lamy et al., 2017).

4. Perspectives et questions ouvertes

Les résultats de cette thèse ouvrent de nouvelles voies de recherche, tant sur le plan technologique que sur la compréhension des processus évolutifs au sein des communautés de macrophytes. Plusieurs axes complémentaires permettraient d'affiner notre compréhension des mécanismes de structuration de la biodiversité et d'améliorer les stratégies de conservation des habitats 3110.

a. Vers une résolution génomique : du neutre à l'adaptatif

Des études complémentaires actuellement en développement sur *L. uniflora* et *L. dortmanna* marquent une étape charnière dans l'exploration de la diversité génétique des isoétides. En passant des microsatellites au séquençage à haute résolution (SNPs), l'objectif est de dépasser la simple mesure de la dérive pour identifier des signatures de sélection et de diversité fonctionnelle.

La génomique populationnelle permettra de tester l'hypothèse d'adaptations locales cryptiques non détectées par nos marqueurs neutres. Des approches de *genome scans* (détection de loci sous sélection par F_{ST} outliers, tests de neutralité) et d'analyses de corrélations génotype-environnement (Redundancy Analysis, Latent Factor Mixed Models ; Forester et al. (2018); Frichot et al. (2013)) pourront identifier des variants génétiques associés à différents axes de sélection locale.

Les conditions environnementales varient entre lacs et entre stations au sein des lacs, exposition, ombrage, pente, substrat, niveau d'enrichissement trophique, autant de facteurs susceptibles d'avoir favorisé des adaptations locales de la photosynthèse ou du métabolisme (Franks and Hoffmann, 2012). Par ailleurs, bien que les isoétides strictes (*L. dortmanna*, *L. uniflora*) soient considérées comme sténoèces oligotrophes, la persistance de certaines populations dans des lacs légèrement enrichis suggère l'existence possible de variants conférant une tolérance accrue à l'enrichissement nutritif, notamment au niveau des gènes impliqués dans l'acquisition des nutriments (Kooke et al., 2015). Enfin, la variation inter-lacustre de la prévalence des infections fongiques et bactériennes chez les macrophytes pourrait avoir sélectionné une diversité génétique aux loci du système immunitaire inné, constituant un tampon contre les épidémies (Feulner and Seehausen, 2019).

b. Le cas critique de *Lobelia dortmanna*

Alors que les marqueurs microsatellites révèlent une quasi-absence de polymorphisme ($H_e < 0.05$), une étude génomique pourrait confirmer un goulot d'étranglement sévère. Des analyses démographiques historiques basées sur le spectre de fréquence allélique (Site Frequency Spectrum ; Gutenkunst et al. (2009)) ou des modèles coalescents (PSMC, MSMC ; Li and Durbin, (2011)) permettraient de dater la réduction de taille efficace (N_e) et de distinguer un goulot postglaciaire ancien d'une érosion récente. Ces approches pourraient également révéler une diversité cryptique : même avec une faible diversité nucléotidique globale, des régions génomiques spécifiques (îles de divergence) pourraient maintenir du polymorphisme sous sélection balancée (Charlesworth, 2006). De plus, la diversité épigénétique (méthylation de l'ADN, modifications d'histones) pourrait compenser la faible diversité génétique en générant de la plasticité phénotypique héritable (Richards et al., 2017; Verhoeven et al., 2016). Des approches d'épigénomique comparée entre lacs oligotrophes vs. enrichis testeraient cette hypothèse. Ces approches pourraient également aider à identifier des allèles fonctionnels essentiels. Le séquençage de l'exome (régions codantes) révélerait si certains gènes conservent du polymorphisme non-synonyme malgré la monomorphie des microsatellites neutres, suggérant une sélection diversifiante locale (Teixeira and Huber, 2021).

c. Extension multi-espèces

L'extension de ces approches génomiques (GBS - Genotyping-by-Sequencing, RAD-seq) aux sept autres espèces permettrait de valider si la dominance apparente de la dispersion limitée observée avec les marqueurs neutres se maintient au niveau des régions fonctionnelles du génome. Si les loci sous sélection montrent une structuration différente (plus forte ou plus faible) que les loci neutres, cela indiquerait que la sélection locale module les patrons neutres issus de la dérive et de la migration (Savolainen et al., 2013). Cette approche comparative multi-espèces à résolution génomique constituerait une avancée majeure pour comprendre comment les traits d'histoire de vie (reproduction clonale, longévité, modes de dispersion) modulent l'équilibre sélection-dérive-migration (Yoder, 2014).

d. Extensions méthodologiques pour le *monitoring* et la connectivité

Pour les habitats 3110, l'ADN environnemental offre une opportunité de *monitoring* non-invasif à grande échelle, particulièrement pertinente pour les espèces rares ou précoces. En prélevant simplement de l'eau lacustre et en amplifiant des séquences d'ADN spécifiques par metabarcoding (ITS2, rbcL, trnL ; (Taberlet et al. (2012))), il devient possible de détecter les espèces cryptiques ou rares : *Lobelia dortmanna* ou *Isoetes spp.* même à très faibles densités (Thomsen and Willerslev, 2015; Valentini et al., 2016). Cette approche permettrait également un *monitoring* temporel à haute fréquence : des prélèvements mensuels d'eau suivraient les dynamiques saisonnières de présence/absence sans perturber les sédiments fragiles ni détruire de biomasse végétale (Deiner et al., 2017).

Enfin, bien que l'intérêt de l'ADNe pour la détection précoce des macrophytes invasifs reste à démontrer, cette approche pourrait permettre d'identifier des espèces exotiques envahissantes telles que *Sagittaria graminea* (isoétide invasive présente à Cazaux-Sanguinet) ou *Elodea spp.* aux stades initiaux d'invasion, avant l'établissement de populations denses, ouvrant la possibilité d'interventions précoces plus efficaces) (Jerde et al., 2011; Rees et al., 2015).

Certaines limites sont cependant à considérer : l'ADNe détecte la présence d'ADN mais ne renseigne pas directement sur la viabilité des populations (ADN de plantes mortes, graines dans le sédiment) ni sur leur diversité génétique intra-spécifique. Des approches combinant ADNe pour la détection et génotypage des individus détectés pour évaluer la diversité constitueraient une stratégie optimale (Sigsgaard et al., 2015), voire du génotypage directement sur ADNe à l'aide de marqueurs SSRseq tels que ceux utilisés dans cette thèse (Lepais and Paz-Vinas, 2025).

Les analyses ont révélé que la distance géographique domine la structuration génétique, mais cette métrique suppose une matrice paysagère homogène, hypothèse irréaliste pour le système aquitain. La théorie des circuits (*circuit theory* ; McRae et al. (2008); McRae & Beier (2007)) offre un cadre plus sophistiqué pour modéliser les flux de gènes en intégrant la résistance du paysage. Cette approche permettrait de cartographier les corridors de dispersion potentiels, zones humides relais, axes de migration de l'avifaune aquatique le long du couloir atlantique, réseaux hydrographiques, tout en identifiant des barrières cryptiques telles que les zones forestières denses, les secteurs urbanisés ou les infrastructures linéaires susceptibles de réduire la dispersion aviaire même en l'absence d'obstacles physiques stricts (Rayfield et al., 2011; Zeller et al., 2012). Les distances de résistance calculées par *Circuitscape* pourraient être intégrées comme prédicteurs dans des modèles MRM et comparées aux distances euclidiennes simples pour évaluer leur pouvoir explicatif sur la différenciation génétique observée (Peterman et al., 2014). À terme, cette modélisation de la connectivité fonctionnelle permettrait de prioriser les actions de restauration en identifiant les zones humides relais dont la réhabilitation maximiserait la connectivité effective du réseau (Koen et al., 2014), et d'intégrer ces outils dans les plans de gestion Natura 2000 pour passer d'une logique de protection de sites isolés à une gestion de réseau écologique fonctionnel (Saura et al., 2018).

e. Questions ouvertes : héritages historiques, invasions et changement climatique

A l'issu de ce travail, trois thèmes restent à explorer en priorité pour faire avancer notre compréhension sur la structure de la biodiversité.

i. *Flux géniques contemporains versus héritages post-glaciaires*

Il reste crucial de quantifier la part relative des flux actuels (dispersion aviaire, connections hydrographiques) par rapport aux héritages post-glaciaires (colonisation depuis refuges ibériques/aquitains). Cette distinction conditionne les stratégies de gestion : si les flux contemporains dominant, la restauration de connectivité aura des effets rapides ; si les héritages dominant, les patrons actuels reflètent une "mémoire glaciaire" et l'érosion génétique future est inévitable sans interventions actives (translocations, *genetic rescue*). Des approches de modélisation démographique bayésienne (ABC ; Beaumont et al. (2002)), de coalescence séquentielle (PSMC ; Li and Durbin (2011)) ou d'ADN ancien (herbiers historiques ; Wandeler et al. (2007)) permettraient de trancher entre ces scénarios.

ii. *Changement climatique et viabilité future*

Avec le réchauffement attendu (+2-4°C d'ici 2100 ; IPCC, 2021), les lacs aquitains subiront des modifications hydrologiques et thermiques majeures : réchauffement des eaux superficielles (stress thermique pour les isoétides adaptées aux eaux fraîches), exondations prolongées,

eutrophisation favorisée par l'augmentation de la production primaire (Jeppesen et al., 2009), et régression potentielle des aires de répartition vers le nord (Thuiller et al., 2005). Les espèces et populations génétiquement appauvries (*L. dortmanna* $H_e < 0.05$) disposent-elles d'un potentiel évolutif suffisant pour s'adapter *in situ* ? Des expériences de tolérance thermique en mésocosmes (Franks and Hoffmann, 2012), l'identification de refuges microclimatiques (résurgences froides, zones profondes ; Keppel and Wardell-Johnson (2012)), et la modélisation intégrative (SDMs × démographie génétique × physiologie ; Urban et al. (2016)) sont nécessaires pour développer des scénarios prospectifs de viabilité à long terme.

iii. Approche écosystémique

Enfin, bien que cette thèse se concentre sur les macrophytes, les communautés isoétides constituent des écosystèmes complexes intégrant des réseaux trophiques complets. Une perspective élargie de génétique des communautés pourrait étudier comment la diversité génétique intra-spécifique des macrophytes structure les communautés associées, invertébrés, périphyton, et influence les processus écosystémiques (Whitham et al., 2006). Les macrophytes participent en effet activement aux cycles biogéochimiques, notamment ceux du carbone et de l'azote, avec des contributions probablement variables selon les espèces et leur diversité génétique. La métagénomique des sédiments permettrait par ailleurs de caractériser les interactions plantes-microbes conditionnant ces flux (fixation d'azote, décomposition ; Zinger et al. (2019)). Le programme Vigie-Lacs, actuellement en développement sur ce système, vise précisément à intégrer diversité génétique, diversité taxonomique et processus écosystémiques dans un cadre unifié, permettant de définir des objectifs de conservation multi-niveaux dépassant la simple préservation d'espèces focales (Mace et al., 2012), un défi méthodologique et conceptuel qui reste à relever.

Conclusion générale

L'objectif principal de cette thèse était de démêler la contribution relative des processus spatiaux et environnementaux dans la structuration de la diversité taxonomique et génétique des communautés isoétides des lacs côtiers aquitains. En intégrant écologie des communautés et génétique du paysage à travers neuf espèces de macrophytes, ce travail fournit une compréhension approfondie de la manière dont l'isolement spatial et la spécificité d'habitat façonnent les patrons de biodiversité dans ces écosystèmes sentinelles.

1. Interaction entre limitation de dispersion et filtrage environnemental

Nos résultats révèlent que la limitation de dispersion et le filtrage environnemental agissent conjointement pour structurer la biodiversité des lacs oligotrophes aquitains. Les patrons prononcés d'isolement par la distance (IBD) et les valeurs de F_{ST} exceptionnellement élevées (0.26-0.27, trois à dix fois supérieures aux valeurs typiques des plantes aquatiques) confirment que ces lacs fonctionnent comme un réseau fragmenté où les flux de propagules et de gènes sont sévèrement limités. Parallèlement, les variables environnementales, notamment la surface lacustre, la connectivité hydraulique et le couvert naturel du bassin versant, contrôlent entièrement les corrélations espèces-diversité génétique observées chez *B. ranunculoides* et *S. pungens*, démontrant le rôle structurant du filtrage environnemental. L'absence du gradient trophique explicite dans nos modèles constitue une limite majeure : ce gradient conditionne fortement une part substantielle du turnover taxonomique observé. Nos résultats s'inscrivent donc dans le cadre théorique des métacommunautés (Leibold et al., 2004), où limitation de dispersion et processus de niche interagissent pour déterminer la composition locale des communautés.

2. La corrélation taxonomique et spécifique dépend de l'échelle d'observation

Une contribution conceptuelle importante de cette thèse concerne la dépendance d'échelle des corrélations espèces-diversité génétique (SGDC). L'absence quasi-généralisée de la corrélation à l'échelle locale (α -SGDC) contraste avec l'émergence de corrélations robustes à l'échelle régionale (β -SGDC) pour l'ensemble des huit espèces testées après contrôle de l'autocorrélation spatiale. Cette dichotomie révèle que les processus liant diversité taxonomique et génétique opèrent fondamentalement à l'échelle du turnover spatial plutôt qu'à l'échelle des valeurs locales.

L'analyse comparative systématique montre que la force de la corrélation locale ne prédit pas celle de la corrélation régionale ($r = 0.48$, $p = 0.23$). Trois patrons émergent : congruence aux deux échelles pour *B. ranunculoides* et *S. pungens*, congruence exclusivement régionale pour *J. bulbosus* et *M. alterniflorum*, et absence de congruence significative pour les quatre autres espèces (sans contrôle de la géographie). Cette indépendance α - β supporte l'hypothèse que les processus démographiques locaux (stochasticité, qualité d'habitat) et les contraintes de dispersion régionales structurent la biodiversité de manière largement découplée (Lamy et al., 2017).

3. Effet héritage et dette d'extinction

La mise en évidence d'un effet du paysage historique (1965) sur la composition taxonomique suggère une inertie des communautés : la composition actuelle conserve la signature de configurations paysagères antérieures aux aménagements récents. Ce décalage temporel soulève l'hypothèse d'une dette d'extinction taxonomique. Pour la diversité génétique, l'existence d'une dette similaire reste incertaine en l'absence de données sur l'évolution temporelle de la connectivité fonctionnelle ou des tailles efficaces historiques. Toutefois, le principe de précaution suggère d'anticiper une érosion génétique progressive dans les populations les plus isolées.

4. Implications pour la conservation de l'habitat Natura 2000 3110

Les implications pour la gestion conservatoire nécessitent une approche équilibrée. Le maintien de l'oligotrophie reste la priorité absolue : sans conditions trophiques appropriées, aucune connectivité ne permettra la persistance des isoétides strictes. Toutefois, la connectivité fonctionnelle amplifie la résilience : à qualité d'habitat égale, les lacs mieux connectés présenteront une diversité génétique plus élevée et une capacité de recolonisation post-perturbation supérieure.

