

Contribution à la caractérisation et à la protection *in situ* des populations de *Vitis vinifera* L. ssp. *silvestris* (Gmelin) Hegi, en France

Thierry LACOMBE^{(1)*}, Valérie LAUCOU⁽¹⁾, Manuel DI VECCHI⁽²⁾,
Louis BORDENAVE⁽⁴⁾, Thibaut BOURSE⁽¹⁾, René SIRET⁽¹⁾,
Jacques DAVID⁽¹⁾, Jean-Michel BOURSQUOT⁽³⁾, André BRONNER⁽⁵⁾,
Didier MERDINOGLU⁽⁵⁾ et Patrice THIS⁽¹⁾

⁽¹⁾ UMR Diversité et Génome des Plantes Cultivées - 2, place Viala,
34060 Montpellier, France.

⁽²⁾ Université de Florence, Piazzale delle Cascine, 28, 50144 Florence, Italie.

⁽³⁾ Établissement National pour l'Amélioration de la Viticulture,
Domaine de l'Espiguet, 30240 Le Grau du Roi, France.

⁽⁴⁾ Unité de Recherche sur les Espèces Fruitières et la Vigne, INRA,
BP 81 - 33883, Villenave d'Ornon Cedex, France.

⁽⁵⁾ Unité Vigne et Vins d'Alsace, UMR Université de Strasbourg 1 – INRA, BP 507,
68021 Colmar Cedex, France.

Abstract – Contribution to characterization and *in situ* perservation of *Vitis vinifera* L. ssp. *silvestris* (Gmelin) Hegi, populations in France. The wild grapevine, *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* (also called autochthonous “lambrusque” in French), is an endangered and rare plant in France and Europe. Until now, no accurate inventory was available in France and the characterisation of this wild grapevine compartment was quite lacunary. Prospectings realised in 2000 and 2001 have permitted to inventory 135 french sites with wild grapevines. A total of 517 individuals have been found of wich about 330 would be *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* based on morphology. An analysis more precise of a sub-sample of 154 individuals selected randomly was done. Those 154 individuals come from 4 regions: *Aquitaine*, *Corse*, *Languedoc-Roussillon* and *Midi-Pyrénées*. All individuals have been observed on trees or shrub foliation, in forest, hedge (closed to roads and fields) and in Mediterranean garrigue or bush. Based on their morphology, 132 of those individuals were considered as “*lambrusques*”. A statistical analysis (CFA) done on morphological data doesn't reveal any geographical structuration. The *silvestris* and the “other wild grapevines” are not very differentiated. The molecular analysis of the 154 prospected individuals with 13 microsatellite loci reveals meanwhile a clear structuration according to the geographical origin: thus the wild grapevines from *Corse* are clearly differentiated with “continental” ones by Principal Component Analysis. In order to

* Correspondance et tirés à part : lacombe@ensam.inra.fr

understand the relation between wild and cultivated compartments, we compared those data with others obtained on a 110 cultivars sample originated from different locations. A clear differentiation is observed between the two compartments and the French cultivars seem to be more related to French wild grapevines than the cultivars originated from distant countries. A reflection is also presented on applying this knowledge on management of wild grapevine resources.

***Vitis vinifera* ssp. *silvestris* / inventory / France / diversity / wild and cultivated compartments.**

Résumé - La vigne sauvage, *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* ou lambrusque autochtone, est une plante rare et menacée en France et en Europe. Jusqu'à présent aucun inventaire précis des lambrusques n'était disponible en France. Des prospections réalisées en 2000 et 2001 ont permis de recenser 135 stations françaises présentant des vignes sauvages. Nous avons recensé 517 individus dont environ 330 ont été morphologiquement identifiés à des lambrusques. Une analyse plus précise d'un sous-échantillon de 154 individus sélectionnés au hasard a ensuite été réalisée. Morphologiquement, 132 de ces individus semblent être des lambrusques. Une AFC réalisée sur les données morphologiques ne révèle quasiment pas de structuration géographique. L'analyse moléculaire des 154 individus avec 13 locus microsatellites révèle cependant une structuration nette selon l'origine géographique : on distingue clairement les lambrusques corses des lambrusques « continentales ». Pour comprendre les relations entre les compartiments sauvage et cultivé, nous avons comparé ces données à celles obtenues sur un échantillon de 110 cultivars d'origine diversifiée. On observe une différenciation nette entre les deux compartiments et les cultivars d'origine française semblent plus apparentés aux lambrusques françaises que les cultivars d'origine plus éloignée. Une réflexion sur les applications en termes de gestion des vignes sauvages est également présentée.

***Vitis vinifera* ssp. *silvestris* / inventaire / France / diversité / compartiments sauvage et cultivé.**

1. INTRODUCTION

Le genre *Vitis* est composé d'une soixantaine d'espèces généralement situées dans l'hémisphère nord. Une moitié environ de ces espèces est originaire du continent américain, l'autre moitié étant asiatique. Seule l'espèce *Vitis vinifera* L., d'intérêt agronomique majeur, est originaire du continent européen et de l'Asie occidentale. Cette espèce, diploïde, se subdivise en deux sous-espèces : d'une part *V. vinifera* L. ssp. *vinifera* (= ssp. *sativa* Hegi) représentant la forme cultivée, hermaphrodite et d'autre part *V. vinifera* L. ssp. *silvestris* (C.C. Gmelin) Hegi, représentant la forme sauvage (dioïque).

Les représentants de *V. v.* ssp. *silvestris* ont été soumis à l'altération progressive des milieux naturels résultant de l'activité humaine partout en Eu-

rope : déforestation, incendies, remembrement, extensification de l'élevage, aménagement des cours d'eau, urbanisme, travaux de voirie, etc. De plus, des accidents climatiques (gelées exceptionnelles d'hiver) et les crises parasitaires qui ont touché les vignobles européens depuis la fin du XIX^e siècle (phylloxéra, oïdium, mildiou, etc.) ont contribué à la très forte érosion génétique du taxon.

Aujourd'hui cette sous-espèce n'est représentée en Europe que par des populations de très faibles effectifs (généralement moins de dix individus) [4], [5], menacées, dans des boisements alluviaux et colluviaux en Allemagne, Autriche, Bulgarie, Espagne [2], [24], [25], [26], [27], Grèce [22], Hongrie, Italie [12], Portugal, Roumanie, Suisse [28] et ex-Yougoslavie (pour revue, voir [4], [5]).

En France, le taxon a été essentiellement signalé dans les départements et régions suivants : Ariège [19], Doubs [4], Haut-Rhin, Hérault [9], [23], Île de France [3], Pyrénées-Atlantiques, Tarn, Corse-du-Sud et Haute-Corse [6], [18]. Du fait de sa rareté, il fait partie depuis 1995 (seulement) de la « Liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire métropolitain » [15]. Toutefois, aucune action de gestion, de conservation et d'utilisation de ces lambrusques n'était possible jusqu'à présent du fait de l'absence d'inventaire sur le territoire national.

De plus, le matériel que l'on retrouve à l'état sauvage actuellement peut avoir plusieurs origines : les hybridations entre les deux sous-espèces sont en effet possibles. Ainsi Levadoux [20], [21] a défini plusieurs types de lambrusques en fonction de leur origine : les individus issus de vignes cultivées puis abandonnées qui se sont reproduits soit par multiplication végétative (lambrusques post-culturales), soit par multiplication sexuée (lambrusques subspontanées), soit par une combinaison de ces deux modes de reproduction (lambrusques spontanées coloniales). Les représentants du taxon *silvestris*, n'ayant jamais connu la culture sont définis par cet auteur comme des lambrusques spontanées autochtones et, enfin, les individus issus d'hybridation entre ce taxon et l'un des autres types de vigne précités sont nommés lambrusques spontanées métisses. Une analyse précise de ces individus sauvages et de leur relation avec le compartiment cultivé est donc indispensable.

Des études d'un nombre restreint de lambrusques spontanées à l'aide de marqueurs RAPD [14], [Tessier *et al.*, en préparation] et microsattellites [31] ont montré leur singularité par rapport au compartiment cultivé. A ce titre, elles pourraient donc constituer un taxon particulièrement intéressant, aussi bien en tant que patrimoine floristique que réservoir potentiel de gènes utilisables pour l'amélioration génétique de la vigne ou que d'un point de vue plus fondamental pour nous aider à comprendre l'évolution de la vigne cultivée depuis sa domestication. De même, nous avons analysé deux populations de lambrusques à l'aide de marqueurs nucléaires ou chloroplastiques

(15 individus du Pic St Loup, 14 individus d'Ariège) en comparaison avec un ensemble de vignes cultivées. Nous avons observé une différenciation nette entre les individus sauvages et cultivés sur la base des marqueurs nucléaires (microsatellites) mais peu de différenciation entre les vignes sauvages d'Hérault et d'Ariège [This *et al.*, en préparation] et peu de structuration sur la base des marqueurs chloroplastiques (microsatellites et PCR-RFLP ; [8]).

