

Diversité génétique et différenciation génétique de la plante envahissante *Xanthium italicum* en Chine

Comptes Rendus Biologies 343 (2020) 63-72.

Jie-Shi Tang ; Miao Ma

(traduction post-éditée par N. Bacaër, suggestions d'amélioration : nicolas.bacaer@ird.fr)



Résumé

Xanthium italicum est une plante envahissante trouvée dans le monde entier. En dépit de quelques recherches écologiques, morphologiques et physiologiques à propos de son mécanisme d'invasion, le mécanisme de son invasion réussie n'a pas encore été révélé du point de vue de la génétique démographique. Donc, nous avons visé à évaluer la variation génétique au sein de et parmi les populations de plante exotique envahissante *X. italicum* en Chine, et à offrir une base théorique à son mécanisme d'invasion. À cet effet, nous avons employé des marqueurs des répétitions de séquences inter-simples (ISSR) afin d'explorer la diversité génétique et la différenciation génétique de 185 individus échantillonnés à partir de 10 populations. Huit amorces sélectionnées ont donné un total de 76 bandes brillantes et perceptibles. *X. italicum* a montré une diversité génétique intermédiaire au niveau de la population (pourcentage de loci polymorphe (PPL) = 60.26%, la diversité génétique de Nei (H) = 0.2098, l'indice d'information de Shannon (I) = 0.3129). Toutefois, la diversité génétique était considérablement élevée au niveau des espèces (PPL = 100% ; H = 0.3673 ; I = 0.5425). Tant le coefficient de différenciation génétique (GST, 41.4%) que l'analyse de la variance moléculaire ont reflété que la différenciation génétique se produisait principalement au sein des populations. En fonction du flux génétique estimé (Nm, 0.7085) et du test Mantel, la différenciation génétique au sein des populations pourrait provenir principalement de la dérive génétique et des activités anthropiques. Nos résultats ont révélé la haute diversité génétique de *X. italicum*, cela peut aider à expliquer son succès d'invasion en Chine. Ces connaissances pourraient contribuer à la réduction et à l'arrêt éventuel de l'invasion de *X. italicum* en Chine.

1. Introduction

La relation entre la diversité génétique et le caractère envahissant des espèces exotiques a toujours été un sujet brûlant en écologie invasive [1]. La plupart des études ont montré que le niveau de diversité génétique d'une espèce exotique était positivement corrélé à son caractère envahissant [2], ce qui est important pour le succès de l'invasion et l'expansion rapide de la population d'une espèce exotique [3]. Cependant, certains chercheurs ont constaté que certaines espèces envahissantes nocives n'ont pas une grande diversité génétique dans les zones envahies [4 , 5]. Les auteurs estiment que la faible diversité génétique causée par le clonage, la reproduction et les événements d'auto-élevage maintient l'aptitude d'une espèce exotique dans les habitats introduits [6 , 7 , 8]. Par conséquent, plus de preuves sont nécessaires pour révéler le mécanisme de l'invasion réussie d'une espèce exotique du point de vue de la génétique des populations [9].

Xanthium orientale subsp. *italicum* (Moretti) Greuter, une plante indigène d'Amérique du Nord appartenant à la famille des astéracées, est maintenant largement répandue dans de nombreuses régions d'Europe, d'Asie et d'Océanie [10], ce qui constitue une menace sérieuse pour la production agricole et la conservation de la biodiversité dans les zones introduites [11]. Après la découverte du premier arbre *X. italicum* dans le district de Changping, Pékin, Chine en septembre 1991 [12], l'aire de distribution et le taux d'expansion de *X. italicum* en Chine ont fortement augmenté au cours des 28 dernières années. *X. italicum* s'est étendue à six provinces / municipalités de Chine, y compris Beijing, Hebei, Shandong, Liaoning, Shaanxi et Xinjiang [13], de l'est (province de Shenyang et Liaoning) à l'ouest (province de Yining et Xinjiang). La distance spatiale

la plus éloignée était de plus de 5000 km. En tant qu'espèce commune dans l'habitat d'origine, elle peut s'étendre arbitrairement dans les terres envahies, évincant efficacement les espèces locales et empiétant sur l'ensemble de l'écosystème. Cependant, le mécanisme d'invasion de *X. italicum* n'est toujours pas clair. Pour élucider ce mécanisme, de nombreuses recherches ont été menées et de nombreuses hypothèses ont été avancées. Ces hypothèses incluent l'hypothèse de «supériorité inhérente», dans laquelle le succès de certaines plantes exotiques envahissantes est dû à ses caractéristiques biologiques uniques ou à ses avantages intrinsèques (tels que la morphologie, l'écologie, la physiologie et les caractéristiques génétiques). Par rapport aux espèces indigènes, les espèces exotiques ayant des avantages intrinsèques peuvent avoir une plus grande variation génétique dans l'évolution, formant des écotypes qui sont plus adaptés à un large éventail de conditions environnementales et utilisant plus de ressources, ou ont une capacité ou un caractère plus fort pour résister au stress environnemental externe, de sorte que pour finalement obtenir un avantage dans un concours ou occuper une niche que certaines espèces indigènes ne peuvent pas utiliser, envahissant ainsi avec succès la zone [14]. Malgré des études sur l'adaptabilité écologique des graines [15], la compétitivité interspécifique [16], les caractéristiques biologiques de la reproduction [17] et le potentiel allélopathique [13] de *X. italicum*, notre compréhension de son mécanisme d'invasion réussi n'est pas encore suffisamment complète.