Plusieurs cas particuliers illustrent les défis de gestion. *Lobelia dortmanna* représente le cas le plus préoccupant, avec une hétérozygotie quasi-nulle ($H_e < 0.05$) qui constitue un handicap évolutif majeur face aux changements globaux ; cette espèce fonctionne comme espèce parapluie dont la disparition signalerait une dégradation de l'ensemble de l'écosystème. *Littorella uniflora*, malgré un F_{ST} brut modéré, présente une différenciation normalisée parmi les plus élevées du réseau ($F'_{ST} = 0.72$), justifiant une gestion comme ensemble de populations distinctes. L'Étang Blanc, exclu des analyses SGDC en raison d'un nombre insuffisant d'espèces lié à sa faible superficie, illustre un basculement potentiellement irréversible et doit servir de système d'alerte précoce pour les autres lacs.

La gestion optimale intègre donc la préservation des conditions oligotrophes, le maintien d'un réseau de zones humides relais pour les vecteurs aviaires, et la protection des populations sources de diversité génétique, reconnaissant que gestion locale de la qualité d'habitat et gestion régionale de la connectivité fonctionnelle sont complémentaires.

5. Perspectives

Les études génomiques actuellement en développement sur *L. uniflora* et *L. dortmanna* permettront de distinguer diversité neutre et adaptative, de détecter d'éventuelles signatures de sélection locale, et de trancher entre goulot d'étranglement historique et diversité constitutive pour *L. dortmanna*. La modélisation de la connectivité fonctionnelle par théorie des circuits intégrera la résistance du paysage pour identifier les restaurations maximisant la connectivité effective du réseau. Face au changement climatique, l'identification de refuges microclimatiques et la modélisation intégrative couplant démographie génétique et physiologie sont nécessaires pour développer des scénarios prospectifs de viabilité à long terme des habitats 3110.

6. Synthèse finale

Cette thèse démontre que limitation de dispersion et filtrage environnemental agissent conjointement pour structurer la biodiversité des lacs côtiers aquitains, avec une médiation environnementale des corrélations espèces-gènes chez certaines espèces. La corrélation entre diversité taxonomique et génétique émerge principalement à l'échelle du turnover spatial, révélant l'importance des approches multi-échelles. La conservation de ces écosystèmes sentinelles nécessite une intégration équilibrée de la gestion locale et régionale, guidée par le principe de précaution face aux incertitudes sur les capacités d'adaptation aux changements globaux.

Références:

- Abadie, J.-C., Nawrot, O., Vial, T., Caze, G., Hamdi, E., 2019. Espèces déterminantes ZNIEFF de la flore vasculaire de Nouvelle-Aquitaine : Liste. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, Conservatoire botanique national du Massif central, Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herreras-Diego, Y., Lobo, J., 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Mol. Ecol.* 17, 5177–5188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>
- Aiken, S.G., 1981. A Conspectus of Myriophyllum (Haloragaceae) in North America. *Brittonia* 33, 57. <https://doi.org/10.2307/2806578>
- Alberdi, A., Gilbert, M.T.P., 2019. A guide to the application of *Hill numbers* to DNA-based diversity analyses. *Mol. Ecol. Resour.* 19, 804–817. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13014>
- Albert, D.A., Cox, D.T., Lemein, T., Yoon, H.-D., 2013. Characterization of *Schoenoplectus pungens* in a Great Lakes Coastal Wetland and a Pacific Northwestern Estuary. *Wetlands* 33, 445–458. <https://doi.org/10.1007/s13157-013-0402-4>
- Allan, J.D., 2004. Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 257–284. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Allendorf, F.W., 1986. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biol.* 5, 181–190. <https://doi.org/10.1002/zoo.1430050212>
- Allendorf, F.W., Hohenlohe, P.A., Luikart, G., 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nat. Rev. Genet.* 11, 697–709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- Almond, R.E.A., Grooten, M., Petersen, T., 2020. WWF. 2020. Living Planet Report - 2020: Bending the curve of biodiversity loss. WWF, Gland, Suisse.
- Alsos, I.G., Eidesen, P.B., Ehrich, D., Skrede, I., Westergaard, K., Jacobsen, G.H., Landvik, J.Y., Taberlet, P., Brochmann, C., 2007. Frequent Long-Distance Plant Colonization in the Changing Arctic. *Science* 316, 1606–1609. <https://doi.org/10.1126/science.1139178>
- Antonovics, J., 2003. TOWARD COMMUNITY GENOMICS? *Ecology* 84, 598–601. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084%255B0598:TCG%255D2.O.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084%255B0598:TCG%255D2.O.CO;2)
- Arrigo, N., Buerki, S., Sarr, A., Guadagnuolo, R., Kozłowski, G., 2011. Phylogenetics and phylogeography of the monocot genus *Baldellia* (Alismataceae): Mediterranean refugia, suture zones and implications for conservation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 58, 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.009>
- Arts, G.H.P., 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. *Aquat. Bot.* 73, 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- Arts, G.H.P., Van Der Heijden, R.A.J.M., 1990. Germination ecology of *Littorella uniflora* (L.) Aschers. *Aquat. Bot.* 37, 139–151. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90087-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90087-2)
- Avise, J.C., 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Springer US, Boston, MA. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2381-9>
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M., Turlure, C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biol. Rev.* 88, 310–326. <https://doi.org/10.1111/brv.12000>
- Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Post, D.M., Palkovacs, E.P., Pelletier, F., Harmon, L.J., Schweitzer, J.A., 2009. From genes to ecosystems: an emerging synthesis of eco-evolutionary dynamics. *New Phytol.* 184, 746–749. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03081.x>
- Baird, N.A., Etter, P.D., Atwood, T.S., Currey, M.C., Shiver, A.L., Lewis, Z.A., Selker, E.U., Cresko, W.A., Johnson, E.A., 2008. Rapid SNP Discovery and Genetic Mapping Using Sequenced RAD Markers. *Plos ONE* 3, e3376. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003376>
- Balian, E.V., Segers, H., Lévêque, C., Martens, K., 2008. The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595, 627–637. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>

- Barbosa, M., Lefler, F., Berthold, D.E., Laughinghouse, H.D., 2021. The Ecology of Charophyte Algae (Charales). EDIS 2021. <https://doi.org/10.32473/edis-ag448-2021>
- Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6506–6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>
- Barrett, R., Schluter, D., 2008. Adaptation from standing genetic variation. *Trends Ecol. Evol.* 23, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.008>
- Beaumont, M.A., Zhang, W., Balding, D.J., 2002. Approximate Bayesian Computation in Population Genetics. *Genetics* 162, 2025–2035. <https://doi.org/10.1093/genetics/162.4.2025>
- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016. Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12, 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bensettiti, F., Bioret, F., Roland, J., Jacoste, J.-P., 2004. “Cahiers d’habitats Natura 2000”. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire. Tome 2 - Habitats côtiers.
- Berghen, C.V., 1964. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France I: La végétation des dunes mobiles. *Bull. Jard. Bot. Léat Brux.* 34, 519. <https://doi.org/10.2307/3667170>
- Berry, R.J., 1972. Genetic Variation. *Nature* 238, 113–113. <https://doi.org/10.1038/238113b0>
- Bertrin, V., 2018. Écologie et déterminisme physique des peuplements de macrophytes dans les lacs naturels peu profonds: application aux grands lacs du littoral aquitain de Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Parentis-Biscarrosse (Gironde, Landes) 272.
- Bertrin, V., Dutartre, A., Caro, A., Boutry, S., Moreira, S., Jan, G., 2012. Communautés végétales aquatiques des lacs médocains (report). Irstea.
- Blum, M.J., Mclachlan, J.S., Saunders, C.J., Herrick, J.D., 2005. Characterization of microsatellite loci in *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae). *Mol. Ecol. Notes* 5, 661–663. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01047.x>
- Boedeltje, G., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Van Groenendael, J.M., Soesbergen, M., 2003. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *J. Ecol.* 91, 855–866. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00820.x>
- Borrelle, S.B., Ringma, J., Law, K.L., Monnahan, C.C., Lebreton, L., mcgovern, A., Murphy, E., Jambeck, J., Leonard, G.H., Hilleary, M.A., Eriksen, M., Possingham, H.P., De Frond, H., Gerber, L.R., Polidoro, B., Tahir, A., Bernard, M., Mallos, N., Barnes, M., Rochman, C.M., 2020. Predicted growth in plastic waste exceeds efforts to mitigate plastic pollution. *Science* 369, 1515–1518. <https://doi.org/10.1126/science.aba3656>
- Brandrud, T.E., Johansen, S.W., 1994. Effects of acidification on macrophyte growth in the HUMEX Lake Skjervatjern, with special emphasis on sphagnum auriculatum. *Environ. Int.* 20, 329–342. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(94\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0160-4120(94)90117-1)
- Brook, B., Sodhi, N., Bradshaw, C., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Bruhl, J., 1995. Sedge genera of the world: Relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Aust. Syst. Bot.* 8, 125–305. <https://doi.org/10.1071/SB9950125>
- Bruhl, J., Wilson, K., 2007. Towards a Comprehensive Survey of C3 and C4 Photosynthetic Pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23, 99–148. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.11>
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18, 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Burkhead, N.M., 2012. Extinction Rates in North American Freshwater Fishes, 1900–2010. *Bioscience* 62, 798–808. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.5>
- Carpenter, S.R., Ludwig, D., Brock, W.A., 1999. MANAGEMENT OF EUTROPHICATION FOR LAKES SUBJECT TO POTENTIALLY IRREVERSIBLE CHANGE. *Ecol. Appl.* 9, 751–771. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009%255B0751:MOEFLS%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009%255B0751:MOEFLS%255D2.0.CO;2)
- Casanova, M.T., J M Nicol, 2009. *Chara canescens* (Characeae, Charophyceae) in the Southern Hemisphere. <https://doi.org/10.13140/2.1.3285.8245>

- Casper, S.J., Krausch, H.D., 1980. Pteridophyta und Anthophyta 1. U. 2. Teil. In Ettl, H., Gerloff, J. And Heynig, H., Eds., Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 23 & 24, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. - References - Scientific Research Publishing.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chambers, P.A., Lacoul, P., Murphy, K.J., Thomaz, S.M., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 9–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9154-6>
- Chao, A., Chiu, C., Hu, K., Van Der Plas, F., Cadotte, M.W., Mitesser, O., Thorn, S., Mori, A.S., Scherer-Lorenzen, M., Eisenhauer, N., Bässler, C., Delory, B.M., Feldhaar, H., Fichtner, A., Hothorn, T., Peters, M.K., Pierick, K., Von Oheimb, G., Müller, J., 2024. *Hill–Chao numbers* allow decomposing gamma multifunctionality into alpha and beta components. *Ecol. Lett.* 27, e14336. <https://doi.org/10.1111/ele.14336>
- Charlesworth, D., 2006. Balancing Selection and Its Effects on Sequences in Nearby Genome Regions. *Plos Genet.* 2, e64. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020064>
- Chase, J.M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136, 489–498. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1311-7>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chung, M.Y., Merilä, J., Li, J., Mao, K., López-Pujol, J., Tsumura, Y., Chung, M.G., 2023. Neutral and adaptive genetic diversity in plants: An overview. *Front. Ecol. Evol.* 11, 1116814. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1116814>
- Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., Knollová, I., Janssen, J.A.M., Rodwell, J.S., Peterka, T., Marcenò, C., Landucci, F., Danihelka, J., Hájek, M., Dengler, J., Novák, P., Zúkal, D., Jiménez-Alfaro, B., Mucina, L., Abdulkhak, S., Ačić, S., Agrillo, E., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Boch, S., Bölloni, J., Bonari, G., Braslavskaya, T., Brulheide, H., Campos, J.A., Čarni, A., Casella, L., Čuk, M., Čuštěrevska, R., De Bie, E., Delbosc, P., Demina, O., Didukh, Y., Dítě, D., Dziuba, T., Ewald, J., Gavilán, R.G., Gégout, J., Giusso Del Galdo, G.P., Golub, V., Goncharova, N., Goral, F., Graf, U., Indreica, A., Isermann, M., Jandt, U., Jansen, F., Jansen, J., Jašková, A., Jiroušek, M., Kącki, Z., Kalníková, V., Kavgacı, A., Khanina, L., Yu. Korolyuk, A., Kozhevnikova, M., Kuzemko, A., Kůzmič, F., Kuznetsov, O.L., Laiviņš, M., Lavrinenko, I., Lavrinenko, O., Lebedeva, M., Lososová, Z., Lysenko, T., Maciejewski, L., Mardari, C., Marinšek, A., Napreenko, M.G., Onyshchenko, V., Pérez-Haase, A., Pielech, R., Prokhorov, V., Rašomavičius, V., Rodríguez Rojo, M.P., Rūsiņa, S., Schrautzer, J., Šibík, J., Šilc, U., Škvorc, Ž., Smagin, V.A., Stančić, Z., Stanisci, A., Tikhonova, E., Tonteri, T., Uogintas, D., Valachovič, M., Vassilev, K., Vynokurov, D., Willner, W., Yamalov, S., Evans, D., Palitzsch Lund, M., Spyropoulou, R., Tryfon, E., Schaminée, J.H.J., 2020. EUNIS Habitat Classification: Expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. *Appl. Veg. Sci.* 23, 648–675. <https://doi.org/10.1111/avsc.12519>
- Cole, C.T., 2003. Genetic Variation in Rare and Common Plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 213–237. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.030102.151717>
- Comte, L., Olden, J.D., 2017. Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes. *Nat. Clim. Change* 7, 718–722. <https://doi.org/10.1038/nclimate3382>
- Conservatoire botanique national de Bailleul, 2021. Rapport d'activité 2020.
- Coops, N.C., Wulder, M.A., 2019. Breaking the Habit(at). *Trends Ecol. Evol.* 34, 585–587. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.04.013>
- Corillion, R., 1952. Sur la présence du *Chara fragifera* Durieu en Afrique intertropicale. *Bull. Société Bot. Fr.* 99, 45–45. <https://doi.org/10.1080/00378941.1952.10837668>
- Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van Der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Glob. Environ. Change* 26, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Cristescu, M.E., Adamowicz, S.J., Vaillant, J.J., Haffner, D.G., 2010. Ancient lakes revisited: from the ecology to the genetics of speciation. *Mol. Ecol.* 19, 4837–4851. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04832.x>
- Crnokrak, P., Roff, D.A., 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83, 260–270. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885530>