Afin de confirmer l'intérêt des lambrusques et de mieux analyser leur diversité, nous avons décidé d'étendre notre échantillon dans le cadre du présent travail. Nous voulions, d'une part, réaliser un recensement des vignes sauvages en France et, d'autre part, caractériser la diversité morphologique et moléculaire de ces vignes sauvages en les comparant au compartiment cultivé. Nous avons, dans un premier temps, réalisé un recensement des populations de vignes sauvages en France. Une partie des individus observés lors des prospections a ensuite été caractérisée par une analyse morphologique et une analyse moléculaire. Ainsi, 154 individus ont été analysés à l'aide de 13 locus microsatellites. Les données pour 7 de ces locus ont ensuite été comparées aux données recueillies par ailleurs [29] sur un échantillon de 110 cépages d'origine diversifiée contenant les 44 principaux cépages cultivés en France.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Matériel végétal

Dans l'objectif de recenser les populations de vignes sauvages en France, nous avons eu recours à une stratégie en deux temps.

- (i) Dans un premier temps, identification des sites possibles de présence de vigne sauvage sur la base de la bibliographie et d'une enquête auprès de la filière viticole, des gestionnaires des espaces naturels et de botanistes. Sur près de 400 enquêtes envoyées, 200 environ nous ont été retournées, avec 34 % de réponses positives sur l'ensemble des réponses (par exemple « oui, j'ai vu de la vigne sauvage à cet endroit »).
- (ii) Ensuite, réalisation d'une série de prospections dans les zones les plus probables en 2000 et 2001.

Lors des prospections, 517 individus ont été recensés sur le territoire national et des feuilles ont été prélevées sur environ 250 d'entre eux.

En parallèle, 110 cépages cultivés, sélectionnés sur la base de leur origine géographique (tableau I) ont été inclus dans l'analyse moléculaire. Le matériel végétal ayant permis cette analyse a été prélevé dans la collection INRA du Domaine de Vassal (34340 Marseillan).

Caractérisation des populations de vignes sauvages en France

Tableau I : Liste des 110 cépages cultivés inclus dans l'analyse moléculaire. C = raisin de cuve ; T = raisin de table ; D = raisin à double fin cuve/table.

Nom de cépage	Utilité	Origine géographique	Nom de cépage	Utilité	Origine géographique
Aledo	T	Sud Europe	Kövidinka	C	Europe centrale
Alicante H. Bouschet	C	Obtention	Lival	T	Obtention
Aligoté	C	France	Macabeu	C	Sud Europe
Alphonse Lavallée	T	Balkans	Madeleine Celine	T	Obtention
Altesse	C	France	Madina	T	Obtention
Alva	C	Sud Europe	Marsanne	C	France
Aramon	C	Sud Europe	Matilde	T	Obtention
Argant	C	France	Mauzac	C	France
Arvine	C	Europe centrale	Melon	C	France
Aubun	C	Sud Europe	Merlot	C	France
Auxerrois	C	France	Meunier	C	France
Beclan	C	France	Michele Palieri	T	Obtention
Bicane	T	Sud Europe	Monvedro	C	Sud Europe
Bobal	C	Sud Europe	Morastel	C	Sud Europe
Bonne Vituaigne	C	France	Mourisco tinto	C	Sud Europe
Braghina	C	Balkans	Mourvèdre	C	Sud Europe
Cabasma alba	C	Balkans	Muscadelle	C	France
Cabernet franc	C	France	Muscat à petits grains	C	Balkans
Cabemet-Sauvignon	C	France	Muscat d'Alexandrie	D	Balkans
Cardinal	T	Obtention	Muscat de Hambourg	T	Balkans
Carignan	C	Sud Europe	Ohanes	T	Sud Europe
Carla	T	Obtention	Olivette noire	T	Balkans
Chardonnay	C	France	Ora	T	Obtention
Chasselas	D	France	Pamid	C	Balkans
Chatus	C	France	Parellada	C	Sud Europe
Chenin	C	France	Perle de Csaba	T	Obtention
Cinsaut	D	Sud Europe	Perlette	T	Obtention
Clairette	C	Sud Europe	Pinot noir	C	France
Colombard	C	France	Plavaï	C	Balkans
Cot	C	France	Posip	C	Balkans
Crimposie	C	Balkans	Pozsonyi feher	C	Europe centrale
Crujillon	C	Sud Europe	Prima	T	Obtention
Crvena slaubadic	C	Balkans	Red Globe	T	Obtention
Danlas	T	Obtention	Ribol	T	Obtention
Danuta	T	Obtention	Riesling	C	Europe centrale
Dolosata	C	Balkans	Romaico	C	Balkans
Enfariné	C	France	Roussanne	C	France
Fernao Pires	C	Sud Europe	Sangiovese	C	Sud Europe
Frankenthal	D	Europe centrale	Santa Paula	T	Balkans
Furmint	C	Europe centrale	Sauvignon	C	France
Gamay	C	France	Sémillon	C	France
Gewurztraminer	C	Europe centrale	Serénèze de Moiran	C	France
Gorgollosa	C	Sud Europe	Servant	D	Sud Europe
Gouget noir	C	France	Sugra 5	T	Obtention
Grenache noir	C	Sud Europe	Sylvaner	C	Europe centrale
Grolleau	C	France	Syrah	C	France
Gros Manseng	C	France	Tannat	C	France
Gueuche blanc	C	France	Tempranillo	C	Sud Europe
Harsevelu	C	Europe centrale	Terret gris	C	Sud Europe
Italia	T	Obtention	Tinta Pinheira	C	Sud Europe
Jaen	C	Sud Europe	Tinto Cao	C	Sud Europe
Jurançon noir	C	France	Turrundes	C	Sud Europe
Kadarka torök	C	Europe centrale	Ugni blanc	C	Sud Europe
Koritsanos rouge	C	Balkans	Vermentino	D	Sud Europe
Kouroupitsa	C	Balkans	Viognier	C	France

2.2. Prospections : caractérisation des stations

Pour chaque station ayant fait l'objet d'une prospection, le site a été caractérisé dans un premier temps par des descripteurs de localisation (région, département, commune, code postal, lieu-dit). Les coordonnées précises des stations ont également été enregistrées à l'aide d'un appareil GPS (Garmin Emap) ; il s'agit de la latitude, la longitude et l'altitude. Dans la mesure du possible des photographies de sites ont également été réalisées.

2.3. Caractérisation morphologique des individus prospectés et récolte de matériel

Tous les sites ne présentant pas de lambrusques ont été éliminés. Seuls les sites d'Alsace et de Poitou-Charentes ont été maintenus. Sur les sites présentant divers types de lambrusques, une sélection a été réalisée pour le choix des individus. Ainsi, nous avons identifié tout individu qui nous paraissait de façon morphologique appartenir à une autre espèce que *Vitis vinifera* (exemple *Vitis riparia* ou *V. rupestris*) ou qui paraissait être un hybride interspécifique. De même, les individus ayant des ressemblances nettes avec des cépages cultivés en France ont été distingués. Les principaux caractères morphologiques sur lesquels s'est basé l'identification sont : l'ouverture du sinus pétiolaire, le nombre de lobes, le nombre, la forme et la taille des dents et le sexe.

Pour chaque individu prospecté, une caractérisation morphologique rapide a été réalisée sur le site (tableau II) complétée par une estimation du développement et de la fertilité des plants, une analyse des fleurs et le cas échéant des baies et une notation des maladies. Des feuilles adultes ont ensuite été collectées et séchées de façon à constituer un herbier. Elles ont ensuite été analysées de façon plus précise au laboratoire pour les caractéristiques de morphologie foliaire (tableau II).

Des jeunes feuilles ont été récoltées en vue de la caractérisation moléculaire. Elles ont été traitées afin d'accélérer leur déshydratation [C.P. Meredith, communication personnelle].

2.4. Analyses moléculaires

Cent cinquante-quatre individus prospectés, choisis au hasard parmi les individus pour lesquels nous avons récolté de jeunes feuilles, ont ensuite été caractérisés à l'aide de treize marqueurs microsatellites. Ces données ont également été comparées à des données microsatellites obtenues auparavant [29] avec sept locus microsatellites communs.

Tableau II : Liste des variables considérées pour la caractérisation des individus et valeurs possibles rencontrées.