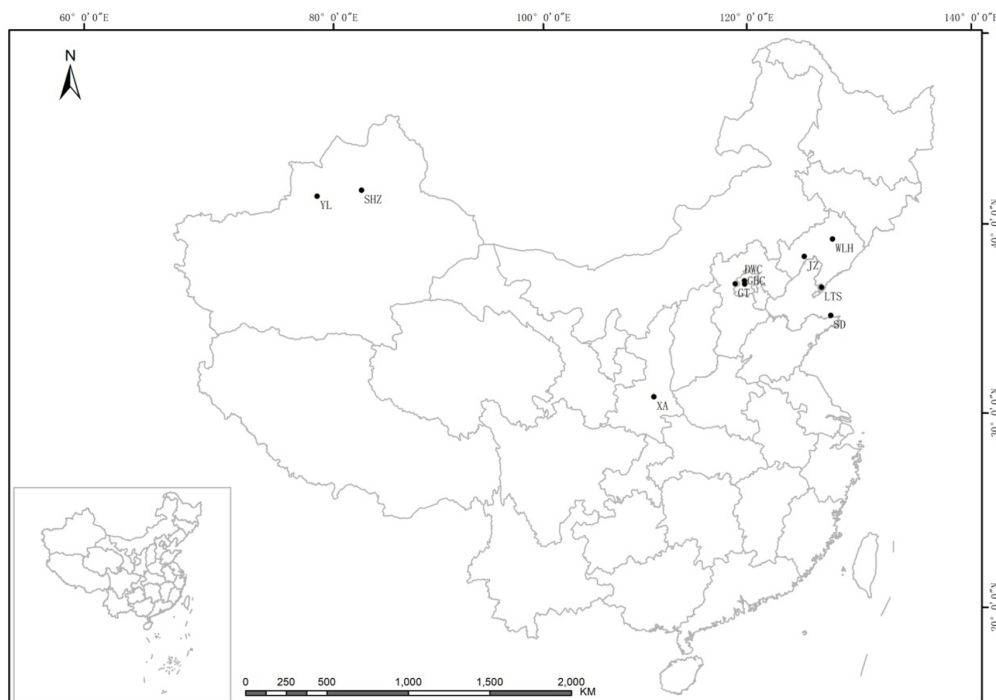


Figure 1. Répartition géographique des 10 populations échantillonnées de *X. italicum* en Chine. Les populations échantillonnées sont indiquées par des points pleins.

Un marqueur moléculaire est un outil important et utile en biologie moléculaire et peut être utilisé dans les études sur les espèces envahissantes comme moyen d'identifier les populations sources, de déterminer les voies d'invasion et d'élucider les mécanismes d'invasion et le succès [18]. De toute évidence, l'évaluation de la variabilité génétique de *X. italicum* dans les aires invasives mérite plus d'attention. Par conséquent, nous avons collecté les feuilles de *X. italicum* de 10 populations naturelles en Chine et analysé sa diversité génétique et son modèle de différenciation génétique en utilisant la technique des marqueurs moléculaires inter-simple séquence répétée (ISSR). Le but de cette étude était de révéler le niveau de diversité génétique, le degré de différenciation génétique et le flux génétique de *X. italicum* populations, et d'analyser sa structure génétique, afin de fournir une base théorique pour le mécanisme d'invasion de cet envahisseur.

2. Matériels et méthodes

2.1. Matières végétales

Un total de 185 individus, correspondant à 10 populations, ont été échantillonnés sur l'ensemble de son aire de répartition géographique en Chine, y compris Pékin, Liaoning, Hebei, Shandong, Shaanxi et la province du Xinjiang (Figure 1). L'échantillonnage a été effectué selon les méthodes décrites par Roose et al. [19].

Trois feuilles saines fraîches ont été prélevées au hasard sur un arbre et trois autres feuilles d'un arbre différent ont été sélectionnées à un intervalle standard de 10 m. Les feuilles fraîches ont été séchées dans un sac Ziplock avec du gel de silice, puis ramenées au laboratoire. Pour chaque population, des paramètres tels que la longitude, la latitude et l'altitude ont été enregistrés pour des analyses plus poussées (tableau 1).