- Crooks, K.R., Sanjayan, M., 2006. Connectivity conservation: maintaining connections for nature, in: Crooks, K.R., Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, pp. 1–20. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754821.001>
- Čuda, J., Skálová, H., Meyerson, L.A., Pyšek, P., 2021. Regeneration of *Phragmites australis* from rhizome and culm fragments: an experimental test of environmental effects, population origin and invasion status. *Preslia* 93, 237–254. <https://doi.org/10.23855/preslia.2021.237>
- Cushman, S.A., McKelvey, K.S., Hayden, J., Schwartz, M.K., 2006. Gene Flow in Complex Landscapes: Testing Multiple Hypotheses with Causal Modeling. *Am. Nat.* 168, 486–499. <https://doi.org/10.1086/506976>
- De Meester, L., Brans, K.I., Govaert, L., Souffreau, C., Mukherjee, S., Vanvelk, H., Korzeniowski, K., Kilsdonk, L., Decaestecker, E., Stoks, R., Urban, M.C., 2019. Analysing eco-evolutionary dynamics—The challenging complexity of the real world. *Funct. Ecol.* 33, 43–59. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13261>
- Deiner, K., Bik, H.M., Mächler, E., Seymour, M., Lacoursière-Roussel, A., Altermatt, F., Creer, S., Bista, I., Lodge, D.M., De Vere, N., Pfrender, M.E., Bernatchez, L., 2017. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities. *Mol. Ecol.* 26, 5872–5895. <https://doi.org/10.1111/mec.14350>
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R.E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J.-M., Bradshaw, C.J.A., Courchamp, F., 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature* 592, 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K.A., Butchart, S.H.M., Chan, K.M.A., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G.F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K.J., Zayas, C.N., 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366, eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Dileo, M.F., Nair, A., Kardos, M., Husby, A., Saastamoinen, M., 2024. Demography and environment modulate the effects of genetic diversity on extinction risk in a butterfly metapopulation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 121, e2309455121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2309455121>
- Dorken, M.E., Eckert, C.G., 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *J. Ecol.* 89, 339–350. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x>
- Duarte, C.M., Kalff, J., 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1072–1080. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.1072>
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81, 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzer, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P., Hülber, K., 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nat. Clim. Change* 2, 619–622. <https://doi.org/10.1038/nclimate1514>
- Dunne, J.A., 2005. The Network Structure of Food Webs, in: Pascual, M., Dunne, J.A. (Eds.), *Ecological Networks*. Oxford University Press, New York, NY, pp. 27–92. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195188165.003.0002>
- Dussex, N., Morales, H.E., Grossen, C., Dalén, L., Van Oosterhout, C., 2023. Purging and accumulation of genetic load in conservation. *Trends Ecol. Evol.* 38, 961–969. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.05.008>
- Ellis, E.C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., Ramankutty, N., 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 589–606. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00540.x>
- Epps, C.W., Keyghobadi, N., 2015. Landscape genetics in a changing world: disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Mol. Ecol.* 24, 6021–6040. <https://doi.org/10.1111/mec.13454>
- Ernst, W.R., 1969. *Flora Europaea*. Vol. 2 by T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb. *Madroño West Am. J. Bot.* 20, 237–237.
- Estelle-Marie, D., Aurélien, J., Olivier, L., 2026. Genetic diversity of aquatic macrophytes in Aquitaine lakes. *Conserv. Genet.* 27, 20. <https://doi.org/10.1007/s10592-025-01746-7>

- Estoup, A., Jarne, P., Cornuet, J., 2002. Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Mol. Ecol.* 11, 1591–1604. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01576.x>
- Excoffier, L., Foll, M., Petit, R., 2009. Genetic Consequences of Range Expansions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 40, 481–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414>
- Fan, X., Njeri, H.K., Pu, Y., La, Q., Li, W., Li, X., Chen, Y., 2021. Contrasting relationships between genetic diversity and species diversity in conserved and disturbed submerged macrophyte communities of Honghu Lake, a typical freshwater lake of Yangtze River Basin. *Glob. Ecol. Conserv.* 31, e01873. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01873>
- Farmer, A.M., 1990. The effects of lake acidification on aquatic macrophytes—A review. *Environ. Pollut.* 65, 219–240. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(90\)90085-Q](https://doi.org/10.1016/0269-7491(90)90085-Q)
- Farmer, A.M., Spence, D.H.N., 1986. The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs. *Aquat. Bot.* 26, 247–258. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90025-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90025-2)
- Feulner, P.G.D., Seehausen, O., 2019. Genomic insights into the vulnerability of sympatric whitefish species flocks. *Mol. Ecol.* 28, 615–629. <https://doi.org/10.1111/mec.14977>
- Figuerola, J., Green, A.J., 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshw. Biol.* 47, 483–494. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00829.x>
- Foley, J.A., defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Forester, B.R., Lasky, J.R., Wagner, H.H., Urban, D.L., 2018. Comparing methods for detecting multilocus adaptation with multivariate genotype–environment associations. *Mol. Ecol.* 27, 2215–2233. <https://doi.org/10.1111/mec.14584>
- Fourtune, L., Paz-Vinas, I., Loot, G., Prunier, J.G., Blanchet, S., 2016. Lessons from the fish: a multi-species analysis reveals common processes underlying similar species-genetic diversity correlations. *Freshw. Biol.* 61, 1830–1845. <https://doi.org/10.1111/fwb.12826>
- Frankham, R., 2015. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Mol. Ecol.* 24, 2610–2618. <https://doi.org/10.1111/mec.13139>
- Frankham, R., 2010. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. *Biol. Conserv.* 143, 1919–1927. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.011>
- Frankham, R., 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conserv. Biol.* 10, 1500–1508. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>
- Frankham, R., 1995. CONSERVATION GENETICS. *Annu. Rev. Genet.* 29, 305–327. <https://doi.org/10.1146/annurev.ge.29.120195.001513>
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., mcinnes, K.H., 2004. A Primer of Conservation Genetics, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511817359>
- Frankham, R., Bradshaw, C.J.A., Brook, B.W., 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biol. Conserv.* 170, 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>
- Franklin, I.R., Soulé, M.E., Wilcox, B.A. (Eds.), 1980. Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Franks, S.J., Hoffmann, A.A., 2012. Genetics of Climate Change Adaptation. *Annu. Rev. Genet.* 46, 185–208. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110711-155511>
- Free, G., Bowman, J., mcgarrigle, M., Caroni, R., Donnelly, K., Tierney, D., Trodd, W., Little, R., 2009. The identification, characterization and conservation value of isoetid lakes in Ireland. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 19, 264–273. <https://doi.org/10.1002/aqc.988>
- Frichot, E., Schoville, S.D., Bouchard, G., François, O., 2013. Testing for Associations between Loci and Environmental Gradients Using Latent Factor Mixed Models. *Mol. Biol. Evol.* 30, 1687–1699. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst063>

- Fridley, J.D., Grime, J.P., 2010. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology* 91, 2272–2283. <https://doi.org/10.1890/09-1240.1>
- Gaggiotti, O.E., Chao, A., Peres-Neto, P., Chiu, C., Edwards, C., Fortin, M., Jost, L., Richards, C.M., Selkoe, K.A., 2018. Diversity from genes to ecosystems: A unifying framework to study variation across biological metrics and scales. *Evol. Appl.* 11, 1176–1193. <https://doi.org/10.1111/eva.12593>
- Galen Smith, S., 1993. *Schoenoplectus pungens* - FNA [WWW Document]. URL https://floranorthamerica.org/Schoenoplectus_pungens? (accessed 12.8.25).
- García-Girón, J., García, P., Fernández-Aláez, M., Bécares, E., Fernández-Aláez, C., 2019. Bridging population genetics and the metacommunity perspective to unravel the biogeographic processes shaping genetic differentiation of *Myriophyllum alterniflorum* DC. *Sci. Rep.* 9, 18097. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54725-7>
- Garcia-Murillo, P., Díaz-Paniagua, C., Fernández-Zamudio, R., 2025. Decline of aquatic plants in an iconic European protected natural area. *J. Nat. Conserv.* 84, 126814. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2024.126814>
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R., Beard, K.H., 2010. A Meta-Analytic Review of Corridor Effectiveness. *Conserv. Biol.* 24, 660–668. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01450.x>
- Giroux, J.-F., Bédard, J., 1995. Seed production, germination rate, and seedling establishment of *Scirpus pungens* in tidal brackish marshes. *Wetlands* 15, 290–297. <https://doi.org/10.1007/BF03160709>
- Gizaw, A., Dimitrov, D., Masao, C.A., Tusiime, F.M., Wondimu, T., Abdi, A.A., Chala, D., Gussarova, G., Mirré, V., Kebede, M., Piñeiro, R., Namaganda, M., Catalán, P., Pimentel, M., Taberlet, P., Linder, H.P., Popp, M., Eilu, G., Munishi, P., Mwachala, G., Nemomissa, S., Brochmann, C., 2025. Genetic Diversity Is Not Correlated With Species Diversity: A Multispecies Study in a Continental Habitat Island System. *J. Biogeogr.* 52, e15185. <https://doi.org/10.1111/jbi.15185>
- Goldthorpe, G., 2016. The wolf in Eurasia - a regional approach to the conservation and management of a top-predator in Central Asia and the South Caucasus. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10128.20480>
- Goslee, S.C., 2010. Correlation analysis of dissimilarity matrices. *Plant Ecol.* 206, 279–286. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9641-0>
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Govaerts, R., Simpson, D., 2007. World checklist of cyperaceae sedges. Royal botanic gardens, Kew.
- Green, A.J., Elmberg, J., 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biol. Rev.* 89, 105–122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>
- Griffith, D.A., Peres-Neto, P.R., 2006. SPATIAL MODELING IN ECOLOGY: THE FLEXIBILITY OF EIGENFUNCTION SPATIAL ANALYSES. *Ecology* 87, 2603–2613. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87%255B2603:SMIETF%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87%255B2603:SMIETF%255D2.0.CO;2)
- Grossen, C., Guillaume, F., Keller, L.F., Croll, D., 2020. Purging of highly deleterious mutations through severe bottlenecks in Alpine ibex. *Nat. Commun.* 11, 1001. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14803-1>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., Petit, R.J., 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Resour.* 11, 591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Guitton, H., 2007. LA LOBELIE DE DORTMANN (LOBELIA DORTMANN L.) DANS LE MASSIF ARMORICAIN.
- Gutenkunst, R.N., Hernandez, R.D., Williamson, S.H., Bustamante, C.D., 2009. Inferring the Joint Demographic History of Multiple Populations from Multidimensional SNP Frequency Data. *Plos Genet.* 5, e1000695. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000695>
- Gutiérrez-Hurtado, I.A., García-Acéves, M.E., Puga-Carrillo, Y., Guardado-Estrada, M., Becerra-Loaiza, D.S., Carrillo-Rodríguez, V.D., Plazola-Zamora, R., Godínez-Rubí, J.M., Rangel-Villalobos, H., Aguilar-Velázquez, J.A., 2025. Past, Present and Future Perspectives of Forensic Genetics. *Biomolecules* 15, 713. <https://doi.org/10.3390/biom15050713>
- Hale, M.L., Burg, T.M., Steeves, T.E., 2012. Sampling for Microsatellite-Based Population Genetic Studies: 25 to 30 Individuals per Population Is Enough to Accurately Estimate Allele Frequencies. *Plos ONE* 7, e45170. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045170>

- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., 1996. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 351, 1291–1298.
- Hardy, O.J., Vekemans, X., 2002. SPAG e D i: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2, 618–620. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>
- Harris, H., 1966. C. Genetics of Man Enzyme polymorphisms in man. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 164, 298–310. <https://doi.org/10.1098/rspb.1966.0032>
- Harris, S.A., Maberly, S.C., Abbott, R.J., 1992. Genetic variation within and between populations of *Myriophyllum alterniflorum* DC. *Aquat. Bot.* 44, 1–21. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(92\)90077-V](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90077-V)
- Hauray, J., Peltre, M.-C., Trémolières, M., Barbe, J., Thiébaud, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., Dutartre, A., Laplace-Treytore, C., Cazaubon, A., Lambert-Servien, E., 2006. A new method to assess water trophy and organic pollution — the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution, in: Caffrey, J.M., Dutartre, A., Hauray, J., Murphy, K.J., Wade, P.M. (Eds.), *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 153–158. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5390-0_22
- Hedrick, P.W., 2005. A standardized genetic differentiation measure. *Evol. Int. J. Org. Evol.* 59, 1633–1638.
- Hedrick, P.W., Fredrickson, R., 2010. Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conserv. Genet.* 11, 615–626. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9999-5>
- Hewitt, G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hijmans, R.J., 2020. Terra: Spatial Data Analysis. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.terra>
- Hijmans, R.J., 2010. Geosphere: Spherical Trigonometry. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.geosphere>
- Hill, M.O., 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54, 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., Filstrup, C.T., Harpole, W.S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A.M., Seabloom, E.W., Van De Waal, D.B., Ryabov, A.B., 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *J. Appl. Ecol.* 55, 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hillerislambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 227–248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Hoban, S., Bruford, M., D’Urban Jackson, J., Lopes-Fernandes, M., Heuertz, M., Hohenlohe, P.A., Paz-Vinas, I., Sjögren-Gulve, P., Segelbacher, G., Vernesi, C., Aitken, S., Bertola, L.D., Bloomer, P., Breed, M., Rodríguez-Correa, H., Funk, W.C., Grueber, C.E., Hunter, M.E., Jaffe, R., Liggins, L., Mergeay, J., Moharrek, F., O’Brien, D., Ogden, R., Palma-Silva, C., Pierson, J., Ramakrishnan, U., Simo-Droissart, M., Tani, N., Waits, L., Laikre, L., 2020. Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biol. Conserv.* 248, 108654. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108654>
- Hoban, S., Campbell, C.D., Da Silva, J.M., Ekblom, R., Funk, W.C., Garner, B.A., Godoy, J.A., Kershaw, F., macdonald, A.J., Mergeay, J., Minter, M., O’Brien, D., Vinas, I.P., Pearson, S.K., Pérez-Espona, S., Potter, K.M., Russo, I.-R.M., Segelbacher, G., Vernesi, C., Hunter, M.E., 2021. Genetic diversity is considered important but interpreted narrowly in country reports to the Convention on Biological Diversity: Current actions and indicators are insufficient. *Biol. Conserv.* 261, 109233. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109233>
- Holsinger, K.E., Weir, B.S., 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting F(ST). *Nat. Rev. Genet.* 10, 639–650. <https://doi.org/10.1038/nrg2611>
- Honnay, O., Bossuyt, B., 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos* 108, 427–432. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13569.x>
- Honnay, O., Jacquemyn, H., 2007. Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conserv. Biol.* 21, 823–831. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00646.x>
- Hostrup, O., Wiegand, G., 1991. Anatomy of leaves of submerged and emergent forms of *Littorella uniflora* (L.) Ascherson. *Aquat. Bot.* 39, 195–209. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90032-Z](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90032-Z)

- Hubbell, S.P., 2001. Metacommunity Dynamics and the Unified Theory, in: The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32). Princeton University Press, pp. 113–151.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N., Vellend, M., 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol. Lett.* 11, 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., 2006. Factominer: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.factominer>
- Hutchison, D.W., Templeton, A.R., 1999. CORRELATION OF PAIRWISE GENETIC AND GEOGRAPHIC DISTANCE MEASURES: INFERRING THE RELATIVE INFLUENCES OF GENE FLOW AND DRIFT ON THE DISTRIBUTION OF GENETIC VARIABILITY. *Evolution* 53, 1898–1914. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04571.x>
- IPBES, Brondizio, E., Diaz, S., Settele, J., Ngo, H.T., 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.6417333>
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol. Evol.* 25, 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jamieson, I.G., Allendorf, F.W., 2012. How does the 50/500 rule apply to mvps? *Trends Ecol. Evol.* 27, 578–584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.001>
- Jamoneau, A., Bouraï, L., Devreux, L., Percaille, L., Queau, A., Bertrin, V., 2021. Influence of historical landscape on aquatic plant diversity. *J. Veg. Sci.* 32. <https://doi.org/10.1111/jvs.12839>
- Jamoneau, A., Boutry, S., Vedrenne, J., Mazzella, N., Funosas-Planas, D., Bourguetou, G., 2019. Dynamiques écologiques des lacs du littoral aquitain – physico-chimie du lac de Parentis-Biscarrosse. *Dyn. Environnementales* 225–243. <https://doi.org/10.4000/dynenviron.5234>
- Jarne, P., Lagoda, P.J.L., 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.* 11, 424–429. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10049-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10049-5)
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D.E., Coscieme, L., Golden, A.S., Guerra, C.A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., Purvis, A., 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Sci. Adv.* 8, eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>
- Jensen, K.S., Søndergaard, M., 1978. Growth and production of isoetids in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark. *Verhandlungen Int. Ver. Für Theor. Angew. Limnol.* 20, 659–666.
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Søndergaard, M., Hansen, K.M., Andersen, H.E., Lauridsen, T.L., Liboriussen, L., Beklioglu, M., Özen, A., Olesen, J.E., 2009. Climate Change Effects on Runoff, Catchment Phosphorus Loading and Lake Ecological State, and Potential Adaptations. *J. Environ. Qual.* 38, 1930–1941. <https://doi.org/10.2134/jeq2008.0113>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Havens, K.E., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M.F., Deneke, R., Dokulil, M.T., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S.E., Hilt, S., Kangur, K., Köhler, J., Lammens, E.H.H.R., Lauridsen, T.L., Manca, M., Miracle, M.R., Moss, B., Nöges, P., Persson, G., PHillips, G., Portielje, R., Romo, S., Schelske, C.L., Straile, D., Tatrai, I., Willén, E., Winder, M., 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshw. Biol.* 50, 1747–1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x>
- Jerde, C.L., Mahon, A.R., Chadderton, W.L., Lodge, D.M., 2011. “Sight-unseen” detection of rare aquatic species using environmental DNA. *Conserv. Lett.* 4, 150–157. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00158.x>
- Jost, L., 2006. *Entropy and diversity*. *Oikos* 113, 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jump, A.S., Marchant, R., Peñuelas, J., 2009. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sci.* 14, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.002>
- Juncus bulbosus* - FNA [WWW Document], 2008. URL https://floranorthamerica.org/Juncus_bulbosus? (accessed 9.11.25).