Variable	Valeur possible
Nombre d'inflorescences @ *	nul, faible, moyen, important
Sexe @ *	mâle, femelle, hermaphrodites ou femelle, hermaphrodites
Espèce * □	<i>Vitis vinifera</i> , <i>Vitis</i> spp, hybride interspécifique
Sous-espèce * □	<i>Sativa</i> , <i>Silvestris</i> , autre type de lambrusque, inconnue
Date floraison @	date début floraison, approximative
Couleur baie @	
Forme baie @	
Taille baie @	
Vigueur générale @	faible, moyenne, importante, très importante
Hauteur maximum @	en m
Circonférence tronc @	en mm
Présence de poils couchés sur apex	oui / non
Présence de poils couchés sur feuille jeunes	oui / non
Présence de poils couchés sur feuille adulte	oui / non
Intensité poils couchés sur feuille adulte *	en classe: 1, 1-2, 2, 2-3, 3, 3-4, 4, 4-5, 5, 5-6, 6
Présence de poils dressés sur apex	oui / non
Présence de poils dressés sur feuille jeunes	oui / non
Présence de poils dressés sur feuille adulte *	oui / non
Ouverture du sinus pétiolaire *	très ouvert, ouvert, peu ouvert, fermé,
Nombre de lobes *	1, 1-3, 3, 3-5, 5, 7-7 et plus
Pigmentation des nervures @	oui / non
Pigmentation pétiole @	oui / non
Pigmentation rameaux @	oui / non
Forme dents *	pointues, arrondies, crochues
Longueur des dents *	très courtes, courtes, moyennes, longues, très longues
Nombre des dents *	en classe: 1, 1-2, 2, 2-3, 3, 3-4, 4, 4-5 de faible à fort nombre de dents
Maladies * @	maladies éventuellement observées sur les individus analysés

* caractéristiques renseignées uniquement pour les 154 individus caractérisés à l'aide des marqueurs microsatellites.

@ caractéristiques renseignées sur le site

□ caractéristiques déduites de l'analyse morphologique

2.4.1. Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN a été réalisée à l'aide du kit *Qiagen DNeasy 96 plant kit*. Environ 10 mg de matériel sec ont été transférés dans les plaques 96 puits du kit. Un broyage de 2 x 1 min à 20 mvt/s dans un broyeur Reitch a été effectué puis l'extraction a été réalisée en accord avec les spécifications du fabricant. Un volume final d'environ 200 µl d'ADN a été obtenu. L'ADN a été analysé par électrophorèse sur gel d'agarose (1 % d'agarose dans un tampon TBE) et une photographie a été réalisée après coloration du gel au bromure d'éthidium.

2.4.2. Analyse microsatellite

Treize locus microsatellites (VVMD5, VVMD7, VVMD21, VVMD24, VVMD27, VVMD28, VVMD32 [10, 11]; VVS2 [32]; VMC5G11, VVIN78,

VVIP31, VVIP60, VVIQ61 [1]) ont été sélectionnés en fonction de la qualité des profils révélés et de leur position sur différents chromosomes de la vigne [30], sans tenir compte de leur polymorphisme. Une partie des marqueurs (VMC et VVI) n'avaient d'ailleurs encore jamais été utilisés. Leur analyse a été réalisée sur un séquenceur automatique à capillaire ABI3100 (Applied). Pour la réalisation des PCR et l'analyse sur séquenceur, nous avons réalisé des multiplexages : 2 ou 3 locus pour l'amplification ; 6 et 7 locus pour le génotypage. Les conditions de PCR sont les suivantes : cycle d'amplification 4 min 94 °C puis 35 cycles 94 °C 1min, 56 °C 1 min, 72 °C 1 min et 1 cycle 72 °C 6 min.

Dans la mesure où les données sur les 110 cépages cultivés avaient été obtenues par la méthode décrite par This *et al.* [31] par séparation sur gel d'acrylamide et coloration à l'argent, une comparaison a été nécessaire. Afin d'établir la correspondance entre les deux ensembles de données, nous avons donc analysé un certain nombre de témoins, représentant l'ensemble des allèles précédemment observés [29].

2.5. Analyse des données

Les données analysées par AFC concernent 8 variables (nombre de dents, longueur des dents, forme des dents, nombre de lobe, forme du sinus, intensité des poils couchés sur feuille adulte, nombre d'inflorescences, sexe) présentant de 3 à 5 valeurs (tableau II). Ces données ont été codées selon la méthode décrite par Cuisset [14]. Chaque variable a été décomposée en autant de sous-variables, que de valeurs possibles. Chaque individu a ainsi été codé 1 pour la sous-variable correspondant à la valeur qu'il présente et 0 pour les autres sous-variables. Dans le cas de valeurs doubles (par exemple le nombre de lobes, de dents et l'intensité des poils) un 1 a été associé aux deux sous-variables. Le tableau des données ainsi construit comprenait 34 colonnes et 154 lignes. Il a été traité par une analyse factorielle des correspondances à l'aide du logiciel *Statlab*TM v 3.0 (slp Infore, USA). Les coordonnées des individus sur l'ensemble des axes ont été ensuite utilisées pour tester un effet de l'origine sur le regroupement des individus. Pour ce faire, une analyse de variance à une dimension a été réalisée.

Les données moléculaires recueillies sur l'ensemble des 154 puis des 264 individus de l'étude ont été traitées par ACP non normée à l'aide du logiciel *Statlab*TM v 3.0. Pour ce faire, les données moléculaires ont été codées pour chacun des allèles présents dans l'échantillon : 0 pour l'absence, 1 pour les individus hétérozygotes et 2 pour les individus homozygotes. Cette opération transforme les données en données quantitatives discontinues et l'utilisation d'une ACP non normée se justifie alors dans la mesure où les sommes des données par ligne sont identiques [M. Dauzard, communication personnelle]. Pour l'échantillon des 154 individus de la prospection, la matrice des données comprenait donc 154 lignes et 123 colonnes. Pour l'échantillon des

154 individus plus les 110 variétés cultivées, la matrice comprenait quant à elle 264 lignes et 88 colonnes. De même que pour l'AFC, un test de l'effet de différents facteurs sur la position des individus dans le plan des axes a été réalisé par une analyse de variance à une dimension sur les coordonnées des individus sur l'ensemble des axes des analyses.

3. RÉSULTATS

Cette étude a été réalisée avec trois objectifs principaux : i) effectuer un recensement le plus proche possible de la réalité de la situation de la vigne sauvage en France, ii) réaliser une analyse précise de la diversité au sein du compartiment sauvage et iii) si possible la comparer à la diversité au sein du compartiment cultivé. Les travaux effectués pour atteindre ces trois objectifs sont donc présentés successivement.

3.1. Recensement de la vigne sauvage en France

Un nombre total de 207 stations a été recensé à la fois grâce à la bibliographie et à l'enquête. Les prospections ont ensuite été réalisées en 2001 et 2002, sur 175 d'entre-elles. Neuf régions ont ainsi été prospectées (tableau III) avec cependant une prospection plus importante le long de la chaîne des Pyrénées, en Languedoc et en Corse. Les stations où les individus ont pu être identifiés immédiatement comme des hybrides, des repousses de porte-greffe ou des cépages de *Vitis vinifera* ssp. *sativa* ont été différenciées des stations présentant effectivement des individus à priori sauvages. Parmi les 175 stations, 137 stations se sont donc révélées contenir des lambrusques (tableau III).

Le tableau IV recense l'ensemble des individus prospectés dans les 175 stations visitées. Un total de 517 individus a été recensé. Ce chiffre ne tient pas compte de l'ensemble des individus observés mais uniquement des individus accessibles pour lesquels nous avons pu effectuer des relevés et éventuellement recueillir des données et/ou des feuilles. Parmi ces individus, 330 environ pourraient être des lambrusques sur la base de leur morphologie foliaire et du sexe quand celui-ci a pu être observé. Pour 74 individus, l'identification a toutefois été impossible surtout par manque d'information ou défaut d'accessibilité induisant des difficultés de récolte de feuilles.

Le plus grand nombre d'individus a été observé en Languedoc-Roussillon avec 162 individus dont 126 possibles lambrusques puis dans le Pays Basque, avec 101 individus dont 74 possibles lambrusques. En Corse et en Midi-Pyrénées, nous avons également observé de nombreux individus (tableau IV).

Tableau III : Répartition des stations prospectées par régions, départements et type de vigne identifiées (au moins un individu du type concerné).