Tableau 1. Localités géographiques et taille des échantillons de populations de *X. italicum*

Population	ID	Location	Sample	Longitude (E)	Latitude (N)	Altitude (m)
YL	1	Xinjiang Province	25	82.87	43.57	887
SHZ	2	Xinjiang Province	20	86.16	44.54	453
XA	3	Shanxi Province	12	109.07	34.31	387
GT	4	Hebei Province	26	115.59	40.26	483
DWC	5	Beijing City	16	116.27	40.17	42
GHC	6	Beijing City	20	116.27	40.17	121
JZ	7	Liaoning Province	20	121.04	41.13	40
LTS	8	Liaoning Province	20	121.20	38.75	34
WLH	9	Liaoning Province	11	123.44	41.75	46
SD	10	Shandong Province	15	122.06	37.53	40

2.2. Extraction d'ADN et amplification par réaction en chaîne par polymérase (PCR)

L'ADN génomique total a été extrait en utilisant un kit de système de plante rapide d'ADN (Beijing, Chine), puis dissous dans un tampon 0,1 x TE. Les amorces ISSR ont été synthétisées par Shanghai Sangon Biological Engineering Technology & Service Co., Ltd. (Chine) correspondant à l'ensemble d'amorces (# 9) publié par l'Université de la Colombie-Britannique (Vancouver, Colombie-Britannique, Canada) [20].

Tableau 2. Les amorces ISSR utilisées dans cette étude

Primer	Sequence R = (A, G), Y = (C, T)	Annealing temperature (°C)
UBC810	GAGAGAGAGAGAGAGAT	44.9
UBC812	GAGAGAGAGAGAGAGAA	45.1
UBC834	AGAGAGAGAGAGAGAGYT	48.7
UBC835	AGAGAGAGAGAGAGAGYC	50.2
UBC836	AGAGAGAGAGAGAGAGYA	48.4
UBC840	GAGAGAGAGAGAGAGAYT	47.0
UBC868	GAAGAAGAAGAAGAAGAA	41.8
UBC880	GGAGAGGAGAGGAGA	47.9

La PCR a été réalisée dans un volume de réaction de 25 µl contenant 2 x Taq PCR MasterMix, 10 µM d' amorce et 60 ng de matrice d'ADN. Les amplifications ont été réalisées dans un thermocycleur (Eppendorf, Allemagne) avec le programme suivant: dénaturation initiale à 94°C pendant 5 min; 40 cycles de 94°C pendant 45 s, une température appropriée de recuit appropriée (tableau 2) pendant 45 s, 72°C pendant 1,5 min; et la dernière extension à 72°C pendant 10 min. Un contrôle négatif sans ADN a été inclus dans chaque série de PCR.

Les produits d'amplification ont été séparés sur des gels d'agarose à 1,5% (1 x tampon TAE) à 120 V pendant 0,5 h, colorés avec du bromure d'éthidium (0,5 mg / ml) et visualisés en lumière ultraviolette en utilisant un système de documentation automatique sur gel (Syngene, USA). L'échelle DL2000 (Shanghai Sangon Biological Engineering Technology & Service Co., Ltd.) a été appliquée comme marqueur du poids moléculaire de l'ADN [21].

2.3. Analyses statistiques

Comme les marqueurs ISSR sont principalement hérités, chaque bande a été supposée représenter le phénotype à un seul locus biallélique [22]. Seules les bandes brillantes et discernables allant de 200 à 2000

pb ont été prises en compte dans les analyses statistiques finales. Une matrice de données binaires a été construite en notant les bandes ISSR en tant que caractères de présence (1) ou d'absence (0).

Des estimations de la diversité génétique au sein et entre les populations ont été obtenues avec la version 1.31 du logiciel POPGENE [23]. Nous avons calculé le pourcentage de loci polymorphes (PPL), la diversité des gènes de Nei (H) et l'indice d'information de Shannon (I). Pour l'évaluation de la différenciation génétique des populations, la diversité génétique totale (Ht), la diversité génétique intra-population moyenne (Hs), le coefficient de différenciation génétique (G ST) et le flux génétique (Nm) de 10 populations ont été calculés. L'analyse de la variance moléculaire (AMOVA) [24] a été utilisée pour évaluer statistiquement la répartition de la variabilité génétique au sein et entre les populations à l'aide du programme DCFA1.1 [25].

Une méthode de groupe de paires non pondérées avec le dendrogramme de moyenne arithmétique (UPGMA) a été obtenue à l'aide du logiciel NTSYS-pc 2.11 [26]. Un test de Mantel [27] des distances génétiques et des distances géographiques a été réalisé en utilisant le progiciel GenAlEx v6.3 [28] et TFPGA v1.3 [29].

3. Résultats

3.1. Analyse du polymorphisme et diversité génétique de *X. italicum*

Huit amorces ISSR ont donné un total de 76 bandes claires dans les 185 individus de 10 populations, et toutes les bandes étaient polymorphes (100%). Le nombre de bandes variait de 8 à 12, avec une moyenne de 9,5 bandes par amorce. Pop4 a le plus de PPL (93,42%), tandis que Pop10 a produit le moins de PPL (14,47%) parmi les 10 populations. Le H le plus élevé était celui de Pop4 (0,3234), tandis que Pop10 présentait le H le plus bas (0,0564). De plus, d'autres indicateurs de la tendance de variation étaient cohérents avec la PPL. Les valeurs de Ne et I variaient de 1,0970 à 1,5650 et de 0,0832 à 0,4812, respectivement. Le *X. italicum* les populations avaient une diversité relativement plus faible au niveau de la population (PPL = 60,26%; Ne = 1,3621; H = 0,2098; I = 0,3129), mais avaient une diversité génétique significativement plus élevée au niveau de l'espèce (PPL = 100,00%; Ne = 1,6425; H = 0,3673; I = 0,5425) (tableau 3).