- Kahilainen, A., Puurtinen, M., Kotiaho, J.S., 2014. Conservation implications of species–genetic diversity correlations. *Glob. Ecol. Conserv.* 2, 315–323. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.013>
- Keddy, P.A., 2010. *Wetland Ecology: Principles and Conservation*, 2nd ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778179>
- Keller, L., 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230–241. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
- Keppel, G., Wardell-Johnson, G.W., 2012. Refugia: keys to climate change management. *Glob. Change Biol.* 18, 2389–2391. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02729.x>
- Kettenring, K.M., mccormick, M.K., Baron, H.M., Whigham, D.F., 2011. Mechanisms of *Phragmites australis* invasion: feedbacks among genetic diversity, nutrients, and sexual reproduction. *J. Appl. Ecol.* 48, 1305–1313. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02024.x>
- Keyghobadi, N., 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals this review is one of a series dealing with some aspects of the impact of habitat fragmentation on animals and plants. This series is one of several virtual symposia focussing on ecological topics that will be published in the Journal from time to time. *Can. J. Zool.* 85, 1049–1064. <https://doi.org/10.1139/Z07-095>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klimaszyk, P., Borowiak, D., Piotrowicz, R., Rosińska, J., Szeląg-Wasielewska, E., Kraska, M., 2020. The Effect of Human Impact on the Water Quality and Biocoenoses of the Soft Water Lake with Isoetids: Lake Jeleń, NW Poland. *Water* 12, 945. <https://doi.org/10.3390/w12040945>
- Klütsch, C.F.C., Laikre, L., 2021. Closing the Conservation Genetics Gap: Integrating Genetic Knowledge in Conservation Management to Ensure Evolutionary Potential, in: Ferreira, C.C., Klütsch, C.F.C. (Eds.), *Closing the Knowledge-Implementation Gap in Conservation Science*, Wildlife Research Monographs. Springer International Publishing, Cham, pp. 51–82. https://doi.org/10.1007/978-3-030-81085-6_3
- Koen, E.L., Bowman, J., Sadowski, C., Walpole, A.A., 2014. Landscape connectivity for wildlife: development and validation of multispecies linkage maps. *Methods Ecol. Evol.* 5, 626–633. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12197>
- Kohler, A., 1978. *Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen = Methods of flora charting and vegetation mapping in aquatic ecosystems*. Ulmer, Stuttgart.
- Kolář, J., 2014. *Littorella Uniflora* (L.) Ascherson: A Review. *Sci. Agric. Bohem.* 45, 147–154. <https://doi.org/10.2478/sab-2014-0101>
- Kooke, R., Johannes, F., Wardenaar, R., Becker, F., Etcheverry, M., Colot, V., Vreugdenhil, D., Keurentjes, J.J.B., 2015. Epigenetic Basis of Morphological Variation and Phenotypic Plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 27, 337–348. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.133025>
- Kozłowski, G., Andrew Jones, R., Nicholls-Vuille, F.-L., 2008. Biological Flora of Central Europe: *Baldellia ranunculoides* (Alismataceae). *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 10, 109–142. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.12.003>
- Kozłowski, G., Matthies, D., 2009. Habitat differentiation in the threatened aquatic plant genus *Baldellia* (L.) Parl. (Alismataceae): Implications for conservation. *Aquat. Bot.* 90, 110–118. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.07.001>
- Kozłowski, G., Vallelían, S., 2009. Eutrophication and endangered aquatic plants: an experimental study on *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl. (Alismataceae). *Hydrobiologia* 635, 181–187. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9910-x>
- Krause, W., 1997. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Bd. 18: Charales: Charophyceae. Spektrum Akademischer Verlag.
- Lafon, P., 2023. *Espèces déterminantes ZNIEFF de Characées en Nouvelle-Aquitaine. Méthode et liste*. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique (coord.), Conservatoire botanique national du Massif central et Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées., Nouvelle-Aquitaine, France.

- Laikre, L., Allendorf, F.W., Aroner, L.C., Baker, C.S., Gregovich, D.P., Hansen, M.M., Jackson, J.A., Kendall, K.C., McKelvey, K., Neel, M.C., Olivieri, I., Ryman, N., Schwartz, M.K., Bull, R.S., Stetz, J.B., Tallmon, D.A., Taylor, B.L., Vojta, C.D., Waller, D.M., Waples, R.S., 2010. Neglect of Genetic Diversity in Implementation of the Convention on Biological Diversity. *Conserv. Biol.* 24, 86–88. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01425.x>
- Laikre, L., Hoban, S., Bruford, M.W., Segelbacher, G., Allendorf, F.W., Gajardo, G., Rodríguez, A.G., Hedrick, P.W., Heuertz, M., Hohenlohe, P.A., Jaffé, R., Johannesson, K., Liggins, L., Macdonald, A.J., Orozco-terwengel, P., Reusch, T.B.H., Rodríguez-Correa, H., Russo, I.-R.M., Ryman, N., Vernesi, C., 2020. Post-2020 goals overlook genetic diversity. *Science* 367, 1083–1085. <https://doi.org/10.1126/science.abb2748>
- Lamarck, J.-B.-P.-A. De M. De, Lamarck, J.-B.-P.-A. De M. De, Candolle, A.P. de, Dezauche, A.G., Sève, J.E. de, Sève, J.E. de, Desray, J., 1815. Flore française, ou, Descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France : disposées selon une nouvelle méthode d'analyse, et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique, Troisième édition, augmentée du tome V, ou sixième volume, contenant 1300 espèces non décrites dans les cinq premiers volumes / par MM. De Lamarck et De Candolle. Ed. Chez Desray, A Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.112968>
- Lambertini, C., Sorrell, B.K., Riis, T., Olesen, B., Brix, H., 2012. Exploring the borders of European Phragmites within a cosmopolitan genus. *Aob PLANTS* 2012. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls020>
- Lamy, T., Laroche, F., David, P., Massol, F., Jarne, P., 2017. The contribution of species–genetic diversity correlations to the understanding of community assembly rules. *Oikos* 126, 759–771. <https://doi.org/10.1111/oik.03997>
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännström, Å., Hui, C., Dieckmann, U., 2018. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul. Ecol.* 60, 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Leblond, N., Caze, G., 2018. Liste rouge de la flore vasculaire d'Aquitaine. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique, Audenge, France.
- Leclère, D., Obersteiner, M., Barrett, M., Butchart, S.H.M., Chaudhary, A., De Palma, A., Declerck, F.A.J., Di Marco, M., Doelman, J.C., Dürauer, M., Freeman, R., Harfoot, M., Hasegawa, T., Hellweg, S., Hilbers, J.P., Hill, S.L.L., Humpenöder, F., Jennings, N., Krisztin, T., Mace, G.M., Ohashi, H., Popp, A., Purvis, A., Schipper, A.M., TabEAU, A., Valin, H., Van Meijl, H., Van Zeist, W.-J., Visconti, P., Alkemade, R., Almond, R., Bunting, G., Burgess, N.D., Cornell, S.E., Di Fulvio, F., Ferrier, S., Fritz, S., Fujimori, S., Grooten, M., Harwood, T., Havlík, P., Herrero, M., Hoskins, A.J., Jung, M., Kram, T., Lotze-Campen, H., Matsui, T., Meyer, C., Nel, D., Newbold, T., Schmidt-Traub, G., Stehfest, E., Strassburg, B.B.N., Van Vuuren, D.P., Ware, C., Watson, J.E.M., Wu, W., Young, L., 2020. Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy. *Nature* 585, 551–556. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2705-y>
- Lefcheck, J.S., 2016. PIECEWISESEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol. Evol.* 7, 573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R., 2005. ANALYZING BETA DIVERSITY: PARTITIONING THE SPATIAL VARIATION OF COMMUNITY COMPOSITION DATA. *Ecol. Monogr.* 75, 435–450. <https://doi.org/10.1890/05-0549>
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology, 3d English edition. Ed, Developments in environmental modelling. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lenth, R.V., Piaskowski, J., 2017. Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.emmeans>
- Lepais, O., Chancerel, E., Boury, C., Salin, F., Manicki, A., Taillebois, L., Dutech, C., Aissi, A., Bacles, C.F.E., Daverat, F., Launey, S., Guichoux, E., 2020. Fast sequence-based microsatellite genotyping development workflow. *PeerJ* 8, e9085.
- Lepais, O., Paz-Vinas, I., 2025. Counting the Invisible: New Tools to Estimate the Number of Contributors From Sequence-Based Microsatellite Genotyping of Environmental DNA Samples. *Mol. Ecol. Resour.* 25, e70051. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.70051>
- Lewontin, R.C., Hubby, J.L., 1966. A MOLECULAR APPROACH TO THE STUDY OF GENIC HETEROZYGOSITY IN NATURAL POPULATIONS. II. AMOUNT OF VARIATION AND DEGREE OF HETEROZYGOSITY IN NATURAL POPULATIONS OF *DROSOPHILA PSEUDOOBSCURA*. *Genetics* 54, 595–609. <https://doi.org/10.1093/genetics/54.2.595>

- Li, H., Durbin, R., 2011. Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature* 475, 493–496. <https://doi.org/10.1038/nature10231>
- Li, Z.-Z., Lehtonen, S., Martins, K., Wang, Q.-F., Chen, J.-M., 2022. Complete genus-level plastid phylogenomics of Alismataceae with revisited historical biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 166, 107334. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107334>
- Lichstein, J.W., 2007. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecol.* 188, 117–131. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9126-3>
- Lindborg, R., Eriksson, O., 2004. HISTORICAL LANDSCAPE CONNECTIVITY AFFECTS PRESENT PLANT SPECIES DIVERSITY. *Ecology* 85, 1840–1845. <https://doi.org/10.1890/04-0367>
- Linné, Carl von, 1753. *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitae ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Berlin, Junk, 1908, p. 0.
- Loriot, S., 2020. Plan National d'Actions en faveur des végétations de bords d'étangs arrière- littoraux (Landes et Gironde) (2021-2031). Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Nouvelle-Aquitaine. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique., Nouvelle Aquitaine, France.
- Lotze, H.K., Worm, B., 2009. Historical baselines for large marine animals. *Trends Ecol. Evol.* 24, 254–262. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.12.004>
- Lowe, W.H., Allendorf, F.W., 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Mol. Ecol.* 19, 3038–3051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04688.x>
- Lucassen, E.C.H.E.T., Roelofs, J.G.M., Schneider, S.C., Smolders, A.J.P., 2016. Long-term effects of liming in Norwegian softwater lakes: the rise and fall of bulbous rush (*Juncus bulbosus*) and decline of isoetid vegetation. *Freshw. Biol.* 61, 769–782. <https://doi.org/10.1111/fwb.12748>
- Luikart, G., Cornuet, J., 1998. Empirical Evaluation of a Test for Identifying Recently Bottlenecked Populations from Allele Frequency Data. *Conserv. Biol.* 12, 228–237. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96388.x>
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Malaj, E., Von Der Ohe, P.C., Grote, M., Kühne, R., Mondy, C.P., Usseglio-Polatera, P., Brack, W., Schäfer, R.B., 2014. Organic chemicals jeopardize the health of freshwater ecosystems on the continental scale. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 9549–9554. <https://doi.org/10.1073/pnas.1321082111>
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., Taberlet, P., 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 18, 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- Marlatt, V.L., Bayen, S., Castaneda-Cortès, D., Delbès, G., Grigorova, P., Langlois, V.S., Martyniuk, C.J., Metcalfe, C.D., Parent, L., Rwigemera, A., Thomson, P., Van Der Kraak, G., 2022. Impacts of endocrine disrupting chemicals on reproduction in wildlife and humans. *Environ. Res.* 208, 112584. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2021.112584>
- Mcrae, B.H., Beier, P., 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19885–19890. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706568104>
- Mcrae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H., Shah, V.B., 2008. USING CIRCUIT THEORY TO MODEL CONNECTIVITY IN ECOLOGY, EVOLUTION, AND CONSERVATION. *Ecology* 89, 2712–2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- Moe, T.F., 2012. Nuisance growth of *Juncus bulbosus* in lakes and rivers - experimental and observational studies. <https://doi.org/10.13140/2.1.4491.3448>
- Moe, T.F., Hessen, D.O., Demars, B.O.L., 2021. *Juncus Bulbosus* Tissue Nutrient Concentrations and Stoichiometry in Oligotrophic Ecosystems: Variability with Seasons, Growth Forms, Organs and Habitats. *Plants Basel Switz.* 10, 441. <https://doi.org/10.3390/plants10030441>
- Møller, C.L., Sand-Jensen, K., 2011. High sensitivity of *Lobelia dortmanna* to sediment oxygen depletion following organic enrichment. *New Phytol.* 190, 320–331. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03584.x>
- Morin, P.A., Foote, A.D., Hill, C.M., Simon-Bouhet, B., Lang, A.R., Louis, M., 2018. SNP Discovery from Single and Multiplex Genome Assemblies of Non-model Organisms, in: Head, S.R., Ordoukhanian, P., Salomon, D.R. (Eds.), *Next*