	Total	<i>silvestris</i>	Autres Lambrusques	<i>sativa</i>	HPD et PG**	Non déterminé
Alsace						
Haut-Rhin*	22	0	0	0	11	2
Bas-Rhin*	7	3	0	0	1	0
Aquitaine						
Pyrénées-Atlantiques	33	14	20	6	0	2
Corse						
Corse du Sud	10	6	7	2	0	3
Haute-Corse	11	6	4	3	1	4
Franche-Comté						
Doubs	1	1	1	0	0	1
Jura	3	0	0	0	3	0
Languedoc- Roussillon						
Aude	17	13	7	2	2	9
Gard	3	0	2	1	0	0
Hérault	20	6	10	5	2	2
Pyrénées-Orientales	3	3	2	1	0	2
Midi-Pyrénées						
Ariège	19	11	6	3	0	2
Lot	5	0	7	0	4	1
Tarn	2	1	2	0	0	0
Poitou-Charentes						
Charente-Maritime*	18	0	4	5	16	2
Provence-Alpes- Côte d'Azur						
Alpes-Maritimes	1	0	1	0	0	1
Rhône-Alpes						
Ain	1	0	0	0	1	0
Ardèche	1	0	0	0	1	0
Total	175	64	73	28	40	31

* prospections exhaustives de tous les types de vigne en milieu naturel

** hybrides producteurs directs et porte-greffe.

Plutôt que de décrire de façon générale l'ensemble des localisations et des milieux ainsi que les données morphologiques et moléculaires pour les 517 individus prospectés, nous avons choisi de présenter plus en détail ces données pour un sous échantillon de 154 individus analysés plus précisément.

3.2. Analyse d'un sous-échantillon de 154 individus

Un sous-échantillon de 154 individus a été sélectionné au hasard parmi les 250 individus pour lesquels nous avons récolté de jeunes feuilles. Ces individus sont originaires de 4 régions administratives principales : Aquitaine, Corse, Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées (tableau IV) et proviennent de 55 stations de la prospection. La différenciation Languedoc-Roussillon et Midi-Pyrénées est cependant parfois arbitraire car certaines vignes de ces deux groupes sont distantes de quelques kilomètres seulement. On peut donc considérer 3 zones de prospections. Comme pour l'ensemble de l'échantillon, le nombre moyen d'individus par station est de 3. La population la plus importante totalise 10 individus ; il s'agit de la station Col de la Croix (Corse).

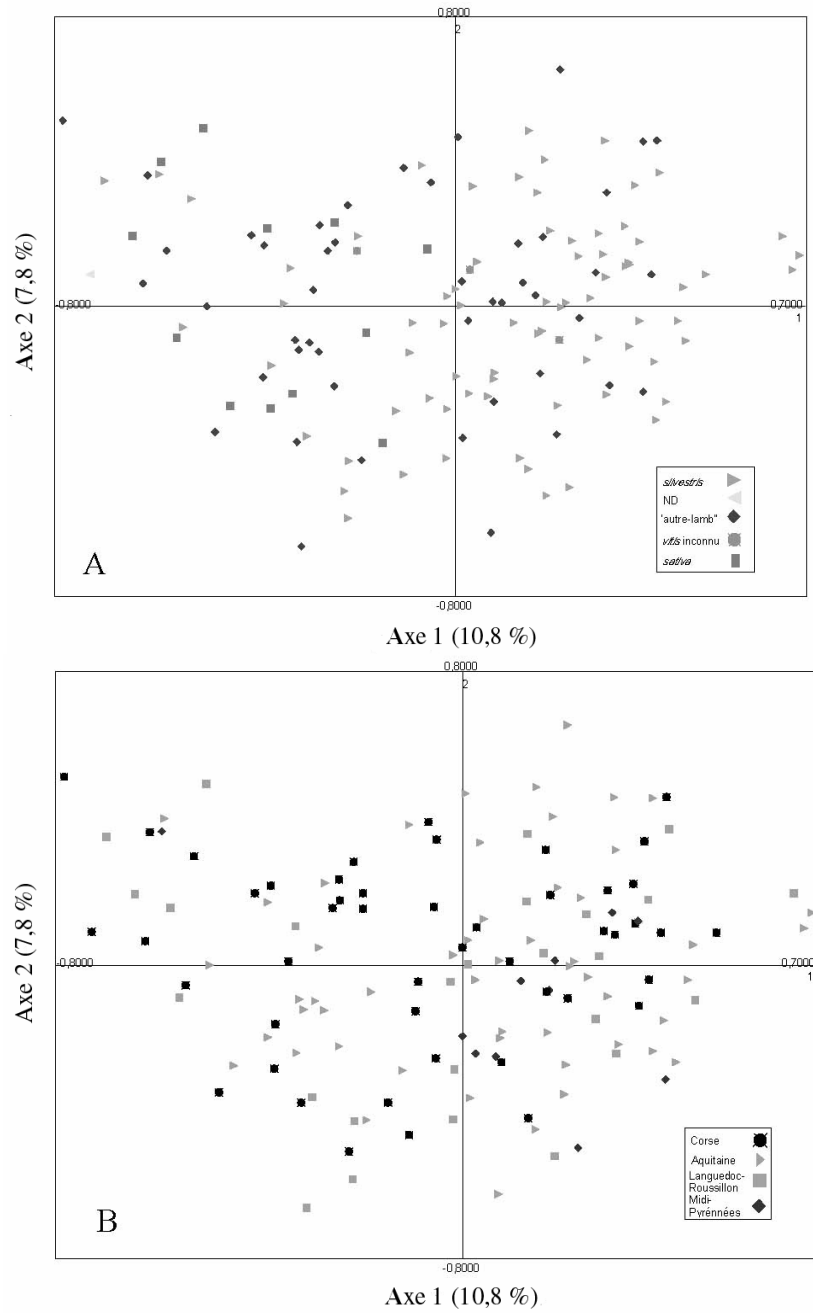
Tableau IV : Répartition des 517 individus prospectés par régions, départements et types de vigne identifiés. Les 154 individus analysés sont notés entre parenthèse.

	Total	<i>V. v. silvestris</i>	Autres Lambrusques	<i>V. v. sativa</i>	HPD et PG	Non déterminé
Alsace						
Haut-Rhin	43	10			19	14
Bas-Rhin	1				1	
Aquitaine						
Pyrénées-Atlantiques	101 (57)	30(23)	44 (28)	9 (5)		18 (1)
Corse						
Haute-Corse	33 (25)	15 (12)	10 (5)	5 (6)	1 (1)	2 (1)
Corse du Sud	38 (30)	14 (12)	17 (13)	3 (1)		4 (4)
Franche-Comté						
Doubs	16	3	4			9
Jura	15				15	
Languedoc-Roussillon						
Aude	60 (18)	38 (17)	11 (1)	3	2	6
Gard	4		3	1		
Hérault	77 (8)	35 (3)	21 (2)	10 (2)	2	9 (1)
Pyrénées-Orientales	21 (4)	4 (2)	14 (2)	1		2
Midi-Pyrénées						
Ariège	36 (12)	20 (12)	9	3		4
Lot	9		1		7	1
Tarn	21	12	7			2
Poitou-Charentes						
Charente-Maritime	47		6	8	30	3
Provence-Alpes- Côte d'Azur						
Alpes-Maritimes	3		2			1
Rhône-Alpes						
Ain	2				2	
Ardèche	1				1	
Total	517 (154)	181 (81)	149 (51)	43 (14)	80 (1)	74 (7)

Les vignes ont été observées dans tous types de paysages, aussi bien sur le littoral (en Corse et Pays basque) qu'en montagne (Corse). Les lambrusques extériorisent pleinement le caractère de liane de la vigne : elles ont toutes été observées sur la frondaison d'arbres ou d'arbustes, quelques fois jusqu'à une vingtaine de mètres de hauteur, souvent dans des formations boisées ou forêts (60 individus) ou des haies en bordure de route ou de parcelle (54 individus). Les autres individus ont été observés soit dans le maquis (Corse) soit dans la garrigue (Languedoc, Midi-Pyrénées). La quasi-totalité des vignes prospectées ont été observées à proximité d'un cours d'eau (de 0 à une centaine de mètres), ruisseau ou torrent.

3.2.1. Analyse morphologique

Parmi les 154 individus, 14 ont été retirés de l'analyse morphologique car ils présentaient de trop nombreuses données manquantes. Les données morphologiques ont été traitées par AFC. Le plan des axes 1 et 2 de l'AFC, représentant respectivement 10,8 % et 7,8 % de la variabilité totale est présenté en figure 1.



Figures 1 A et B : Résultats des AFC effectuées sur les données morphologiques. Projection des 140 individus sans données manquantes sur le plan des axes 1 et 2 de l'AFC. A : Les codes correspondent au type des individus. B : Les codes correspondent à l'origine géographique des individus.