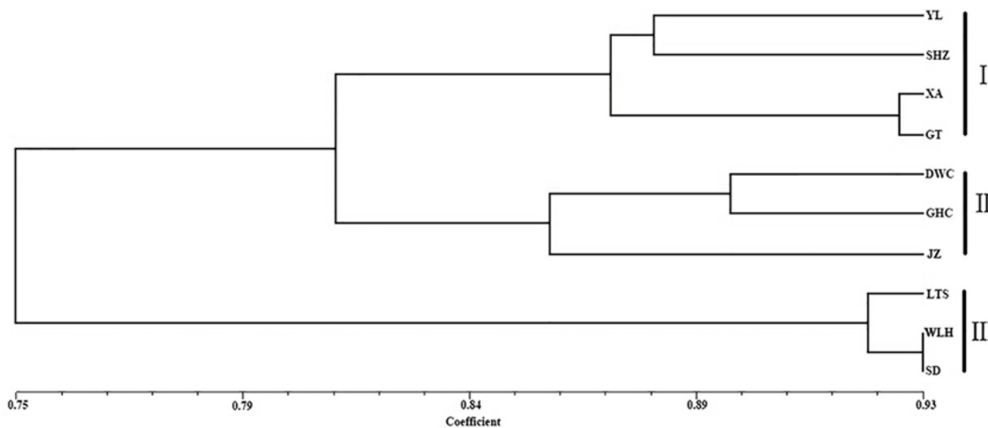


Figure 2. Dendrogramme UPGMA basé sur les distances génétiques de Nei (1978) parmi les populations de *X. italicum* .

Tableau 3. Diversité génétique de 10 populations de *X. italicum*.

Population	Na	Ne	H	I	PPL (%)
Pop1	1.8947	1.5611	0.3157	0.4667	89.47
Pop2	1.8553	1.4560	0.2767	0.4204	85.53
Pop3	1.7500	1.4607	0.2687	0.4001	75.00
Pop4	1.9342	1.5650	0.3234	0.4812	93.42
Pop5	1.5658	1.3461	0.1993	0.2964	56.58
Pop6	1.4868	1.3048	0.1770	0.2625	48.68
Pop7	1.7105	1.4691	0.2623	0.3862	71.05
Pop8	1.3816	1.2006	0.1201	0.1830	38.16
Pop9	1.3026	1.1610	0.0980	0.1490	30.26
Pop10	1.1447	1.0970	0.0564	0.0832	14.47
Population level	1.6026	1.3621	0.2098	0.3129	60.26
Species level	2.0000	1.6425	0.3673	0.5425	100.00

Na: nombre d'allèles observé; Ne: nombre effectif d'allèles; H: diversité génétique de Nei (1973); I: index d'information de Shannon; PPL: pourcentage de loci polymorphes.

3.2. Différenciation génétique et flux de gènes dans les populations de *X. italicum*

La différenciation génétique des populations de *X. italicum*, telle que calculée par AMOVA (tableau 4), a montré que 22,72% de la variation totale était attribuée à une population et 77,28% de la variation totale provenait de l'intérieur des populations. Les deux ont montré un niveau hautement significatif ($P < 0,001$). Le coefficient de différenciation génique (G_{ST}) était de 41,4% et le flux génétique était relativement faible ($N_m = 0,7085$) parmi les populations de *X. italicum*.

Tableau 4. Résultats AMOVA des populations de *X. italicum*

Source de variation	Degré de liberté	Somme des carrés	Composante de variance	Pourcentage de variation (%)	Valeur <i>P</i>
Parmi les populations	9	87.5229	0.1404	22.72	<0,001
Au sein des populations	175	316.1974	0.4776	77.28	<0,001
Total	184	403.7203	0.6180	100	

3.3. Relation génétique entre les populations

La distance génétique (au-dessous de la diagonale) et l'identité génétique (au-dessus de la diagonale) entre les populations de *X. italicum* sont présentées dans le tableau 5, révélant que la distance génétique entre les populations variait de 0,0704 à 0,5255 avec une moyenne de 0,2255. La distance génétique la plus élevée était entre les populations XA et SD, et la distance génétique la plus faible était entre les populations WLH et SD. Un dendrogramme UPGMA a été obtenu pour estimer les relations phylogénétiques entre les 10 populations à l'aide de matrices d'identité génétique. Les 10 populations ont été séparées en trois groupes (Figure 2). Pop1 à Pop4 formaient le groupe I, Pop5 à Pop7 formaient le groupe II et les populations restantes (Pop8 à Pop10) formaient le groupe III. Un test de Mantel de distance géographique et de distance génétique a été réalisé, et les résultats ont montré qu'il n'y avait pas de tendance géographique définie dans la distribution de la différenciation génétique ($r = 0,1041$, $p = 0,3010$).