- Generation Sequencing, *Methods in Molecular Biology*. Springer New York, New York, NY, pp. 113–144. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7514-3_9
- Moritz, C., 2002. Strategies to Protect Biological Diversity and the Evolutionary Processes That Sustain It. *Syst. Biol.* 51, 238–254. <https://doi.org/10.1080/10635150252899752>
- Moritz, C., 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review. *Mol. Ecol.* 3, 401–411. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1994.tb00080.x>
- Münkemüller, T., Gallien, L., Pollock, L.J., Barros, C., Carboni, M., Chalmandrier, L., Mazel, F., Mokany, K., Roquet, C., Smyčka, J., Talluto, M.V., Thuiller, W., 2020. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 1212–1229. <https://doi.org/10.1111/geb.13098>
- Murphy, K.J., 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat. Bot.* 73, 287–324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- Neaves, L.E., Eales, J., Whitlock, R., Hollingsworth, P.M., Burke, T., Pullin, A.S., 2015. The fitness consequences of inbreeding in natural populations and their implications for species conservation – a systematic map. *Environ. Evid.* 4, 5. <https://doi.org/10.1186/s13750-015-0031-x>
- Nei, M., 1973. Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 70, 3321–3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverría-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nielsen, K.B., Kjølner, R., Olsson, P.A., Schweiger, P.F., Andersen, F.Ø., Rosendahl, S., 2004. Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna* in southern Sweden. *Mycol. Res.* 108, 616–625. <https://doi.org/10.1017/S0953756204000073>
- Nonaka, E., Sirén, J., Somervuo, P., Ruokolainen, L., Ovaskainen, O., Hanski, I., 2019. Scaling up the effects of inbreeding depression from individuals to metapopulations. *J. Anim. Ecol.* 88, 1202–1214. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13011>
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H.B.A., Fitzjohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., Martino, C., mcglinn, D., Ouellette, M.-H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C.J.F., Weedon, J., 2001. *Vegan: Community Ecology Package*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan>
- Orsini, L., Vanoverbeke, J., Swillen, I., Mergeay, J., De Meester, L., 2013. Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. *Mol. Ecol.* 22, 5983–5999. <https://doi.org/10.1111/mec.12561>
- Packer, J.G., Meyerson, L.A., Skálová, H., Pyšek, P., Kueffer, C., 2017. Biological Flora of the British Isles: *Phragmites australis*. *J. Ecol.* 105, 1123–1162. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12797>
- Paerl, H.W., Huisman, J., 2008. Blooms Like It Hot. *Science* 320, 57–58. <https://doi.org/10.1126/science.1155398>
- Paradis, G., Pozzo di Borgo, M.L., n.d. *Littorella uniflora* - Les mares temporaires méditerranéennes. Volume 1 Enjeux de conservation, [WWW Document]. URL <https://123dok.net/article/littorella-uniflora-mares-temporaires-m%C3%A9diterran%C3%A9ennes-volume-enjeux-conservation.yj79rdr5> (accessed 2.2.26).
- Pauly, D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 10, 430. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89171-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89171-5)
- Pebesma, E., 2018. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *R J.* 10, 439. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Pedersen, O., Andersen, T., Ikejima, K., Zakir Hossain, M., Andersen, F.Ø., 2006. A multidisciplinary approach to understanding the recent and historical occurrence of the freshwater plant, *Littorella uniflora*. *Freshw. Biol.* 51, 865–877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01531.x>

- Pereira, H.M., Martins, I.S., Rosa, I.M.D., Kim, H., Leadley, P., Popp, A., Van Vuuren, D.P., Hurtt, G., Quoss, L., Arneth, A., Baisero, D., Bakkenes, M., Chaplin-Kramer, R., Chini, L., Di Marco, M., Ferrier, S., Fujimori, S., Guerra, C.A., Harfoot, M., Harwood, T.D., Hasegawa, T., Haverd, V., Havlík, P., Hellweg, S., Hilbers, J.P., Hill, S.L.L., Hirata, A., Hoskins, A.J., Humpenöder, F., Janse, J.H., Jetz, W., Johnson, J.A., Krause, A., Leclère, D., Matsui, T., Meijer, J.R., Merow, C., Obersteiner, M., Ohashi, H., De Palma, A., Poulter, B., Purvis, A., Quesada, B., Rondinini, C., Schipper, A.M., Settele, J., Sharp, R., Stehfest, E., Strassburg, B.B.N., Takahashi, K., Talluto, M.V., Thuiller, W., Titeux, N., Visconti, P., Ware, C., Wolf, F., Alkemade, R., 2024. Global trends and scenarios for terrestrial biodiversity and ecosystem services from 1900 to 2050. *Science* 384, 458–465. <https://doi.org/10.1126/science.adn3441>
- Pérez-Pereira, N., Wang, J., Quesada, H., Caballero, A., 2023. Correction to: Prediction of the minimum effective size of a population viable in the long term. *Biodivers. Conserv.* 32, 4141–4149. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02688-7>
- Peterman, W.E., Connette, G.M., Semlitsch, R.D., Eggert, L.S., 2014. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Mol. Ecol.* 23, 2402–2413. <https://doi.org/10.1111/mec.12747>
- Pfeiffer, V.W., Ford, B.M., Housset, J., mcombs, A., Blanco-Pastor, J.L., Gouin, N., Manel, S., Bertin, A., 2018. Partitioning genetic and species diversity refines our understanding of species–genetic diversity relationships. *Ecol. Evol.* 8, 12351–12364. <https://doi.org/10.1002/ece3.4530>
- Pimentel, D., Wilson, C., mccullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T., Cliff, B., 1997. Economic and Environmental Benefits of Biodiversity. *Bioscience* 47, 747–757. <https://doi.org/10.2307/1313097>
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., Brooks, T.M., 1995. The Future of Biodiversity. *Science* 269, 347–350. <https://doi.org/10.1126/science.269.5222.347>
- Pinsky, M.L., Palumbi, S.R., 2014. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Mol. Ecol.* 23, 29–39. <https://doi.org/10.1111/mec.12509>
- Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P., Mahy, G., 2011. Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biol. Conserv.* 144, 1619–1629. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.013>
- Potvin, D.A., Parris, K.M., Smith Date, K.L., Keely, C.C., Bray, R.D., Hale, J., Hunjan, S., Austin, J.J., Melville, J., 2017. Genetic erosion and escalating extinction risk in frogs with increasing wildfire frequency. *J. Appl. Ecol.* 54, 945–954. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12809>
- Prančl, J., Koutecký, P., Trávníček, P., Jarolímová, V., Lučanová, M., Koutecká, E., Kaplan, Z., 2018. Cytotype variation, cryptic diversity and hybridization in *Ranunculus* sect. *Batrachium* revealed by flow cytometry and chromosome numbers. *Preslia* 90, 195–223. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.195>
- Preston, C., Hill, M.O., 1997. The geographical relationships of British and Irish vascular plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 124, 1–120.
- Preston, C.D., Croft, J.M., Easy, G.M.S., 2014. *Aquatic plants in Britain and Ireland*. Boston : Brill, Leiden.
- Prunier, J.G., Colyn, M., Legendre, X., Nimon, K.F., Flamand, M.C., 2015. Multicollinearity in spatial genetics: separating the wheat from the chaff using commonality analyses. *Mol. Ecol.* 24, 263–283. <https://doi.org/10.1111/mec.13029>
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G., Mace, G.M., 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 1947–1952. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1234>
- Putman, A.I., Carbone, I., 2014. Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecol. Evol.* 4, 4399–4428. <https://doi.org/10.1002/ece3.1305>
- R Core Team, 2024. *R : Language and environment for statistical computing*.
- Raven, J.A., Handley, L.L., Macfarlane, J.J., Mcinroy, S., McKenzie, L., Richards, J.H., Samuelsson, G., 1988. The role of CO₂ uptake by roots and CAM in acquisition of inorganic C by plants of the isoetid life-form: a review, with new data on *Eriocaulon decangulare* L. *New Phytol.* 108, 125–148. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03690.x>
- Raworth, K., 2012. A safe and just space for humanity: Can we live within the doughnut. *Oxfam Policy Pr. Clim Change Resil.*

- Rayfield, B., Fortin, M.-J., Fall, A., 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* 92, 847–858. <https://doi.org/10.1890/09-2190.1>
- Reed, D.H., Frankham, R., 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conserv. Biol.* 17, 230–237. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x>
- Rees, H.C., Gough, K.C., Middleditch, D.J., Patmore, J.R.M., Maddison, B.C., 2015. Applications and limitations of measuring environmental DNA as indicators of the presence of aquatic animals. *J. Appl. Ecol.* 52, 827–831. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12467>
- Régnier, C., Fontaine, B., Bouchet, P., 2009. Not Knowing, Not Recording, Not Listing: Numerous Unnoticed Mollusk Extinctions. *Conserv. Biol.* 23, 1214–1221. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01245.x>
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., McCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Hämmerli, A., Worm, B., 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 2826–2831. <https://doi.org/10.1073/pnas.050008102>
- Reyers, B., Selig, E.R., 2020. Global targets that reveal the social–ecological interdependencies of sustainable development. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1011–1019. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1230-6>
- Reynolds, L.K., mcglathery, K.J., Waycott, M., 2012. Genetic Diversity Enhances Restoration Success by Augmenting Ecosystem Services. *Plos ONE* 7, e38397. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038397>
- Ricciardi, A., Rasmussen, J.B., 1999. Extinction Rates of North American Freshwater Fauna. *Conserv. Biol.* 13, 1220–1222. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98380.x>
- Richards, C.L., Alonso, C., Becker, C., Bossdorf, O., Bucher, E., Colomé-Tatché, M., Durka, W., Engelhardt, J., Gaspar, B., Gogol-Döring, A., Grosse, I., Van Gorp, T.P., Heer, K., Kronholm, I., Lampei, C., Latzel, V., Mirouze, M., Opgenoorth, L., Paun, O., Prohaska, S.J., Rensing, S.A., Stadler, P.F., Trucchi, E., Ullrich, K., Verhoeven, K.J.F., 2017. Ecological plant epigenetics: Evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecol. Lett.* 20, 1576–1590. <https://doi.org/10.1111/ele.12858>
- Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S.E., Donges, J.F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., Von Bloh, W., Feulner, G., Fiedler, S., Gerten, D., Gleeson, T., Hofmann, M., Huiskamp, W., Kumm, M., Mohan, C., Nogués-Bravo, D., Petri, S., Porkka, M., Rahmstorf, S., Schaphoff, S., Thonicke, K., Tobian, A., Virkki, V., Wang-Erlandsson, L., Weber, L., Rockström, J., 2023. Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Sci. Adv.* 9, eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>
- Ripple, W.J., Beschta, R.L., 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15years after wolf reintroduction. *Biol. Conserv.* 145, 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.005>
- Robe, W.E., Griffiths, H., 1994. The impact of NO₃ loading on the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*: N utilization strategy in a slow-growing species from oligotrophic habitats. *Oecologia* 100, 368–378. <https://doi.org/10.1007/BF00317857>
- Robe, W.E., Griffiths, H., 1992. Seasonal variation in the ecophysiology of *Littorella uniflora* (L.) Ascherson in acidic and eutrophic habitats. *New Phytol.* 120, 289–304. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb05666.x>
- Robuchon, M., Leroy, B., Jézéquel, C., Hugueny, B., 2019. Correlations between broad-scale taxonomic and genetic differentiations suggest a dominant imprint of historical processes on beta diversities. *J. Biogeogr.* 46, 1083–1095. <https://doi.org/10.1111/jbi.13559>
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., De Wit, C.A., Hughes, T., Van Der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461, 472–475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- Roelofs, J.G.M., 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in The Netherlands I. Field observations. *Aquat. Bot.* 17, 139–155. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(83\)90110-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(83)90110-9)
- Roelofs, J.G.M., Brandrud, T.E., Smolders, A.J.P., 1994. Massive expansion of *Juncus bulbosus* L. After liming of acidified SW Norwegian lakes. *Aquat. Bot.* 48, 187–202. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90015-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90015-9)

- Román-Palacios, C., Wiens, J.J., 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 4211–4217. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913007117>
- Rooks, F., Jarolimova, V., Závěská Drábková, L., Kirschner, J., 2011. The elusive *Juncus minutulus*: A failure to separate tetra- and hexaploid individuals of the *Juncus bufonius* complex in a morphometric comparison of cytometrically defined groups. *Preslia -Praha-* 83, 565–589.
- Sakschewski, B., Caesar, L., Andersen, L., Bechthold, M., Bergfeld, L., Beusen, A., Billing, M., Bodirsky, B.L., Botsyun, S., Dennis, D.P., Donges, J., Dou, X., Eriksson, A., Fetzer, I., Gerten, D., Häyhä, T., Hebden, S., Heckmann, T., Heilemann, A., Huiskamp, W., Jahnke, A., Kaiser, J., Kitzmann, Niklas H., Krönke, J., Kühnel, D., Laureanti, N.C., Li, C., Liu, Z., Loriani, S., Ludescher, J., Mathesius, S., Norström, A., Otto, F., Paolucci, A., Pokhotelov, D., Rafiezadeh Shahi, K., Raju, E., Rostami, M., Schaphoff, S., Schmidt, C., Steinert, N.J., Stenzel, F., Virkki, V., Wendt-Potthoff, K., Wunderling, N., Rockström, J., Kitzmann, Niklas Henrik, Caesar, L., Sakschewski, B., Rockström, J., 2025. Planetary Health Check 2025: A Scientific Assessment of the State of the Planet, *Planetary Boundaries Science* (pbscience). Potsdam Institute for Climate Impact Research (PIK). <https://doi.org/10.48485/PIK.2025.017>
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Saltonstall, K., 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 2445–2449. <https://doi.org/10.1073/pnas.032477999>
- Saltonstall, K., Peterson, P.M., Soreng, R.J., 2004. RECOGNITION OF PHRAGMITES AU STRAUS SUBSP. AMERICANUS (POACEAE: ARUNDINOIDEAE) IN NORTH AMERICA: EVIDENCE FROM MORPHOLOGICAL AND GENETIC ANALYSES. *SIDA Contrib. Bot.* 21, 683–692.
- Sand-Jensen, K., 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat. Bot.* 3, 55–63. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(77\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(77)90004-3)
- Sand-Jensen, K., Prahl, C., Stokholm, H., 1982. Oxygen Release from Roots of Submerged Aquatic Macrophytes. *Oikos* 38, 349. <https://doi.org/10.2307/3544675>
- Sand-Jensen, K., Søndergaard, M., 1981. Phytoplankton and Epiphyte Development and Their Shading Effect on Submerged Macrophytes in Lakes of Different Nutrient Status. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 66, 529–552. <https://doi.org/10.1002/iroh.19810660406>
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23, 137–154. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Šarhanová, P., Pfanzelt, S., Brandt, R., Himmelbach, A., Blattner, F.R., 2018. SSR-seq: Genotyping of microsatellites using next-generation sequencing reveals higher level of polymorphism as compared to traditional fragment size scoring. *Ecol. Evol.* 8, 10817–10833. <https://doi.org/10.1002/ece3.4533>
- Sattler, J., Poschlod, P., 2023. Habitat requirements of *Myriophyllum alterniflorum* DC. In river stands of the Upper Palatinate Forest, Bavaria. *Aquat. Bot.* 188, 103680. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103680>
- Saura, S., Bertzky, B., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., Dubois, G., 2018. Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. *Biol. Conserv.* 219, 53–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.020>
- Savolainen, O., Lascoux, M., Merilä, J., 2013. Ecological genomics of local adaptation. *Nat. Rev. Genet.* 14, 807–820. <https://doi.org/10.1038/nrg3522>
- Scheele, B.C., Pasmans, F., Skerratt, L.F., Berger, L., Martel, A., Beukema, W., Acevedo, A.A., Burrowes, P.A., Carvalho, T., Catenazzi, A., De La Riva, I., Fisher, M.C., Flechas, S.V., Foster, C.N., Frías-Álvarez, P., Garner, T.W.J., Gratwicke, B., Guayasamin, J.M., Hirschfeld, M., Kolby, J.E., Kosch, T.A., La Marca, E., Lindenmayer, D.B., Lips, K.R., Longo, A.V., Maneyro, R., mcdonald, C.A., Mendelson, J., Palacios-Rodriguez, P., Parra-Olea, G., Richards-Zawacki, C.L., Rödel, M.-O., Rovito, S.M., Soto-Azat, C., Toledo, L.F., Voyles, J., Weldon, C., Whitfield, S.M., Wilkinson, M., Zamudio, K.R., Canessa, S., 2019. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science* 363, 1459–1463. <https://doi.org/10.1126/science.aav0379>
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B., Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8, 275–279. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)