Une distinction avait été réalisée *a priori* sur la base de la morphologie générale de la feuille et du sexe (voir § 2.). Nous avons défini des individus présentant un morphotype plutôt *sativa* ou plutôt *silvestris* ou intermédiaire (autres lambrusques notées « autre-lamb ») : les individus *silvestris* présentent un sinus plutôt ouvert à très ouvert, une feuille plutôt entière (feuilles présentant 1 à 3 lobes) et un nombre important de dents courtes (tableau V).

Tableau V : Répartition des principaux caractères morphologiques observés en fonction du type de vigne (154 analysés).

	<i>silvestris</i>	Autres Lambrusques	<i>sativa</i>	HPD et PG	Non défini
Sexe (OIV 151)					
Hermaphrodite	0	0	1	0	0
Femelle <i>ou Herm.</i>	3	9	5	0	0
Femelle	11	9	0	1	2
Mâle	47	11	0	0	2
Non décrit	14	22	9	0	7
Ouverture du sinus pétiolaire de la feuille adulte (OIV 079)					
Très ouvert	44	14	1	0	3
Ouvert	26	30	9	1	5
Peu ouvert	3	4	2	0	2
Fermé	1	2	1	0	1
Non décrit	1	4	2	0	4
Nombre de lobes de la feuille adulte (OIV 068)					
1 et plus	46	22	2	0	3
3 et plus	24	23	6	1	1
5 et plus	3	5	5	0	1
Non décrit	1	4	2	0	4
Forme des dents de la feuille adulte (OIV 076)					
Arrondies	29	11	2	0	1
Rectilignes	30	30	9	1	4
Crochues	15	5	0	0	0
Non décrit	1	4	4	0	1
Longueur des dents de la feuille adulte (OIV 078)					
Très longues	0	0	2	0	0
Longues	4	10	3	0	1
Moyennes	26	21	4	0	3
Courtes	23	14	1	1	2
Très courtes	20	5	1	0	1
Non décrit	2	4	4	0	4
Taille des dents de la feuille adulte (OIV 077)					
Très grande	0	0	0	1	0
Grande	9	13	1	0	1
Moyenne	32	25	7	0	2
Petite	26	8	3	0	2
Très petite	6	4	0	0	0
Non décrit	2	4	4	0	4
Densité des poils couchés face inférieure de la feuille adulte (OIV 084)					
Très forte	5	5	3	1	4
Forte	8	10	2	0	0
Moyenne	26	15	4	0	0
Faible	19	10	2	0	1
Très faible	10	7	0	0	0
Non décrit	7	7	4	0	3

Les analyses AFC permettent quant à elle d'observer sur l'axe 1 un gradient entre les individus *sativa* (plutôt regroupés sur les valeurs négatives) et les individus *sibestrís* (plutôt regroupés sur les valeurs fortes). Les individus « autre-lamb » se retrouvent quant à eux sur l'ensemble du nuage (figure 1 A). L'axe 1 est principalement expliqué par les variables nombre de lobe et longueur des dents et oppose les valeurs nombre de lobe 5 et nombre lobe 1, dents longues et dents courtes. L'axe 2 quant à lui est principalement expliqué par les sous-variables : nombre de dents élevé, faible intensité des poils couchés et sinus pétiolaire ouvert, le sexe femelle et le nombre de lobe important.

Par contre le regroupement des individus dans ce plan est très peu lié à l'origine géographique des individus (effet significatif à 0,5 % de l'origine uniquement sur les axes 3, 4, 7 et 20) (figure 1 B).

Un caractère a plus particulièrement retenu notre attention, le sexe. Pour les 84 individus pour lesquels le sexe a pu être déterminé, 1 seul était hermaphrodite, tous les autres étaient à sexes séparés avec un net excès de mâles (tableau V). Pour 17 individus, seule la présence de baies avait été observée, attestant de la présence au moins de la partie femelle sans que l'on puisse conclure sur la séparation des sexes. Enfin, pour 52 individus, la période trop précoce ou trop tardive de prospection et/ou l'absence d'inflorescences n'ont pas été propices à la détermination du sexe.

3.2.2. Analyse moléculaire

Le tableau VI résume les données pour l'ensemble des 13 locus, pour le nombre d'allèles et leur taille. Le nombre d'allèle révélé dans cet échantillon varie de 3 à 15 selon les locus. Deux locus (Vviq61 et Vvin78) présentent un faible nombre d'allèles. Le pourcentage des individus hétérozygotes varie de 0,27 à 0,77 selon les locus. Pour un individu donné, le taux d'hétérozygotie calculé sur les 13 locus varie de 0,23 à 1.

Tableau VI : Résultats de l'analyse microsatellite de l'échantillon des 154 individus prospectés.

Locus	Nombre allèles	Taille min	Taille max	% hétérozygotie moyen des individus
VMC5G11	10	129	167	0,30
VVMD28	15	216	276	0,77
VVMD27	10	176	204	0,50
VVMD 21	7	241	263	0,49
VVIp60	11	303	330	0,77
VVMD5	8	223	238	0,68
VViq61	3	358	364	0,66
VVip31	13	162	198	0,72
VVMD32	11	239	271	0,66
Vvin78	3	157	162	0,27
VVMD24	8	204	216	0,66
VVS2	11	131	155	0,68
VVMD7	13	233	266	0,65

L'ACP non normée effectuée sur les données moléculaires des 154 individus révèle une structuration relativement prononcée en fonction de l'origine géographique et du type de vigne. On observe notamment un effet extrêmement significatif ($< 0,01\%$) de la région d'origine sur les coordonnées des individus sur les axes 1, 5, 6, 15 et 20. De même, on observe un effet très significatif du type (*sihvestris*, « autre-lamb », *sativa*) sur les axes 1, 2, 8 et 12.

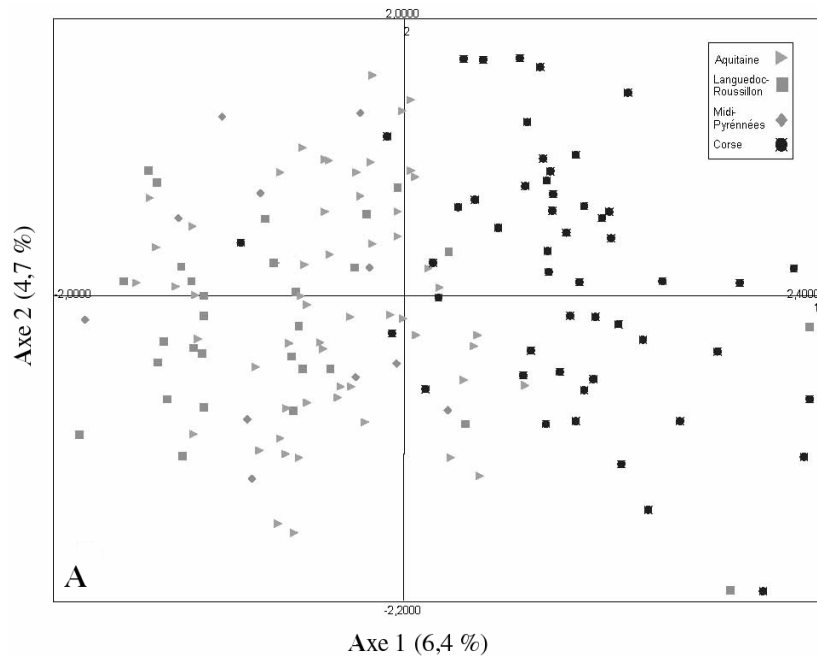
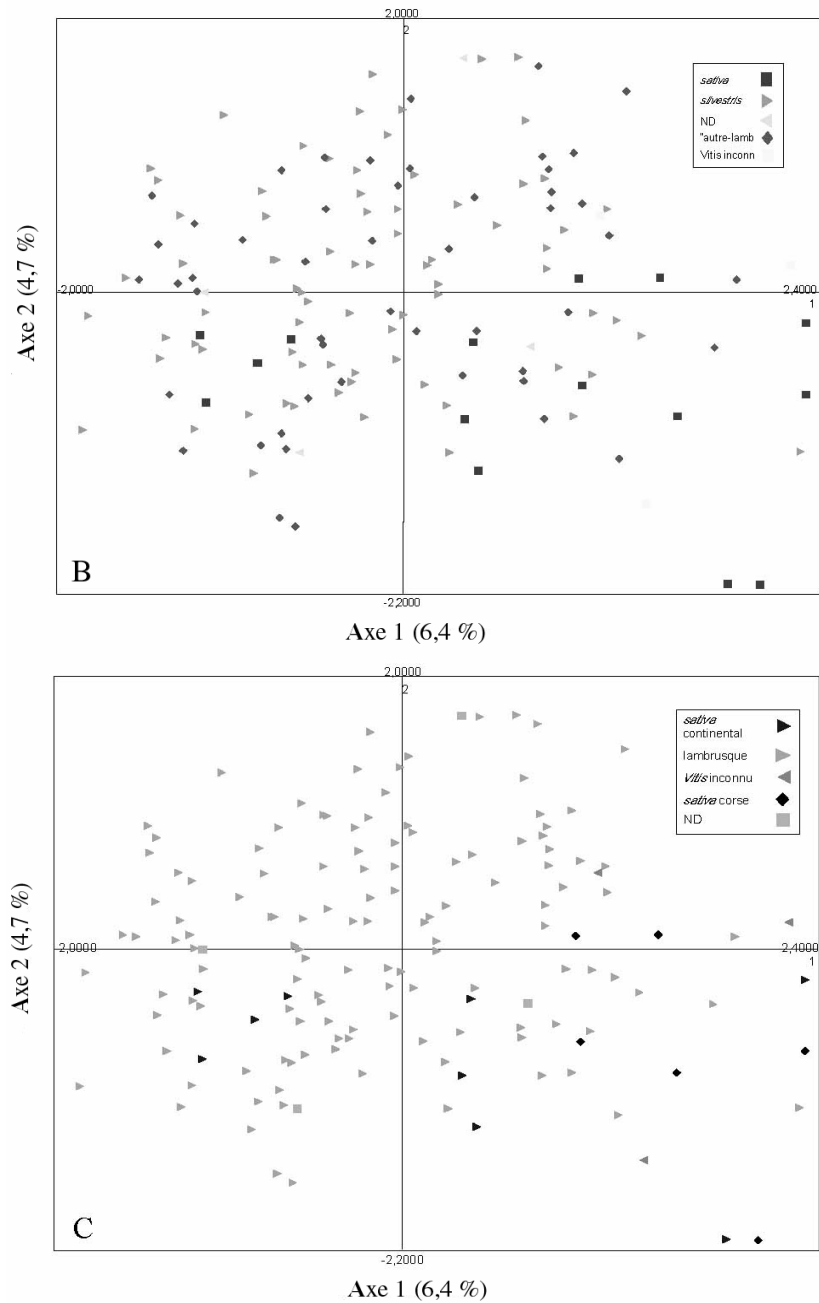