Tableau 5. Mesures non biaisées de Nei (1978) de la distance génétique (sous la diagonale) et de l'identité génétique (au-dessus de la diagonale) parmi les populations de *X. italicum*

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	****	0.8772	0.8703	0.8785	0.8288	0.7854	0.8840	0.7510	0.7287	0.7309
2	0.1311	****	0.8408	0.8844	0.8682	0.7975	0.8458	0.7635	0.8042	0.7853
3	0.1389	0.1734	****	0.9272	0.7768	0.6886	0.7881	0.6191	0.6510	0.5913
4	0.1296	0.1228	0.0756	****	0.8673	0.8097	0.8461	0.7506	0.7593	0.7310
5	0.1877	0.1414	0.2525	0.1423	****	0.8929	0.8926	0.7681	0.7860	0.7703
6	0.2416	0.2263	0.3730	0.2111	0.1132	****	0.8191	0.7391	0.7282	0.7310
7	0.1696	0.1675	0.2382	0.1671	0.1136	0.1996	****	0.8614	0.8397	0.8046
8	0.2864	0.2699	0.4796	0.2869	0.2638	0.3023	0.1492	****	0.9315	0.9100
9	0.3165	0.2179	0.4293	0.2754	0.2408	0.3172	0.1747	0.0709	****	0.9320
10	0.3135	0.2416	0.5255	0.3133	0.2610	0.3133	0.2174	0.0943	0.0704	****

4. Discussion

4.1. Diversité génétique des populations de *X. italicum*

Les résultats de l'analyse du logiciel POPGENE ont montré que la diversité génétique du Nei (H) de *X. italicum* était de 0,3673. La comparaison avec plusieurs espèces exotiques de la famille des Compositae à l'aide de marqueurs ISSR a révélé que la diversité génétique de *X. italicum* au niveau de l'espèce était significativement plus élevée que celle des plantes de la même famille, comme *Galinsoga quadriradiata* (H ISSR = 0,0604) [30], *Chromolaena odorata* (H ISSR = 0,0406) [31] et *Parthenium hysterophorus* (H ISSR = 0,2887) [32].

Dans des conditions naturelles, le taux de germination des graines de *X. italicum* est supérieur à 90%, la période de floraison est supérieure à un mois et l'individu moyen peut former 6200 fruits mûrs. Son pollen peut être transmis par le vent, les animaux ou les humains, sa quantité de fruits est importante et sa surface de fruits forme des barbes denses [17]. *X. italicum* n'exige pas des conditions strictes de sol et d'eau et on le trouve souvent dans des habitats tels que les bords de routes, les terrains vagues, les terres agricoles et les prairies [15]. En tant que mauvaise herbe nuisible avec une forte capacité invasive, *X. italicum* a une large gamme de distribution et des conditions d'habitat diverses, forme facilement une seule population dense et peut même sécréter des substances phytotoxiques, ce qui empêche les autres plantes de survivre autour d'elle [13]. Ces caractéristiques biologiques sont adaptées à sa diffusion et à sa reproduction rapides, et la pollinisation croisée entre différents individus offre une opportunité de recombinaison génétique, améliorant ainsi la diversité génétique. Du point de vue de l'évolution, une diversité génétique plus élevée indique une forte aptitude potentielle d'une espèce exotique à s'adapter aux changements environnementaux et à étendre son aire de répartition dans de nouveaux habitats [33], ce qui peut être un facteur important à l'origine du fort pouvoir envahissant de *X. italicum*.

4.2. Différenciation génétique entre les populations de *X. italicum*

La diversité génétique totale (Ht) et la diversité génétique au sein des populations de *X. italicum* (Hs) étaient respectivement de 0,3578 et 0,2098, ce qui indique que la variation génétique se situe principalement au sein des populations. Les résultats de l'AMOVA ont montré qu'il y avait une variation génétique significative parmi les populations qui représentaient 22,72% de la variation totale, et la variation génétique au sein des populations était de 77,28%. Cela peut avoir été l'effet combiné du flux génétique et de la pression de sélection environnementale [34]. Par rapport à d'autres plantes composées envahissantes en Chine, telles que *Mikania micrantha* (Gst = 36,49%) [35], *Ambrosia artemisiifolia* (Gst = 32,63%) [36] et *Eupatorium catarium* (Gst = 27,61%) [37], il y avait une différenciation génétique très évidente parmi les populations de *X. italicum* (Gst = 41,40%). On pense généralement que dans des conditions de flux génique (Nm) <1, la dérive génétique aggravera la différenciation génétique [38]. Le flux génétique parmi les populations de *X. italicum* était de 0,7085, ce qui était cohérent avec le résultat d'une différenciation génétique plus élevée entre les populations. Ce flux de gènes a été considéré comme un facteur responsable de la structure

génétique du *X. italicum* population parce que l'introduction de nouveaux allèles dans la population par flux génique est une source très importante de variation génétique, qui affecte la diversité génétique de la population et produit une nouvelle combinaison de caractéristiques. En outre, les emplacements de ces populations de *X. italicum* sont non seulement géographiquement éloignés les uns des autres, mais également caractérisés par des climats distincts: les populations WLH, JZ, DWC, GHC, GT et XA ont un climat de mousson continental tempéré; les populations LTS et SD ont un climat maritime tempéré; et les populations SHZ et YL ont un climat continental aride / semi-aride tempéré typique [39]. Des conditions climatiques différentes pourraient entraîner des pressions de sélection environnementale différentes chez ces populations; par conséquent, *X. italicum* peuvent rapidement accumuler des variations génétiques favorables pour s'adapter à différents climats et environnements dans un large éventail de régions.