- Schmidt, C., Hoban, S., Hunter, M., Paz-Vinas, I., Garroway, C.J., 2023. Genetic diversity and IUCN Red List status. *Conserv. Biol.* 37, e14064. <https://doi.org/10.1111/cobi.14064>
- Schneider, S.C., Fosholt Moe, T., Hessen, D.O., Kaste, Ø., 2013. *Juncus bulbosus* nuisance growth in oligotrophic freshwater ecosystems: Different triggers for the same phenomenon in rivers and lakes? *Aquat. Bot.* 104, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.10.001>
- Schubert, H., Blindow, I., Nat, E., Korsch, H., Gregor, T., Denys, L., Stewart, N., Van De Weyer, K., Romanov, R., Casanova, M.T. (Eds.), 2024. *Charophytes of Europe*. Springer Nature Switzerland, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-31898-6>
- Schweitzer, J.A., Madritch, M.D., Bailey, J.K., Ieroy, C.J., Fischer, D.G., ReHill, B.J., Lindroth, R.L., Hagerman, A.E., Wooley, S.C., Hart, S.C., Whitham, T.G., 2008. From Genes to Ecosystems: The Genetic Basis of Condensed Tannins and Their Role in Nutrient Regulation in a *Populus* Model System. *Ecosystems* 11, 1005–1020. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9173-9>
- Scribailo, R.W., Alix, M.S., 2006. MYRIOPHYLLUM TENELLUM (HALORAGACEAE): AN ADDITION TO THE AQUATIC PLANT FLORA OF INDIANA. *Rhodora* 108, 76–79.
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grampow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., Kartesz, J., Kenis, M., Kreft, H., Kühn, I., Lenzner, B., Liebhold, A., Mosena, A., Moser, D., Nishino, M., Pearman, D., Pergl, J., Rabitsch, W., Rojas-Sandoval, J., Roques, A., Rorke, S., Rossinelli, S., Roy, H.E., Scalera, R., Schindler, S., Štajerová, K., Tokarska-Guzik, B., Van Kleunen, M., Walker, K., Weigelt, P., Yamanaka, T., Essl, F., 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8, 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seehausen, O., 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1987–1998. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3539>
- Segelbacher, G., Cushman, S.A., Epperson, B.K., Fortin, M.-J., Francois, O., Hardy, O.J., Holderegger, R., Taberlet, P., Waits, L.P., Manel, S., 2010. Applications of landscape genetics in conservation biology: concepts and challenges. *Conserv. Genet.* 11, 375–385. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-0044-5>
- Shama, L.N., Kubow, K.B., Jokela, J., Robinson, C.T., 2011. Bottlenecks drive temporal and spatial genetic changes in alpine caddisfly metapopulations. *BMC Evol. Biol.* 11, 278. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-278>
- Shaw, R.E., Farquharson, K.A., Bruford, M.W., Coates, D.J., Elliott, C.P., Mergeay, J., Ottewell, K.M., Segelbacher, G., Hoban, S., Hvilsom, C., Pérez-Espona, S., Ruņģis, D., Aravanopoulos, F., Bertola, L.D., Cotrim, H., Cox, K., Cubric-Curik, V., Ekblom, R., Godoy, J.A., Konopiński, M.K., Laikre, L., Russo, I.-R.M., Veličković, N., Vergeer, P., Vilà, C., Brajkovic, V., Field, D.L., Goodall-Copestake, W.P., Hailer, F., Hopley, T., Zachos, F.E., Alves, P.C., Biedrzycka, A., Binks, R.M., Buiteveld, J., Buzan, E., Byrne, M., Huntley, B., Iacolina, L., Keehnen, N.L.P., Klinga, P., Kopatz, A., Kurland, S., Leonard, J.A., Manfrin, C., Marchesini, A., Millar, M.A., Orozco-terwengel, P., Ottenburghs, J., Posledovich, D., Spencer, P.B., Tourvas, N., Unuk Nahberger, T., Van Hooft, P., Verbylaite, R., Vernesi, C., Grueber, C.E., 2025. Global meta-analysis shows action is needed to halt genetic diversity loss. *Nature* 638, 704–710. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08458-x>
- Sigsgaard, E.E., Carl, H., Møller, P.R., Thomsen, P.F., 2015. Monitoring the near-extinct European weather loach in Denmark based on environmental DNA from water samples. *Biol. Conserv.* 183, 46–52. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.023>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Sjöqvist, C.O., Kremp, A., 2016. Genetic diversity affects ecological performance and stress response of marine diatom populations. *ISME J.* 10, 2755–2766. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.44>
- Slatkin, M., 1987. Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. *Science* 236, 787–792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
- Smith, S.G., 1995. New Combinations in North American *Schoenoplectus*, *Bolboschoenus*, *Isolepis*, and *Trichophorum* (Cyperaceae). *Novon* 5, 97. <https://doi.org/10.2307/3391840>
- Smith, V.H., Tilman, G.D., Nekola, J.C., 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.* 100, 179–196. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00091-3)

- Smolders, A.J.P., Lucassen, E.C.H.E.T., Roelofs, J.G.M., 2002. The isoetid environment: biogeochemistry and threats. *Aquat. Bot.* 73, 325–350. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00029-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00029-3)
- Sodhi, N.S., Ehrlich, P.R. (Eds.), 2010. *Conservation biology for all*, Oxford biology. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Søndergaard, M., Sand-Jensen, K., 1979. Carbon uptake by leaves and roots of *Littorella uniflora* (L.) Aschers. *Aquat. Bot.* 6, 1–12. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(79\)90047-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90047-0)
- Spielman, D., Brook, B.W., Frankham, R., 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 15261–15264. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403809101>
- Stace, C.A., Thompson, H., 2021. *New flora of the British Isles*, Fourth edition, reprinted with corrections October 2021. Ed. C&M Floristics, Middlewood Green, Suffolk.
- Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S.E., Fetzer, I., Bennett, E.M., Biggs, R., Carpenter, S.R., De Vries, W., De Wit, C.A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G.M., Persson, L.M., Ramanathan, V., Reyers, B., Sörlin, S., 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347, 1259855. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
- Steiger, J.H., 1980. Tests for comparing elements of a correlation matrix. *Psychol. Bull.* 87, 245–251. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.87.2.245>
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17, 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stevens, C.J., David, T.I., Storkey, J., 2018. Atmospheric nitrogen deposition in terrestrial ecosystems: Its impact on plant communities and consequences across trophic levels. *Funct. Ecol.* 32, 1757–1769. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13063>
- Strayer, D.L., Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29, 344–358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol. Evol.* 19, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>
- Taberlet, P., Zimmermann, N.E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Niklfeld, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., Ahlmer, W., Marsan, P.A., Bona, E., Bovio, M., Choler, P., Cieślak, E., Colli, L., Cristea, V., Dalmas, J., Frajman, B., Garraud, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Gutermann, W., Jogan, N., Kagalo, A.A., Korbecka, G., Küpfer, P., Lequette, B., Letz, D.R., Manel, S., Mansion, G., Marhold, K., Martini, F., Negrini, R., Niño, F., Paun, O., Pellecchia, M., Perico, G., Piękoś-Mirkowa, H., Prosser, F., Puşcaş, M., Ronikier, M., Scheuerer, M., Schneeweiss, G.M., Schönswetter, P., Schratt-Ehrendorfer, L., Schüpfer, F., Selvaggi, A., Steinmann, K., Thiel-Egenter, C., Loo, M., Winkler, M., Wohlgemuth, T., Wraber, T., Gugerli, F., intrabiodiv Consortium, 2012. Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecol. Lett.* 15, 1439–1448. <https://doi.org/10.1111/ele.12004>
- Tastet, J., Lalanne, R., Maurin, B., Dubos, B., 2008. Geological and archaeological chronology of a late Holocene coastal enclosure: The Sanguinet lake (SW France). *Geoarchaeology* 23, 131–149. <https://doi.org/10.1002/gea.20207>
- Tastet, J.-P., 2019. Histoire géologique des lacs et étangs du littoral aquitain. *Dyn. Environnementales* 10–31. <https://doi.org/10.4000/dynenviron.3358>
- Tautz, D., 1989. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Res.* 17, 6463–6471. <https://doi.org/10.1093/nar/17.16.6463>
- Tauzin, A., 2022. Simple sequence repeat marker développement and genetic characterization of 9 species of macrophytes of Aquitaine littoral lakes 22.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68, 571. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Teixeira, J.C., Huber, C.D., 2021. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118, e2015096118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015096118>

- Thitaram, C., Thongtip, N., Somgird, C., Colenbrander, B., Van Boxtel, D.C.J., Van Steenbeek, F., Lenstra, J.A., 2008. Evaluation and selection of microsatellite markers for an identification and parentage test of Asian elephants (*Elephas maximus*). *Conserv. Genet.* 9, 921–925. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9406-z>
- Thomsen, P.F., Willerslev, E., 2015. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biol. Conserv.* 183, 4–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Uddin, M.N., Robinson, R.W., 2017. Changes associated with *Phragmites australis* invasion in plant community and soil properties: A study on three invaded communities in a wetland, Victoria, Australia. *Limnologia* 66, 24–30. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.07.006>
- Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.-B., Pe’er, G., Singer, A., Bridle, J.R., Crozier, L.G., De Meester, L., Godsoe, W., Gonzalez, A., Hellmann, J.J., Holt, R.D., Huth, A., Johst, K., Krug, C.B., Leadley, P.W., Palmer, S.C.F., Pantel, J.H., Schmitz, A., Zollner, P.A., Travis, J.M.J., 2016. Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science* 353, aad8466. <https://doi.org/10.1126/science.aad8466>
- Urbaniak, J., Gąbka, M., 2014. Polish charophytes: an illustrated guide to identification, Monography / [Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu]. Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego, Wrocław.
- Valentini, A., Taberlet, P., Miaud, C., Civade, R., Herder, J., Thomsen, P.F., Bellemain, E., Besnard, A., Coissac, E., Boyer, F., Gaboriaud, C., Jean, P., Poulet, N., Roset, N., Copp, G.H., Geniez, P., Pont, D., Argillier, C., Baudoin, J., Peroux, T., Crivelli, A.J., Olivier, A., Acqueberge, M., Le Brun, M., Møller, P.R., Willerslev, E., Dejean, T., 2016. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Mol. Ecol.* 25, 929–942. <https://doi.org/10.1111/mec.13428>
- Vásquez, C., Quiñones, R.A., Brante, A., Hernández-Miranda, E., 2023. Genetic diversity and resilience in benthic marine populations. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 96, 4. <https://doi.org/10.1186/s40693-023-00117-1>
- Vellend, M., 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Q. Rev. Biol.* 85, 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vellend, M., 2006. The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 87, 304–311. <https://doi.org/10.1890/05-0173>
- Vellend, M., 2005. Species Diversity and Genetic Diversity: Parallel Processes and Correlated Patterns. *Am. Nat.* 166, 199–215. <https://doi.org/10.1086/431318>
- Vellend, M., Agrawal, A., 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Q. Rev. Biol.* 85, 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vellend, M., Geber, M.A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity: Species diversity and genetic diversity. *Ecol. Lett.* 8, 767–781. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00775.x>
- Vellend, M., Lajoie, G., Bourret, A., Múrria, C., Kembel, S.W., Garant, D., 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Mol. Ecol.* 23, 2890–2901. <https://doi.org/10.1111/mec.12756>
- Venter, O., Sanderson, E.W., Magrach, A., Allan, J.R., Beher, J., Jones, K.R., Possingham, H.P., Laurance, W.F., Wood, P., Fekete, B.M., Levy, M.A., Watson, J.E.M., 2016. Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nat. Commun.* 7, 12558. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>
- Verhoeven, K.J.F., vonholdt, B.M., Sork, V.L., 2016. Epigenetics in ecology and evolution: what we know and what we need to know. *Mol. Ecol.* 25, 1631–1638. <https://doi.org/10.1111/mec.13617>
- Viana, D.S., Santamaría, L., Figuerola, J., 2016. Migratory Birds as Global Dispersal Vectors. *Trends Ecol. Evol.* 31, 763–775. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.005>
- Vijeta, S., Shikha, S., Anamika, S., 2021. The principal factors responsible for biodiversity loss. *Open J. Plant Sci.* 011–014. <https://doi.org/10.17352/ojps.000026>
- Vörösmarty, C.J., mcintyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467, 555–561. <https://doi.org/10.1038/nature09440>

- Vuille, F.-L., 1988. The reproductive biology of the genus *baldellia* (Alismataceae). *Plant Syst. Evol.* 159, 173–183. <https://doi.org/10.1007/BF00935970>
- Walters, C.J., 1986. Adaptive management of renewable resources, Biological resource management. Macmillan ; Collier Macmillan, New York : London.
- Walters, S.M., 1949. *Eleocharis* R. Br. *J. Ecol.* 37, 192. <https://doi.org/10.2307/2256753>
- Wandeler, P., Hoeck, P.E.A., Keller, L.F., 2007. Back to the future: museum specimens in population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 22, 634–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.017>
- Wassen, M.J., Venterink, H.O., Lapshina, E.D., Tanneberger, F., 2005. Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature* 437, 547–550. <https://doi.org/10.1038/nature03950>
- Watanabe, Y.Y., Baranov, E.A., Miyazaki, N., 2020. Ultrahigh foraging rates of Baikal seals make tiny endemic amphipods profitable in Lake Baikal. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 31242–31248. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014021117>
- Whiteley, A.R., Fitzpatrick, S.W., Funk, W.C., Tallmon, D.A., 2015. Genetic rescue to the rescue. *Trends Ecol. Evol.* 30, 42–49. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.009>
- Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., Leroy, C.J., Lonsdorf, E.V., Allan, G.J., difazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, G.M., Wooley, S.C., 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.* 7, 510–523. <https://doi.org/10.1038/nrg1877>
- Whitham, T.G., Young, W.P., Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.G., Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S., Kuske, C.R., 2003. Community and Ecosystem Genetics: A Consequence of the Extended Phenotype. *Ecology* 84, 559–573. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084%255B0559:CAEGAC%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084%255B0559:CAEGAC%255D2.0.CO;2)
- Wickham, H., 2016. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*, Second edition. Ed, Use R! Springer international publishing, Cham.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., mcgowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., 2019. Welcome to the Tidyverse. *J. Open Source Softw.* 4, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Williams, J.W., Jackson, S.T., 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Front. Ecol. Environ.* 5, 475–482. <https://doi.org/10.1890/070037>
- Wood, R.D., Imahori, K., 1965. *Algaebase* [WWW Document]. URL https://www.algaebase.org/search/bibliography/detail/?Biblio_id=38273 (accessed 9.4.25).
- Wunderlich, R.F., Jamoneau, A., Boutry, S., Hosni, M., Bertrin, V., 2025. Model-based management of macrophytes in shallow lakes under warming. *J. Environ. Manage.* 378, 124543. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2025.124543>
- Xie, L., Yang, Y., Li, Y., Chen, S., Feng, Y., Wang, N., Lv, T., Ding, H., Wang, L., Fang, Y., 2021. A Meta-Analysis Indicates Positive Correlation between Genetic Diversity and Species Diversity. *Biology* 10, 1089. <https://doi.org/10.3390/biology10111089>
- Yoder, A.D., 2014. Gene Flow Happens. *Evol. Anthropol. Issues News Rev.* 23, 15–17. <https://doi.org/10.1002/evan.21397>
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 413–418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)
- Zeller, K.A., mcgarigal, K., Whiteley, A.R., 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landsc. Ecol.* 27, 777–797. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0>
- Zinger, L., Bonin, A., Alsos, I.G., Bálint, M., Bik, H., Boyer, F., Chariton, A.A., Creer, S., Coissac, E., Deagle, B.E., De Barba, M., Dickie, I.A., Dumbrell, A.J., Ficetola, G.F., Fierer, N., Fumagalli, L., Gilbert, M.T.P., Jarman, S., Jumpponen, A., Kausarud, H., Orlando, L., Pansu, J., Pawlowski, J., Tedersoo, L., Thomsen, P.F., Willerslev, E., Taberlet, P., 2019. DNA metabarcoding—Need for robust experimental designs to draw sound ecological conclusions. *Mol. Ecol.* 28, 1857–1862. <https://doi.org/10.1111/mec.15060>