Figure 2 A : Résultats des ACP non normées effectuées sur les données des 13 locus microsatellites. Projection des 154 individus sur le plan des axes 1 et 2 de l'ACP non normée. A : Les codes correspondent à l'origine géographique des individus.

À titre d'exemple, la figure 2 présente la projection des individus dans le plan des axes 1 (6,4 %) et 2 (4,7 %) de l'ACP non normé ; les individus sont représentés soit en fonction de leur origine géographique (figure 2 A) soit en fonction de leur type (figure 2 B). On observe ainsi une très nette différenciation entre lambrusques corses et lambrusques « continentales ». La différenciation entre individus *sativa* et *sihvestris* est moins nette (figure 2 C), même si un certain nombre des individus *sativa* se retrouvent en périphérie du nuage de point. Cette différenciation n'est cependant pas due à l'origine géographique puisque les individus *sativa*, se positionnent indépendamment de leur origine. Il n'y a par contre aucune structuration nette entre individus *sihvestris* et « autre-lamb » (figure 2 B).



Figures 2 B et C : Résultats des ACP non normées effectuées sur les données des 13 locus microsatellites. Projection des 154 individus sur le plan des axes 1 et 2 de l'ACP non normée. B : Les codes correspondent au type des individus. C : Les individus *sativa* ont été codés en fonction de leur origine géographique.

3.3. Comparaison vignes sauvages / vignes cultivées

Notre échantillon de 154 vignes issues de prospection a été comparé avec un échantillon de variétés de vignes cultivées originaires de différentes régions : France, Europe du Sud (Espagne, Italie, Pyrénées), Europe centrale et Balkans (tableau I). Dans la mesure où cet échantillon avait été analysé uniquement avec 11 locus microsatellites de la série VVMD, la comparaison a porté sur les 7 marqueurs VVMD communs (VVMD 5, 7, 21, 24, 25, 28, 32).

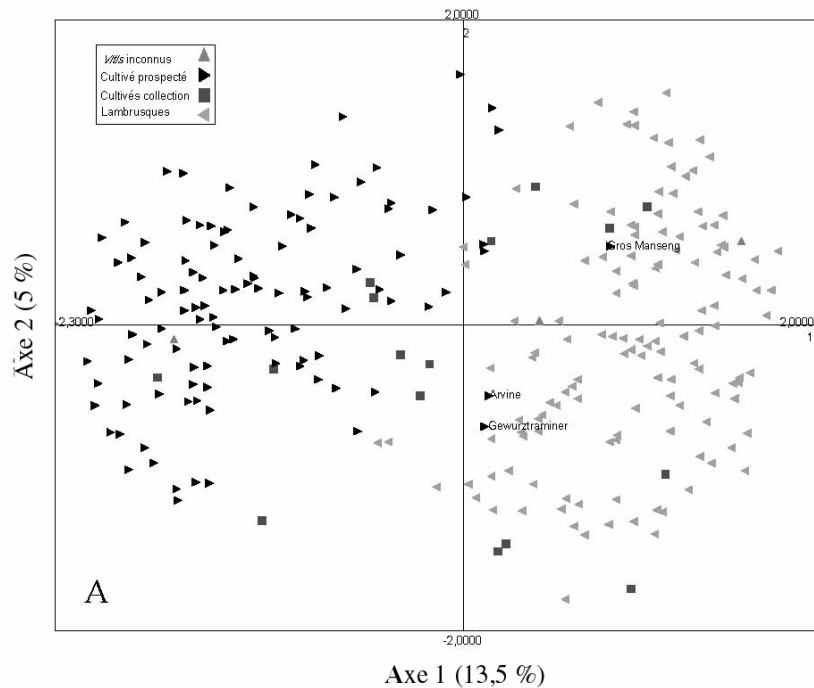


Figure 3 A : Résultats des ACP non normées effectuées sur les données des 7 locus microsatellites. Projection des 254 individus sur le plan des axes 1 et 2 de l'ACP non normée. A : Les individus ont été codés en fonction de leur type.

Une ACP non normée a été réalisée sur ces données. La projection des individus dans le plan des axes 1 (13,5 %) et 2 (5 %), est présentée selon le type des individus (figure 3 A) ou leur origine géographique (figure 3 B).

On observe une très nette différenciation entre les vignes cultivées et les lambrusques (figure 3 A). Quelques individus cultivés se retrouvent cependant dans le groupe des vignes sauvages : il s'agit des cépages Gros Manseng, Arvine et Gewürztraminer. Inversement, quelques-unes des vignes prospectées identifiées comme *sativa* se retrouvent effectivement parmi le groupe des variétés cultivées alors que d'autres restent dans le groupe des vignes sauvages.

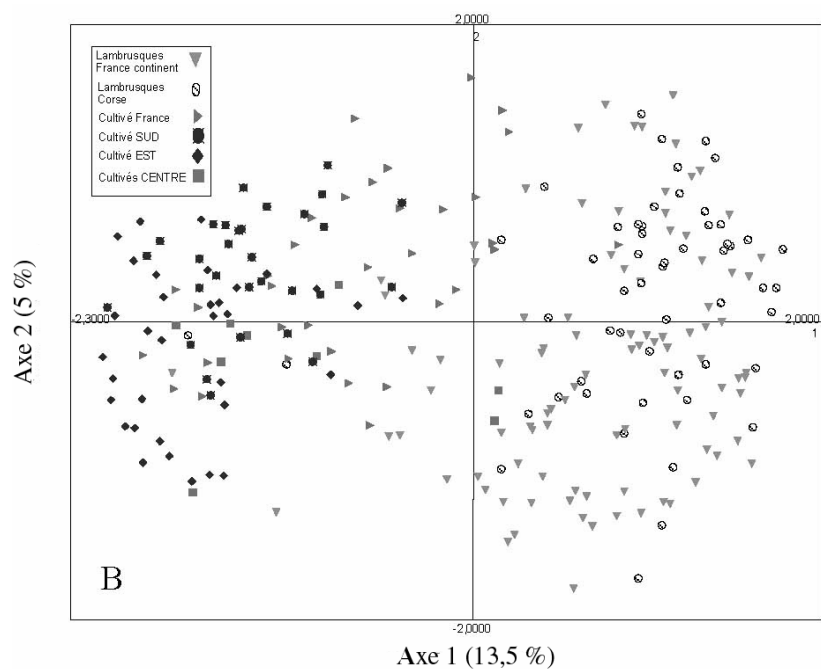


Figure 3 B : Résultats des ACP non normées effectuées sur les données des 7 locus microsatellites. Projection des 254 individus sur le plan des axes 1 et 2 de l'ACP non normée. B : Les individus ont été codés en fonction de leur origine géographique.