4.3. Relation génétique et analyse de grappes parmi les populations de *X. italicum*

La variation génétique d'une espèce envahissante peut être utilisée pour déterminer son origine géographique et confirmer si elle provient de populations uniques ou multiples [40]. Les données de quarantaine de *X. italicum* de diverses douanes chinoises ont montré qu'ils provenaient de trois pays différents [41 , 42 , 43]. Combiné avec les résultats de l'analyse par grappes, il a été déduit que *X. italicum* pouvait provenir de trois origines différentes. Les résultats des tests de Mantel ont montré qu'il n'y avait pas de corrélation significative entre les distances génétiques et géographiques parmi les populations de *X. italicum* ($r = 0,1041$, $P = 0,3010$). La population GT était géographiquement éloignée des populations GHC et DWC, mais leur distance génétique était relativement proche et regroupée en un seul groupe; la population XA était géographiquement proche des populations WLH et SD, mais leur distance génétique était élevée et ne montrait aucune agrégation. La propagation à longue distance de *X. italicum* est accomplie par des activités anthropiques, telles que le transport de marchandises et le commerce, mais sa propagation à courte distance est accomplie par les animaux, le vent et l'eau [44]. Par conséquent, il a été spéculé que les voies d'invasion de *X. italicum* peuvent être des diffusions artificielles et naturelles. Par exemple, les populations YL, SHZ, XA, WLH, JZ, LTS et SD étaient très éloignées et pouvaient donc être diffusées par des facteurs humains. Cependant, les populations de GT, GHC et DWC sont relativement proches les unes des autres et peuvent donc se former par diffusion naturelle d'une population envahissante qui a produit un grand nombre de graines.

De plus, la majeure partie de la variation génétique des plantes envahissantes existe généralement entre les populations [45], alors que celle de *X. italicum* existe principalement au sein des populations. Une explication possible de cette découverte était que les perturbations causées par les activités anthropiques (telles que le transport des humains, des semis, du bétail et des céréales) affectaient la distribution et le flux génique des populations de *X. italicum*, ce qui a conduit à une différenciation génétique et à des changements dans la structure génétique de sa population. Les graines de *X. italicum* ont des épines barbelées à leur surface, ce qui rend ses graines faciles à transporter par les humains ou les animaux. Cela conduit à l'apparition de multiples événements d'introduction, améliorant ainsi la communication génétique entre *X. italicum* populations. Une autre explication était que deux espèces du genre *Xanthium*, *X. sibiricum* et *X. spinosum*, ont la même distribution de domaine et l'hybridation avec *X. italicum* [17], ce qui a probablement produit des populations hybrides, modifié leur différenciation génétique et favorisé son invasion réussie [46]. En conséquence, la diversité génétique des introductions multiples et de la recombinaison génétique a conféré à l'espèce exotique un potentiel d'évolution et un pouvoir envahissant plus élevés, lui permettant d'occuper des zones de distribution plus larges au cours de l'introduction et de générer des dommages plus importants.

Les espèces exotiques qui ont connu un goulot d'étranglement génétique finissent par devenir des espèces envahissantes réussies. C'est ce qu'on appelle le «paradoxe génétique». Des introductions multiples peuvent compenser dans une large mesure la diminution de la diversité génétique causée par un effet fondateur ou un effet de goulot d'étranglement. Les effets d'introductions multiples et l'effet fondateur sur la diversité génétique sont antagonistes, mais ils pourraient se produire dans différents événements d'invasion de la même espèce exotique [47]. Nos résultats ont montré que *X. italicum* les populations avaient une très grande diversité génétique, la variation génétique se produisant principalement au sein des populations, et le modèle de sa structure génétique existante était lié à ses caractéristiques biologiques et aux perturbations humaines. On pense généralement que deux possibilités peuvent conduire à une plus grande diversité génétique dans les populations de plantes envahissantes: (i) les populations de mauvaises herbes existantes peuvent être établies par des individus provenant de plusieurs sources différentes, ce qui leur permet de maintenir des niveaux

plus élevés de diversité génétique; (ii) d'autres populations de mauvaises herbes peuvent être établies par un petit nombre d'individus fondateurs, mais au stade du développement de la population végétale, le flux de pollen et la régénération des plantules peuvent introduire une diversité génétique supplémentaire, ce qui conduit à une plus grande diversité génétique des populations.