Publications scientifiques et présentations :

Durant ces quatre années, j'ai eu l'opportunité de présenter mon projet de thèse dans des contextes et lieux variés. Ces expériences m'ont permis de développer mes aptitudes de prise de parole en public, tout en affinant ma capacité à vulgariser les enjeux et les théories liés à mes travaux. Ces rencontres ont également favorisé des échanges fructueux avec des chercheurs et acteurs intéressés par le projet, ouvrant la voie à des discussions et des collaborations enrichissantes autour de l'écologie des macrophytes et du séquençage de l'ADN. Voici la liste des communications et publications issues de ce travail :

- Participation (sans présentation) aux réunions du Plan national d'actions en faveur des végétations de bords d'étangs arrière-littoraux des Landes et de Gironde à Biscarrosse en janvier 2023 et 2024.
- Participation et présentation aux Doctoriales de la Biodiversité 2023 à Biarritz
Estelle-Marie Blanquart, Aurélien Jamoneau, Olivier Lepais. Diversité taxonomique et génétique des communautés à isoétides des lacs du littoral aquitain. Doctoriales de la biodiversité 2023, Feb 2023, Biarritz, France. (hal-04382428)



- Présentation d'un poster au 13th Symposium for European Freshwater Sciences en Juin 2023 à Newcastle.
Estelle-Marie Blanquart, Aurélien Jamoneau, Olivier Lepais. Genetic and taxonomic diversity of Aquitaine coast lakes isoetid communities. 13th Symposium for European Freshwater Sciences, Jun 2023, Newcastle, United Kingdom. 2023. (hal-04207311)



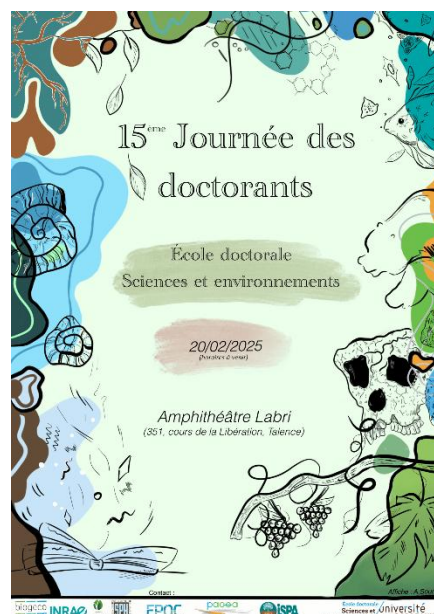
13th Symposium for European Freshwater Sciences

- Présentation orale à l'occasion du 16th International Symposium on Aquatic Plants en Novembre 2023 à Anvers.

Estelle-Marie Blanquart, Aurélien Jamoneau, Olivier Lepais. Genetic and taxonomic diversity of isoetid communities in Aquitaine shallow lakes. 16. International Symposium on Aquatic Plants, International Aquatic Plants Group, Nov 2023, Antwerp, Belgium. (hal-04382438)



- Présentation lors de la journée des doctorants de l'école Doctorale Science et environnement n°304 en Février 2025 à Bordeaux.
J'ai également fait partie du groupe de préparation de ces journées en 2024 et 2025.
Estelle Debailleul, Aurélien Jamoneau, Olivier Lepais. Diversité génétique des communautés à isoétides des lacs et des étangs du littoral Aquitain. Journée des doctorants de l'école doctorale Sciences et environnements, Ecole doctorale Sciences et Environnement n°304, Feb 2025, Bordeaux, France. (hal-05226978)



- Ma dernière présentation orale en congrès scientifique fut aux 6ème JILO Journées internationales de limnologie et d'océanographie en octobre 2024 où j'ai eu l'opportunité de co-remporter le prix de la meilleure présentation étudiante.
Estelle-Marie Debailleul, Aurélien Jamoneau, Olivier Lepais. Biodiversity of the isoetid communities in Aquitaine shallow lakes: a conservation genetic perspective. 6èmes Journées Internationales de Limnologie et Océanographie, Association Française de Limnologie, Oct 2024, Pessac (33), France. (hal-05226989)



- J'ai également eu l'opportunité d'exposer l'avancement de mes travaux lors des réunions annuelles du projet Vigie-Lacs. Ces moments d'échange ont été essentiels pour réinscrire ma thèse dans un cadre scientifique plus large et ambitieux. Il a été particulièrement enrichissant de suivre les progrès des projets complémentaires menés au sein du consortium, soulignant ainsi la synergie entre mes recherches sur les macrophytes et les autres axes de suivi des lacs aquitains.



- Enfin j'ai pu publier une première partie de mon travail de thèse dans le journal Conservation Genetics consistant le troisième chapitre de ma thèse de développant les techniques de génotypage utilisée ainsi que la diversité des communautés de macrophytes étudiées.
Debailleul E-M, Jamoneau A. & Lepais O. Genetic diversity of aquatic macrophytes in Aquitaine lakes. Conserv Genet 27, 20 (2026). <https://doi.org/10.1007/s10592-025-01746-7>

Merci.

Annexes

Supplementary information

Chapter 4 - Environmental factors drive species–genetic diversity correlations in aquatic macrophyte communities

Table S 1 Sample sizes for genetic analysis by species and sampling station across the four study lakes. Numbers indicate the count of individuals successfully genotyped for each species at each sampling station. Zeros indicate species absence or insufficient samples for genetic analysis at that station. Sampling stations are coded as follows: as1-as6 (Carcans-Hourtin), bs1-bs7 (Lacanau), cs1-cs6 (Cazaux-Sanguinet), ds1-ds8 (Parentis-Biscarrosse). Within each lake, stations are numbered sequentially starting from the northernmost station and proceeding clockwise around the lake perimeter. Sample sizes varied across species. Sampling stations codes are available at Figure S 4 and coordinates at Table S 3.

Lake	Species Sampling stations	<i>P.</i>	<i>B.</i>	<i>C.</i>	<i>E.</i>	<i>J.</i>	<i>L.</i>	<i>M.</i>	<i>S.</i>
		<i>australis</i>	<i>ranunculoides</i>	<i>fragifera</i>	<i>multicaulis</i>	<i>bulbosus</i>	<i>uniflora</i>	<i>alterniflorum</i>	<i>pungens</i>
Carcans-Hourtin	as1	15	15	14	15	14	15	11	13
	as2	11	11	14	14	11	13	12	14
	as3	15	15	10	15	15	12	15	14
	as4	15	15	14	15	14	14	0	13
	as5	15	0	15	15	14	15	0	15
	as6	10	0	13	10	15	0	0	14
Lacanau	bs1	12	13	12	15	15	12	10	14
	bs2	0	12	0	10	0	14	14	15
	bs3	14	0	15	15	14	15	0	15
	bs4	15	0	15	15	15	0	14	15
	bs5	10	0	15	0	0	0	0	15
	bs6	14	0	10	0	15	11	14	13
	bs7	15	0	14	0	0	15	16	15
Cazaux-Sanguinet	cs1	15	15	15	15	15	15	16	14
	cs2	15	0	14	15	15	14	15	13
	cs3	15	15	0	14	15	15	12	15
	cs4	15	14	15	15	15	15	0	0
	cs5	15	14	15	15	15	15	0	15
	cs6	15	14	14	13	14	15	14	12
Parentis-Biscarrosse	ds1	10	0	0	0	0	0	13	15
	ds2	0	17	14	0	0	0	12	0
	ds3	14	0	0	0	0	0	0	15
	ds4	0	15	13	14	13	0	14	15
	ds5	0	15	15	0	0	12	15	0
	ds6	12	0	0	0	0	0	14	14
	ds7	15	15	0	0	0	15	15	15
	ds8	15	0	0	0	0	15	15	13

Lake	Carcans-Hourtin						Lacanau						Cazaux-Sanguinet						Parentis-Biscarrosse								
	a	a	a	a	a	a	b	b	b	b	b	b	b	c	c	c	c	c	c	d	d	d	d	d	d	d	d
Code stations	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oscillatoria sp</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baldellia ranunculoides</i>	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	2	1	2	1	2	2	0	1	0	2	3	0	2	0
<i>Bidens spp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Calystegia sepium</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Carex disticha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Carex elata</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	2	2	1	0	0	1	0	0	2	2	3	2	0	3	2	1	3
<i>Carex paniculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Carex sp</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex trinervis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caropsis verticillato inundata</i>	2	0	2	2	0	0	2	3	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chara fragifera</i>	4	4	3	4	4	4	2	2	3	2	1	5	3	4	5	4	4	5	3	0	2	2	4	2	1	1	2
<i>Cirsium palustre</i>	1	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cladium mariscus</i>	2	0	2	2	0	1	2	3	0	1	0	1	0	3	0	0	1	0	0	0	1	0	1	3	0	0	0
<i>Cyperus longus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Egeria densa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Elatine hexandra</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Elatine hypericum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eleocharis acicularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eleocharis multicaulis</i>	4	3	4	4	0	1	3	3	5	1	0	0	0	3	4	3	3	2	2	0	3	1	3	1	0	0	0
<i>Eleocharis palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erica tetralix</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Eupatorium cannabinum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1		
<i>Galium palustre</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	
<i>Hibiscus roseus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1	1	1	2	0	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1	1	2	0	0	1	
<i>Hypericum elodes</i>	1	0	1	1	0	0	2	2	1	0	0	0	0	2	2	2	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Iris pseudacorus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	1	1	2	
<i>Ludwigia palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Juncus articulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	2	2	0	0	0	
<i>Juncus bulbosus</i>	2	2	2	2	2	1	2	3	3	2	0	0	0	3	4	3	3	2	5	0	2	2	1	1	0	0	0	
<i>Juncus effusus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Juncus heterophyllus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lagarosiphon major</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	3	1	2	3	4	
<i>Littorella uniflora</i>	2	4	3	4	1	0	2	2	3	0	0	2	0	4	3	4	2	3	3	0	0	0	0	4	0	1	1	
<i>Lobelia dortmanna</i>	1	2	2	2	2	2	3	2	3	0	2	3	2	3	4	2	1	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lonicera caprifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Lotus pedunculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Ludwigia peploides</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	3	4	1	2	2	2	1	1	2
<i>Lycopus europaeus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	2	1	1	
<i>Lysimachia spp.</i>	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	3	3	
<i>Lysimachia ciatennella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Lythrum salicaria</i>	1	2	2	2	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	
<i>Mentha aquatica</i>	1	1	1	2	0	0	2	1	1	1	0	1	0	2	1	2	1	0	1	2	2	1	1	2	1	0	2	

<i>Menyanthes trifoliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Molinia caerulea</i>	3	4	4	3	2	2	1	1	2	0	1	3	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Myrica gale</i>	1	2	2	0	1	2	1	2	2	3	2	3	1	1	1	1	0	0	3	0	2	0	2	2	0	1	0
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	2	1	1	2	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	3	1	0	3	2	2	1	2	1	2	2	2
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	2	0	1	0
<i>Nitella confervacea</i>	0	0	0	0	0	1	5	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Nitella translucens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphaeaceae spp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oenanthe spp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Osmunda regalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Paspalum distichum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Persicaria hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phragmites australis</i>	3	2	1	4	5	5	2	2	2	3	5	5	5	4	5	3	5	5	5	3	3	3	1	2	5	5	5
<i>Polygonum amphibium</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Potamogeton lucens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Potamogeton gramineus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Potamogeton luscens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Croscomia spp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pulicaria dysenterica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus flammula</i>	1	1	0	0	0	0	2	1	2	0	0	0	0	2	2	1	2	0	3	0	2	0	1	0	0	0	0

[illegible]