Si l'on étudie le regroupement en fonction à la fois du type (sauvage/cultivé) et de l'origine géographique des individus, la situation est également très contrastée (figure 3 B). En effet, concernant le groupe des vignes sauvages, la distinction individus corses / individus « continentaux » est encore très nette. En ce qui concerne les relations entre compartiment sauvage et cultivé, les données montrent que les variétés cultivées originaires de France se retrouvent plus proches des vignes sauvages françaises que les variétés originaires du sud et du centre de l'Europe ou des Balkans.

4. DISCUSSION

Notre étude a donc permis dans un premier temps un recensement plus précis de la vigne sauvage en France. Environ 330 individus que nous pensons être de la vigne sauvage ont été observés principalement en Languedoc, en Corse et le long de la chaîne des Pyrénées.

Ces chiffres ne reflètent pas nécessairement la réalité de la présence de vigne non cultivée sur le territoire français. En effet, de très nombreuses

stations ont été observées dans lesquelles nous avons rencontré une majorité de repousses de porte-greffe ou d'hybrides producteurs directs et, dans une moindre mesure, des variétés de *Vitis vinifera* ssp. *sativa* que nous avons été en mesure de reconnaître. Ces sites correspondent pour la plupart vraisemblablement à d'anciens vignobles abandonnés. De même, nous avons observé un plus grand nombre d'individus probablement sauvages lors des prospections sans avoir pu les atteindre.

Il n'en demeure pas moins qu'il existe à l'heure actuelle en France des zones dans lesquelles nous avons pu identifier de la vigne sauvage (tableau IV).

Les trois régions françaises dans lesquelles nous avons observé le plus de vignes sauvages sont le piémont pyrénéen, le Languedoc et la Corse. Il s'agit également des régions pour lesquelles nous avons eu le plus d'information et où nos prospections ont été les plus soutenues. Aucune vigne sauvage n'a été recensée dans la vallée du Rhône jusqu'à la Camargue, ni dans les Alpes et la Franche-Comté, régions dans lesquelles la vigne sauvage avait été décrite [4], [5]. Si une station majeure a pu être retrouvée dans le Doubs, aucune autre station n'a été visitée lors de notre étude dans ces zones, faute de données précises. Les quelques individus sauvages observés en Alsace sont en fait le résultat d'une réintroduction récente [17]. Aujourd'hui les vignes sauvages présentes dans ces zones semblent être presque exclusivement des porte-greffe ou des hybrides interspécifiques retournés à l'état naturel. Est-ce à dire que la vigne a disparu de l'Est de la France à cause d'une plus forte pression humaine ou climatique ? Il est également possible que notre enquête n'ait pas permis de recenser de façon satisfaisante ces régions françaises.

Avec guère plus de 300 individus prospectés sur le territoire français, la vigne sauvage est donc bien une espèce menacée. De plus, les lambrusques ont souvent été observées soit isolée soit avec un très petit effectif par population. Le nombre moyen par station est en effet de 2,9 sur l'ensemble des individus et de 2,4 pour les possibles lambrusques. Il ne s'agit donc pas à proprement parler de populations au sens génétique du terme. Quelle est l'évolution de ces peuplements ? Sur le terrain, lors de nos prospections, nous n'avons à aucun moment, excepté peut-être une station, observé d'individus issus de semis. Il n'en demeure pas moins que certaines vignes rencontrées sur le terrain n'étaient guère plus âgées que d'une dizaine d'années. Une étude plus précise de quelques stations où les effectifs sont plus importants (Pic Saint Loup, forêt de Grésigne) est en cours pour analyser les flux de pollen et quelques caractéristiques de survie des pépins. Ces données devraient rendre compte de façon plus objective des risques de disparition de ces populations en France, en dehors des risques liés à l'activité de l'homme, qui pour de nombreuses stations grève de façon très importante la survie de la vigne sauvage en France.

L'étude plus précise du sous-échantillon des vignes prospectées a permis de nombreuses avancées dans la compréhension de la diversité de ce compartiment, dans sa structuration et ses relations avec le compartiment cultivé.

En ce qui concerne la diversité au sein des lambrusques, alors qu'il ne semble y avoir aucune structuration géographique nette au niveau morphologique, tout au moins pour les caractéristiques étudiées, une différenciation nette entre lambrusques corses et lambrusques « continentales » est révélée avec les marqueurs microsatellites. Elle ne semble pas être due à une mauvaise caractérisation d'un des deux groupes puisqu'ils sont aussi distants l'un que l'autre des vignes cultivées.

La chaîne des Pyrénées a été considérée comme une zone refuge secondaire pour les vignes sauvages au cours de la dernière glaciation [16]. Il n'avait pas été mentionné la même chose pour la Corse. La différenciation des vignes corses pourrait cependant être due à un effet de fondation ; les variétés introduites dans l'île et présentes à l'état résiduel, n'ont en effet pas été analysées. L'ajout de ces variétés autochtones corses dans l'échantillon devrait permettre de vérifier cette hypothèse.

De même, notre étude a confirmé les premiers résultats [14], [31] concernant la différenciation nette de la sous-espèce *silvestris* par rapport à la sous-espèce *sativa*. On peut cependant noter la présence de quelques cépages cultivés (Gros Manseng, Gewürztraminer et Arvine) dans le nuage des lambrusques. Les Savagnins (le Gewürztraminer est un mutant rose aromatique du Savagnin [7]), le Gros Manseng et l'Arvine peuvent être considérés comme des cépages relativement peu évolués sur la base de leur morphologie, c'est à dire présentant des caractéristiques assez proche de celle des vignes sauvages. Représentent-ils des intermédiaires entre *silvestris* et vignes cultivées ou bien des apparentées (parents ou descendants) des vignes sauvages actuelles ?

Rappelons toutefois que les vignes rencontrées sur le terrain à l'état sauvage peuvent avoir plusieurs origines [20], [21] et représenter ainsi un continuum entre les formes *silvestris* et *sativa*. Il peut s'agir de lambrusques post-culturelles, de lambrusques subspontanées, de lambrusques spontanées coloniales, de lambrusques spontanées autochtones ou de lambrusques spontanées métisses.

Sur la base des données morphologiques, nous avons réalisé une différenciation a priori des individus prospectés. Cette distinction s'est avérée exacte pour quelques individus prospectés supposés *sativa* et qui sur la base de l'analyse moléculaire se retrouvent dans le groupe des vignes cultivées (Cadière A, Espelette 2 et A, Giuncaggio 2, Mucchiatana 1 et 2, Porto-Piana 2, Sourd A). Pour les autres individus supposés *sativa* de même que pour la distinction *silvestris*/ « autre-lamb » nous n'avons pas observé de réelle distinction sur la base des marqueurs moléculaires. Il peut donc effectivement s'agir d'individus *silvestris*, ou

alors nous avons obtenu la preuve d'un continuum entre des deux sous-espèces *sativa* et *silvestris*.

Une différenciation claire est cependant apparue sur le sexe. Une grande partie des individus sauvages prospectés était dioïque et nous avons observé un excès de mâle. On notera que plusieurs individus n'ont pas fleuri lors des deux années de prospection. Les sexes représentent une distinction fondamentale, dans la mesure où l'ensemble des cépages cultivés sont hermaphrodites et que globalement, il est extrêmement rare d'obtenir des individus mâles dans des descendance entre hermaphrodites [13].

Ces résultats confirment cependant de précédents résultats obtenus sur des échantillons plus restreints [14], [31] et confirment bien l'intérêt de ce matériel en tant que ressources génétiques.

5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES : APPLICATIONS EN TERMES DE GESTION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Ce programme a permis de confirmer la rareté de la vigne sauvage en France, sa position particulière et son intérêt en tant que matériel génétique spécifique. Même si le matériel sauvage est en parti issu de croisements anciens avec le compartiment cultivé, il n'en demeure pas moins qu'il s'agit d'un matériel très original.

L'étude plus précise des flux de gènes entre les deux compartiments en cours sera aussi très intéressante pour analyser les risques de contamination du compartiment sauvage par les gènes du compartiment cultivé ainsi qu'une étude plus précise du déterminisme génétique du sexe.