La technologie des marqueurs ISSR était un outil efficace pour étudier le polymorphisme génétique des espèces exotiques. Cependant, il marque principalement le gène dominant, qui ne distingue pas l'hétérozygote de l'homozygote, de sorte que l'information génétique est limitée. L'utilisation de marqueurs plus co-dominants et de données de séquence de l'ADNc ou de l'ADN nr (ITS) pour étudier la diversité génétique et le flux de gènes, serait avantageuse et nous permettrait de mieux comprendre les mécanismes invasifs de cette plante. En conclusion, nos résultats montrent la grande diversité génétique de *X. italicum*, ce qui peut aider à expliquer le succès de son invasion en Chine. Ils soutiennent la première hypothèse selon laquelle le chinois *X. italicum* les populations se sont probablement dispersées de trois endroits différents, selon les données génétiques et douanières de cette mauvaise herbe en Chine. Cependant, des informations génétiques plus précises sur cette plante exotique sont nécessaires. Ainsi, une étude comparative de la diversité génétique entre les populations de *X. italicum* dans leurs habitats d'origine et dans les zones envahies est un sujet certainement intéressant et important pour les recherches futures, car il pourrait être pertinent de déterminer l'origine de cette plante ainsi que de diminuer et arrêter finalement son invasion en Chine.

Remerciements

La présente étude a été soutenue par la National Natural Science Foundation of China (numéro de projet: 31360047).

Bibliographie

1. J. Roman; J. Darling Paradox lost: genetic variation and the success of aquatic invasions, *Trends Ecol. Evol.*, Volume 22 (2007), pp. 454-464
2. K. M Crawford; K. D. Whitney Population genetic diversity influences colonization success, *Mol. Ecol.*, Volume 19 (2010), pp. 1253-1263
3. M. Tu A study on influence factor to genetic diversity of rice varieties in Yunnan—based on the analysis of village survey data, *Chin. J. Trop. Agric.*, Volume 31 (2011), 33–36+4 pages
4. F. W. Allendorf; L. L. Lundquist Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species, *Conserv. Biol.*, Volume 17 (2003), pp. 24-30
5. E. A. Bressan; S. G. Rolim; A. M. Sebbenn Conservation and genetic diversity of populations of *Oryza glumaepatula*, Steud in ferruginous mountaintop lakes of the Brazilian Amazonia, *Flora*, Volume 238 (2017), pp. 183-190
6. L. Amsellem; J. L. Noyer; B. T. Le; M. M. Hossaert Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers, *Mol. Ecol.*, Volume 9 (2000), pp. 443-455
7. A. Baumel; M. L. Ainouche; J. E. Levasseur Molecular investigations in population of *Spartina anglica* CE Hubbard (Poaceae) invading costal Brittany (France), *Mol. Ecol.*, Volume 10 (2001), pp. 1689-1701
8. Y. Y. Zhang; D. Y. Zhang; S. Barrett Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth, *Mol. Ecol.*, Volume 19 (2010), pp. 1774-1786
9. A. R. Hughes; B. D. Inouye; M. T. J. Johnson; N. Underwood; M. Vellend Ecological consequences of genetic diversity, *Ecol. Lett.*, Volume 11 (2008), pp. 609-623
10. A. Guisan; W. Thuiller Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecol. Lett.*, Volume 8 (2005), pp. 993-1009
11. G. Kazinczi; M. Torma; I. Beres; J. Horvath Competition between *Xanthium italicum* and crops under field conditions, *Cereal Res. Commun.*, Volume 37 (2009), pp. 77-80
12. J. D. Che; B. Hu *Xanthium italicum*, an alien invasive weed, *J. Weed Sci.*, Volume 2 (2007), p. 58-59
13. H. Shao; X. Huang; X. Wei Phytotoxic effects and a phytotoxin from the invasive plant *Xanthium italicum* Moretti, *Molecules*, Volume 17 (2012), pp. 4037-4046
14. V. Montserrat; J. Weiner Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments, *Oikos*, Volume 105 (2004), pp. 229-238