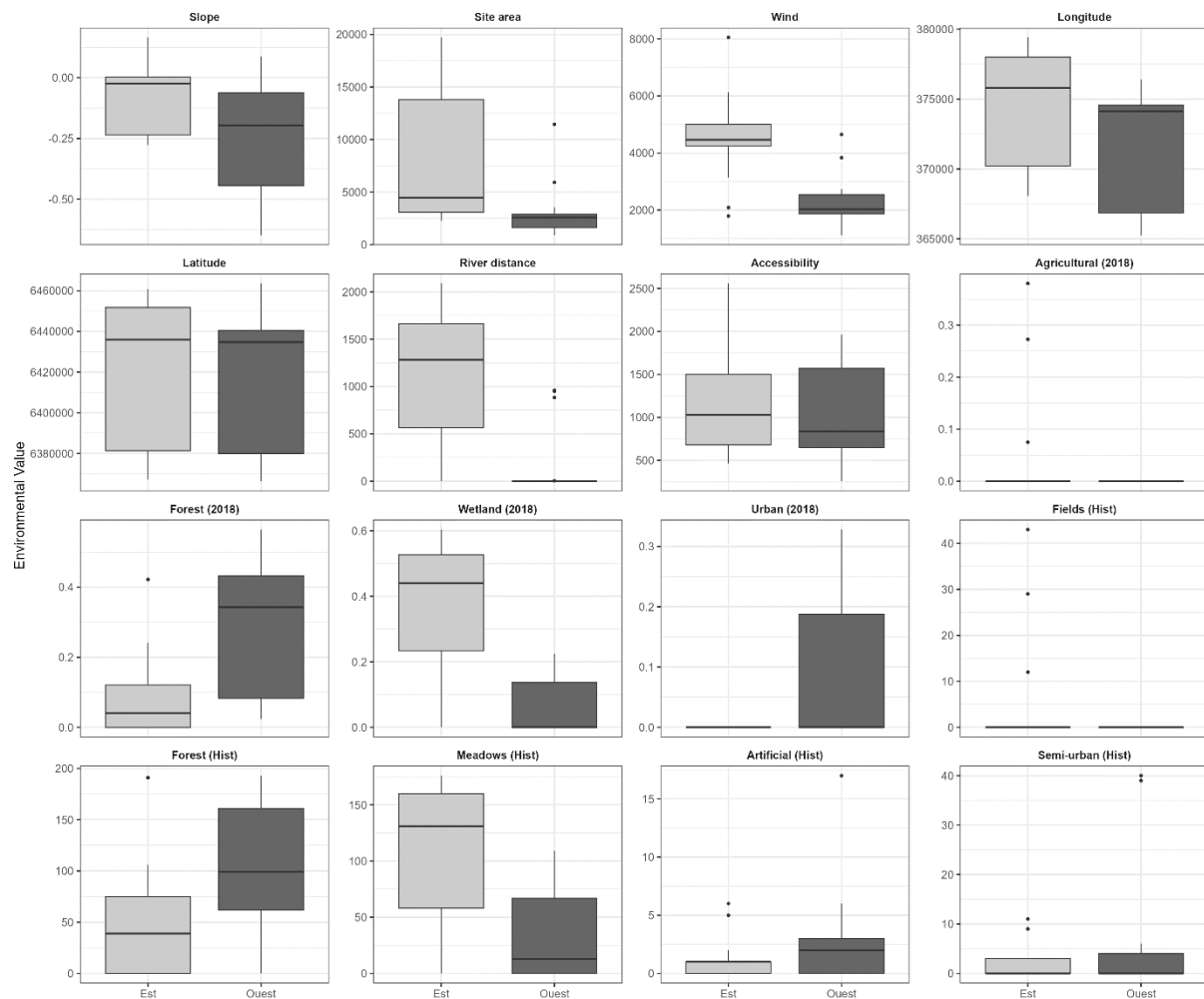


Figure S 1 Comparison of environmental variables between East and West shores across all sampling stations. Variables include local habitat characteristics (accessibility, slope, site area, wind exposure), contemporary landscape composition (agricultural, forest, wetland, urban cover), historical land cover (1965 period), and spatial variables (river distance, coordinates). P-values from Wilcoxon rank-sum tests. Significance levels: * $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns = non-significant.**

Genetic diversity (D1) comparison between East and West shores by species

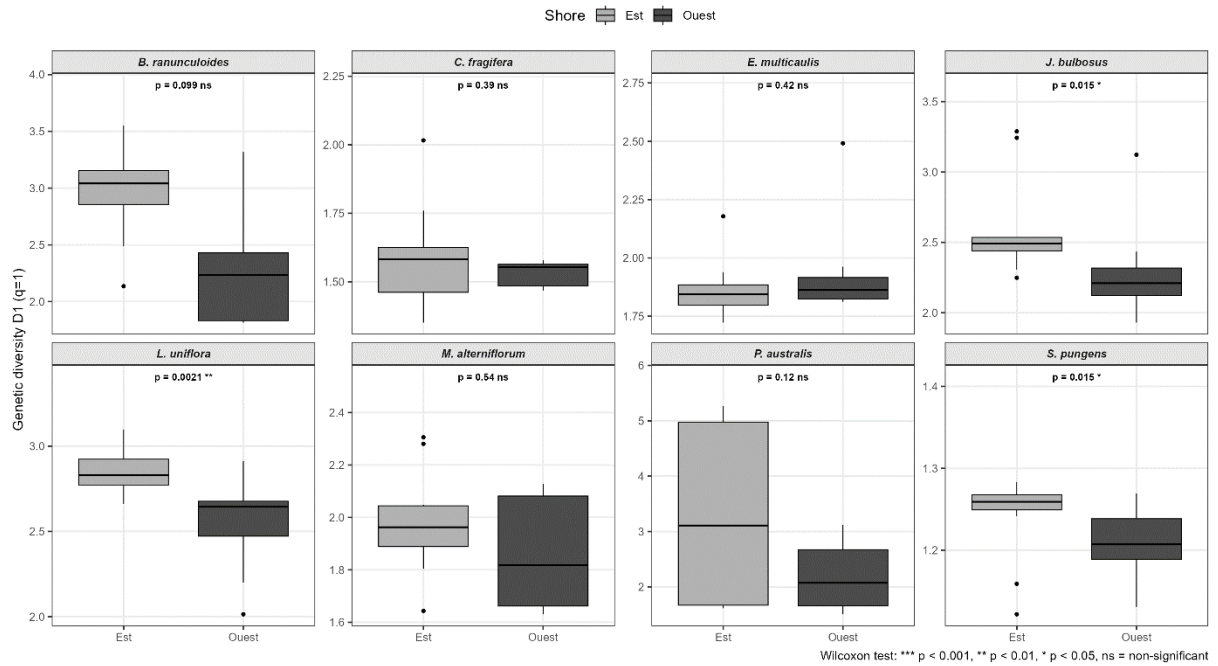


Figure S 2 Species-specific comparison of genetic diversity (D1, Hill order $q=1$) between East and West shores. Each panel represents one of the eight macrophyte species studied. P-values from Wilcoxon rank-sum tests. Significance levels: * $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns = non-significant.**

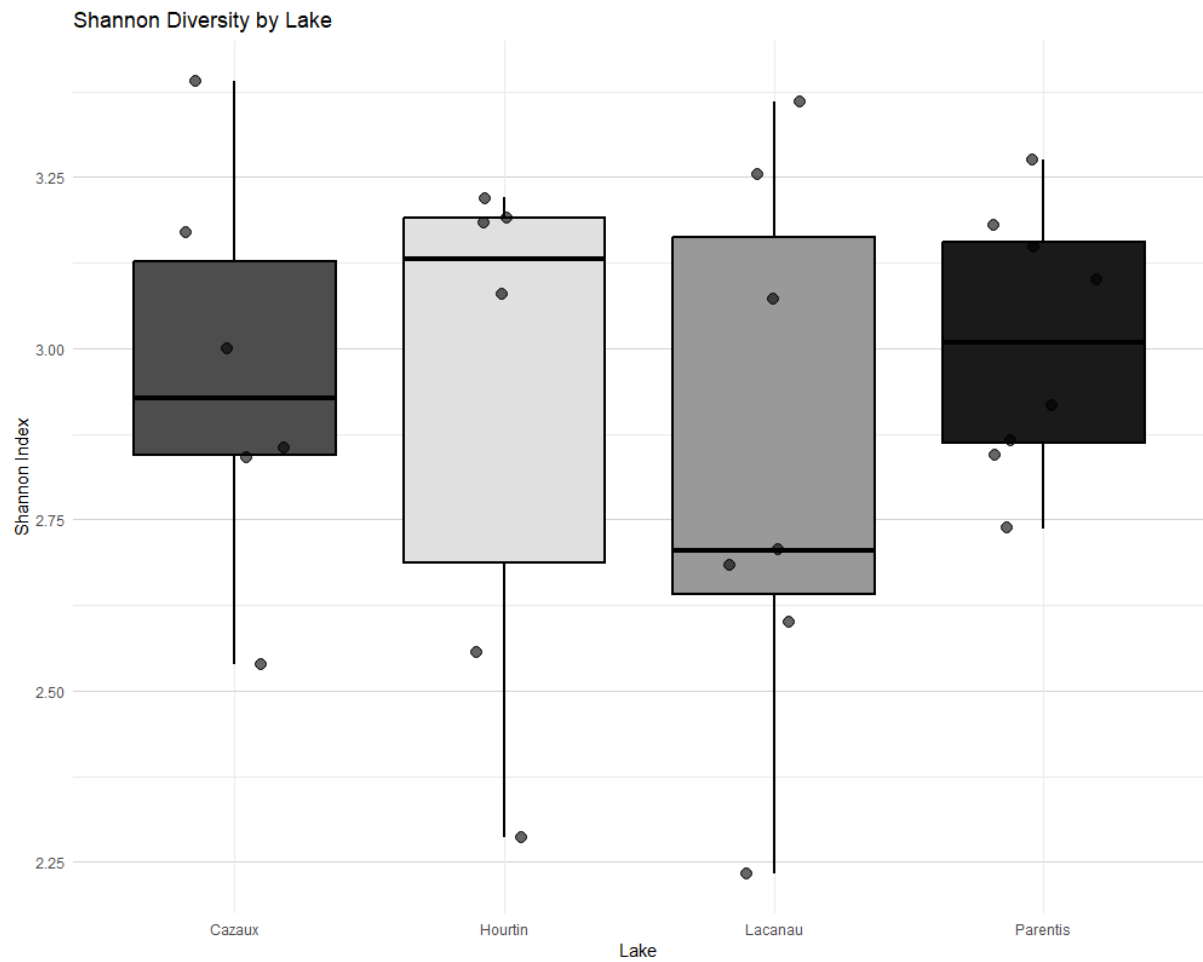


Figure S 3 Shannon diversity index across four lakes in the Aquitaine region (Cazaux, Hourtin, Lacanau, and Parentis). Boxplots represent the median, quartiles, and range of alpha diversity, with individual data points overlaid to show sample distribution.

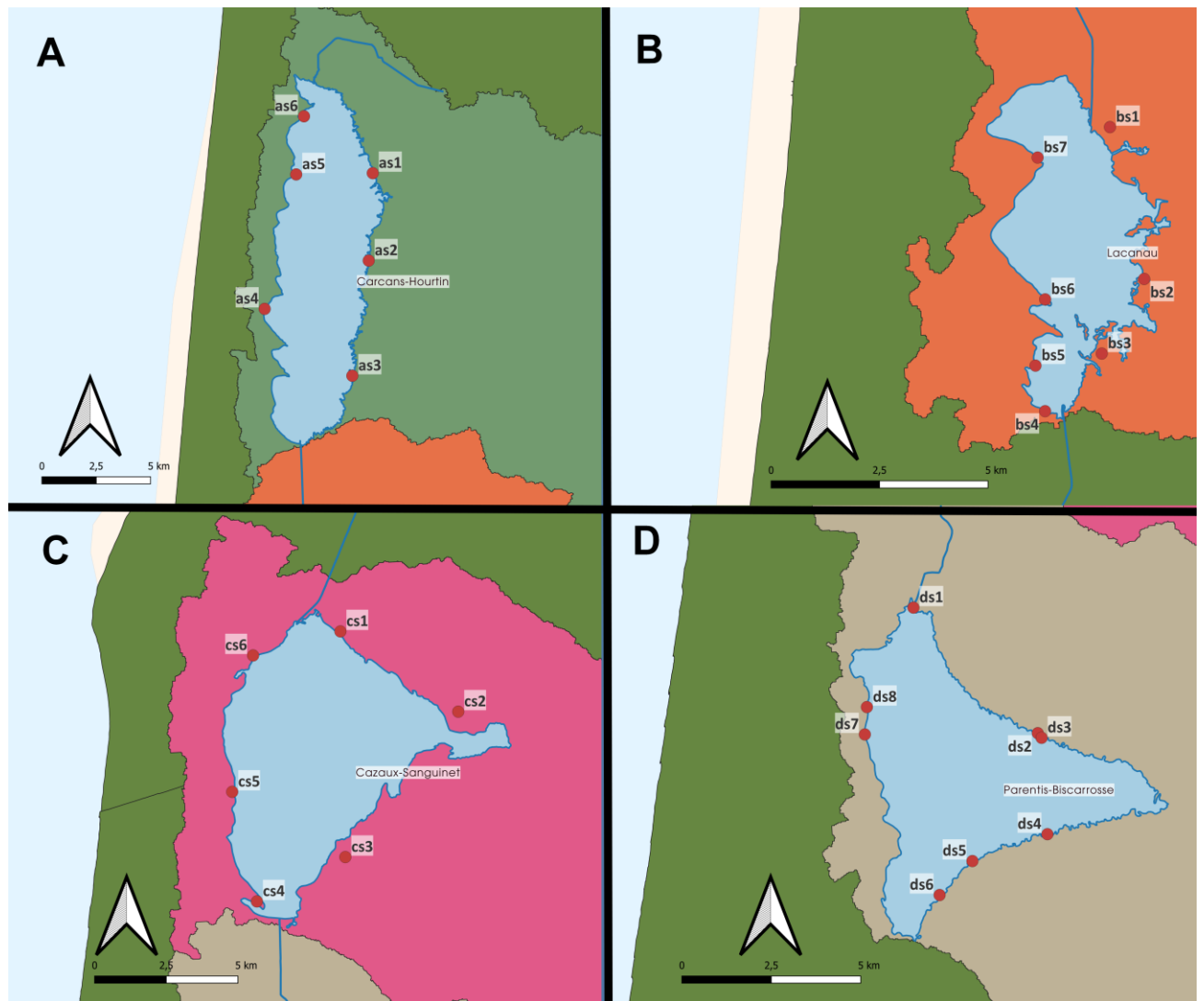


Figure S 4 Sampling station maps for the four study lakes. (A) Carcans-Hourtin (stations as1–as6), (B) Lacanau (stations bs1–bs7), (C) Cazaux-Sanguinet (stations cs1–cs6), and (D) Parentis-Biscarrosse (stations ds1–ds8). Red dots indicate sampling stations; precise centroid coordinates for each station are provided in Table S 3.

Table S 3 centroid coordinates (Lambert-93, EPSG:2154) and shore position of the sampling stations across the four study lakes.

Sampling Stations	Lake	Centroid X	Centroid Y	Shore
as1	Carcans-Hourtin	379404.0333	6460830.4	East
as2	Carcans-Hourtin	379012.796	6456892.131	East
as3	Carcans-Hourtin	377992.1446	6451725.218	East
as4	Carcans-Hourtin	374129.572	6454959.015	West
as5	Carcans-Hourtin	375892.4023	6460956.476	West
as6	Carcans-Hourtin	376386.925	6463562.682	West
bs1	Lacanau	376253.6337	6441125.52	East
bs2	Lacanau	376861.1503	6437645.322	East
bs3	Lacanau	375798.1445	6436005.522	East
bs4	Lacanau	374426.4644	6434767.586	West
bs5	Lacanau	374258.9392	6435811.57	West
bs6	Lacanau	374560.1288	6437301.253	West
bs7	Lacanau	374554.3448	6440523.826	West
cs1	Cazaux-Sanguinet	370441.7982	6389107.757	East
cs2	Cazaux-Sanguinet	374393.7315	6386144.679	East
cs3	Cazaux-Sanguinet	370205.2219	6381364.915	East
cs4	Cazaux-Sanguinet	367047.8109	6380005.371	West
cs5	Cazaux-Sanguinet	366387.401	6383809.914	West
cs6	Cazaux-Sanguinet	367362.0512	6388445.637	West
ds1	Parentis-Biscarrosse	366807.7636	6374286.793	West
ds2	Parentis-Biscarrosse	370093.0749	6370654.171	East
ds3	Parentis-Biscarrosse	370193.3428	6370520.343	East
ds4	Parentis-Biscarrosse	370216.5702	6367862.951	East
ds5	Parentis-Biscarrosse	368085.4105	6367234.504	East
ds6	Parentis-Biscarrosse	367119.689	6366348.758	West
ds7	Parentis-Biscarrosse	365268.3439	6370873.748	West
ds8	Parentis-Biscarrosse	365365.4462	6371622.531	West