D'ores et déjà, compte tenu des prospections et de la localisation d'une partie non négligeable des vignes sauvages dans des zones à haut risque (haies autour de parcelles ou le long des routes) et de la relative méconnaissance de la présence de vignes sauvages par les gestionnaires des espaces naturels, nous pensons que cette sous-espèce est relativement menacée. Il nous semble donc important de mettre en place une politique de conservation des lambrusques.

Il pourrait s'agir d'abord de la conservation *ex situ* sur un sous échantillon sélectionné de lambrusques, représentant la diversité génétique de ce compartiment, selon les principes de la réalisation de core-collections.

De plus, une politique de conservation *in situ* pour ce taxon doit être discutée de façon globale avec les différents acteurs de la gestion des milieux naturels. Les résultats de nos travaux permettent d'une part de bien identifier les zones à risque (mais aussi les zones potentielles où pourraient être trouvées de nouvelles vignes pour des prospections ultérieures) et une politique de sensibilisation des

différents acteurs de l'aménagement du territoire français et de la gestion des espaces naturels devra alors être engagée.

REMERCIEMENTS

Les travaux réalisés ont été financés par le Bureau des Ressources Génétiques et rendus possible grâce à l'acquisition de matériel financé en partie par l'INRA, l'IRD et la Région Languedoc-Roussillon.

Les auteurs souhaitent remercier les différents instituts et toutes les personnes qui ont répondu à l'enquête. Enfin, nous remercions tout particulièrement les personnes suivantes pour les indications précises qu'elles nous ont fournies : Arnold C., Boidron R., Bourde L., Carboneau A., Cuisset-Tessier C., Guyot I., Julliard S., Lafranchis T., Lavie P., Parisot C., Plageolles R., Valet J.M., Yobregat O.

RÉFÉRENCES

- [1] Adam-Blondon A.-F., Butterlin G., Chiquet V., Decroocq S., Doligez A., Dumas V., Merdinoglu D., Parra P., Pelsy F., Roux C., This P., Development of a microsatellite marker based map of *V. vinifera* L. Current state of the art, in: Proceeding of New Frontiers in Plant Science and Plant Biotechnology, Toulouse, 5-9 mars 2000.
- [2] Alvarez Arbesú R., Fernández Prieto J.A., Poblaciones silvestres de higueras, vides y olivos en la costa cantábrica. Consideraciones acerca de su origen, *Naturalia Cantabricae* 1 (2000) 33-43.
- [3] Arnal G., Zanré F., Une station de *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris* (C.C. Gmelin Hegi, découverte dans la Bassée. Caractérisation, menaces et protection, *Bull. Ass. Nat. Vallée Loing* 66 (1990) 203-212.
- [4] Arnold C., Situation de la vigne sauvage *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* en Europe, *Vitis* 37 (1998) 159-170.
- [5] Arnold C., écologie de la vigne sauvage, *Vitis vinifera* L. ssp. *silvestris* (Gmelin) Hegi, dans les forêts alluviales et colluviales d'Europe, Thèse de la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel, Neuchâtel, 1999.
- [6] Assirelli I., Directive Habitats 92/43, les forêts alluviales résiduelles de Corse, Institut Universitaire Spécialisé ENVAREM / Agenc, Bastia, 1995, 22 p.
- [7] Balthazard J., Le caractère « baies translucides », signe distinctif entre les cépages Gewürztraminer et Traminer, *Prog. Agric. Vitic.* 5 (1983) 141-142.
- [8] Bourse T., Caractérisation de populations de *Vitis vinifera* L ssp *silvestris* (Gmelin) Hegi, du Pic saint Loup (Hérault) et d'Ariège. Étude des relations entre compartiment sauvage et cultivé, Mémoire de DEA « Ressources phylogénétiques et interactions » USTL, Montpellier, 2000.
- [9] Boursiquot J.-M., Un symbole très fort : les lambrusques en Coteaux du Languedoc. *Progr. Agric. Vitic.* 116 (1999) 436.

- [10] Bowers J.E., Dangl G.S., Meredith C.P., Development and characterization of additional microsatellite DNA markers for grape, *Am. J. Enol. Vitic.* 50 (1999) 243-246.
- [11] Bowers J.E., Dangl G.S., Vignani R., Meredith C.P., Isolation and characterization of new polymorphic simple sequence repeat loci in grape (*Vitis vinifera* L.), *Genome* 39 (1996) 628-633.
- [12] Calò A., Scienza A., Costacurta A., *Vitigni d'Italia*, Calderini edagricole, Bologna, 2001.
- [13] Carbonneau A., Stérilités mâle et femelle dans le genre *Vitis*, *Agronomie* 3(7) (1983) 635-649.
- [14] Cuisset C., Analyse de la variabilité de la vigne par RAPD et microsatellites, Thèse de doctorat de l'ENSA.M, Sciences Agronomiques, option génétique, Montpellier, 1998.
- [15] Danton P., Baffray M., *Inventaire des Plantes Protégées en France*, AFCEV, 1995.
- [16] Fregoni M., *Origines de la vigne et de la viticulture*, Musumeci Editeur, Quart-Val d'Aoste, 1991.
- [17] Fullenwarth I., Les réintroductions de vigne sauvage (*Vitis vinifera* ssp *silvestris* Gmelin) dans les réserves naturelles rhénanes, ENSA de Rennes, Rennes, 1997, 64 p.
- [18] Gamisan J., *La végétation de la Corse*, Edisud, 1999.
- [19] Guerby L., De la vigne sauvage dans la vallée du Salat (Ariège) ? *Le Monde des Plantes* 468 (1990) 13.
- [20] Levadoux L., Les Lambrusques, *Bull. Soc. Hort. Arbo. Bouches-du-Rhône*, (1954) 10-11, 12-15, 19-21.
- [21] Levadoux L., Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann. Amél. Plantes* 1 (1956) 59-118.
- [22] Logothetis B., Recherches sur le *Vitis silvestris* en Grèce, *Progr. Agric. Vitic.* 100 (1983) 57-60.
- [23] Magnol P., La vigne sauvage des forêts, in: *Botanicum monspeliense sive plantarum circa monspelum nascentium index*, Montpellier, 1686 pp. 279-281.
- [24] Martínez de Toda F., Sancha J.C., Wild grapevine characterization in Rioja (Spain), in: *7th Symposium International de Génétique et l'Amélioration de la Vigne*, July 1998, Montpellier. Poster P1.13.
- [25] Ocete, R., Del Tío, R. and Lara, M. (1995) Les parasites des populations de la vigne sylvestre, *Vitis vinifera silvestris* (Gmelin) Hegi des Pyrénées Atlantiques (France). *Vitis*, 34, 191-192.
- [26] Ocete R., Lopez Martinez M.A., Pérez Izquierdo M.A., Arnold C., Ferragut, F., Prospección de los artrópodos fitófagos, auxiliares y enfermedades en poblaciones europeas de vid silvestre, *Vitis vinifera* L. subesp. *silvestris* (Gmelin) Hegi, *Boletín de sanidad vegetal* 26 (2000) 173-186.
- [27] Ocete Rubio R., Lopez Martinez M.A., Pérez Izquierdo M.A., del Tío Moreno R., Lara Benítez M., *Las poblaciones españolas de vid silvestre*, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, 1999, 41 p.
- [28] Perret M., Arnold C., Küpfer G.P., Relationships and genetic diversity of wild and cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) in central Europe based on microsatellite markers, in: *Proceeding of the 7th Symposium International de Génétique et*

- l'Amélioration de la Vigne. Eds. A. Bouquet and J.-M. Boursiquot. Acta Hort. 528, (2000), 155-159.
- [29] Siret R., Etude du polymorphisme génétique de la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) à l'aide de marqueurs microsatellites : application à la caractérisation des cépages dans les vins, Revue des Oenologues (2002) 102.
- [30] Roux C., Claux D., Butterlin G., Chiquet V., Decroocq S., Merdinoglu D., Laucou V., Doligez A., This P., Adam-Blondon A.F., Development of a microsatellite-based *Vitis vinifera* consensus genetic map, in: 10th International Plant and Animal Genome conference, San Diego, 12-16 january 2001.
- [31] This P., Roux C., Parra P., Siret R., Bourse T., Adam A.-F., Yvon M., Lacombe T., David J., Boursiquot J.-M., Caractérisation de la diversité d'une population de vignes sauvages du Pic Saint-Loup (Hérault) et relations avec le compartiment cultivé, Genet. Sel. Evol. 33 (suppl. 1) (2001) S289-S304.
- [32] Thomas M.R., Scott N.S., Microsatellite repeats in grapevine reveal DNA polymorphisms when analysed as sequence-tagged sites (STSs), Theor. Appl. Genet. 86 (1993) 985-990.