15. J. Li; M. Ma Seeds over-wintering characteristics of Italian Cocklebur and Stab Cocklebur: two invasive plants in Xinjiang, China, *S. Afr. J. Bot.*, Volume 121 (2019), pp. 216-218
16. K. I. Takakura; S. Fujii Reproductive interference and salinity tolerance differentiate habitat use between two alien cockleburs: *Xanthium occidentale* and *X. italicum* (Compositae), *Plant Ecol.*, Volume 206 (2010), pp. 309-319
17. H. Lin; M. L. Zhang; P. P. Wang; M. Ma Study on pollination biology of the invasive plant *Xanthium italicum* Moretti, *Acta Ecol. Sin.*, Volume 38 (2018), pp. 1810-1816
18. L. J. L. Handley; A. Estoup; D. M. Evans Ecological genetics of invasive alien species, *BioControl.*, Volume 56 (2011), pp. 409-428
19. M. L. Roose; D. Feng; F. S. Cheng; R. I. Tayyar; C. T. Federici; R. S. Kupper; R. Goren Mapping the citrus genome, *Acta Horticulturae* (E. E. Goldschmidt, ed.), Volume 535, 2000, pp. 25-32
20. T. H. Zhou; K. X. Wu; Z. Q. Qian Genetic diversity of the threatened Chinese endemic plant, *Sinowilsonia henryi* Hemsl. (Hamamelidaceae), revealed by inter-simple sequence repeat (ISSR) markers, *Biochem. Syst. Ecol.*, Volume 56 (2014), pp. 171-177
21. H. H. Yu; Z. L. Yang; B. Sun Genetic diversity and relationship of endangered plant *Magnolia officinalis* (Magnoliaceae) assessed with ISSR polymorphisms, *Biochem. Syst. Ecol.*, Volume 56 (2014), pp. 171-177
22. J. G. K. Williams DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers, *Nucleic Acids Res.*, Volume 18 (1990), pp. 6531-6535
23. F. Yeh; R. Yang; T. Boyle Popgene 1.31, The User Friendly Shareware for Population Genetic Analysis, Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Edmonton, 1999
24. L. Excoffier; P. E. Smouse; J. M. Quattro Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: applications to human mitochondrial DNA restriction data, *Genetics*, Volume 131 (1992), pp. 479-491
25. F. M. Zhang Data analysis in population genetics. I. Analysis of RAPD data with AMOVA, *Biodivers. Sci.*, Volume 10 (2002), pp. 438-444
26. J. F. Rohlf NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.11, Exeter, Setauket, NY, 2004
27. N. Mantel The detection of disease clustering and a generalized regression approach, *Cancer Res.*, Volume 27 (1967), pp. 209-220
28. R. Peakall; P. E. Smouse GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Mol. Ecol. Notes*, Volume 6 (2006), pp. 288-295
29. M. P. Miller Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA) Version 1.3: A Windows Program for the Analysis of Allozyme and Molecular Population Genetic Data, Utah State University, Logan, UT, USA, 1997
30. X. C. Li The Study on Genetic Diversity and Differentiation of Invasive Plant *Galinsoga quadriradiata* Populations in China, Shenyang University, 2016
31. W. H. Ye; H. P. Mu; H. U. Cao; X. J. Ge Genetic structure of the invasive *Chromolaena odorata* in China, *Eur. Weed Res.*, Volume 44 (2004), pp. 129-135
32. Y. Q. Zhang Genetic Diversity of the Invasive Plant *Parthenium hysterophorus* Assessed by ISSR Markers, Guangxi Normal University, 2007
33. R. R. Frankham Correlation between Fitness and Genetic Diversity, *Conserv. Biol.*, Volume 17 (2003), pp. 230-237
34. A. H. D. Brown; D. R. Marshall Evolutionary changes accompanying colonization in plants, *Colonization, Succession and Stability* (G. G. Scudder; J. L. Reveal, eds.), Blackwell Scientific Publication Press, Oxford, 1981
35. J. M. Li; M. Dong; Z. C. Zhong Population genetic differentiations in the invasive plant *Mikania micrantha* in China, *Chin. J. Plant Ecol.*, Volume 31 (2007), pp. 680-688
36. J. X. Huang; X. K. Liu; X. Y. Zhuang Genetic divergence of populations of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Guangdong, *Chin. J. Plant Ecol.*, Volume 31 (2007), pp. 680-688
37. L. Q. Li; N. Y. Li; Q. Liu Genetic diversity of the invasive plant *Eupatorium catarium* populations in Hainan Island and Guangdong of China based on ISSR analysis, *Chin. J. Ecol.*, Volume 33 (2014), pp. 611-617
38. S. Wright The genetical structure of populations, *Ann. Eugen.*, Volume 15 (1951), pp. 323-354
39. J. Zhao Physical Geography of China, Higher Education Press, Beijing, China, 1995
40. J. F. Meekins; H. E. Ballard; B. C. McCarthy Genetic variation and molecular biogeography of a North American invasive plant species (*Alliaria Petiolata*, Brassicaceae), *Int. J. Plant Sci.*, Volume 162 (2001), pp. 161-169

41. Z. G. Wang; W. Guan; D. H. Chen; J. W. Zhang Interception of quarantine weeds in Zhongshan Bureau-Xanthium italicum, Plant Quarantine., Volume 1 (2008), 59 pages
42. S. Z. Yuan; P. F. Zhang; J. W. Li; Y. H. Zhang; X. X. Hang; W. M. Liu; S. H. Chen; W. Wu Investigation on harmful weeds carried by rapeseed imported from Mongolia, Plant Protect., Volume 36 (2016), pp. 72-75
43. L. J. Li; Z. C. Xiang; F. Yu; T. Song; L. G. Wang; K. Wang Interception and identification of Xanthium L. in imported soybean from Shandong port, J. Anhui Agr. Sci., Volume 46 (2018), pp. 171-175
44. R. Wang; F. H. Wan Prediction of the potential survival area of Xanthium italicum in China, Acta Pratac. Sin., Volume 19 (2010), pp. 222-230
45. E. Felker-Quinn; J. K. Bailey; J. A. Schweitzer Soil biota drive expression of genetic variation and development of population-specific feedbacks in an invasive plant, Ecology, Volume 92 (2011), pp. 1208-1214
46. N. C. Ellstrand; K. Schierenbeck Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants?, Proc. Natl. Acad. Sci, USA, Volume 97 (2000), pp. 7043-7050
47. F. W. Allendorf; L. L. Lundquist Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species, Conserv. Biol., Volume 17 (2003), pp. 24-30