

**Le Comminges :
un territoire favorable à la préservation de la vigne sauvage
(*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) ?**

Par FALLOUR Delphine¹, LACOMBE Thierry², CADET Serge¹, TERRAL Jean-Frédéric³, YOBREGAT Olivier⁴

1 : ONF (Office National des Forêts), réseau Habitats-Flore.

2 : UMR AGAP (Unité Mixte de Recherche « Amélioration génétique et adaptation des plantes méditerranéennes et tropicales »), sous les tutelles de : Université de Montpellier, CIRAD, INRAE, et Institut Agro, Montpellier, France.

3 : ISEM (Unité Mixte de Recherche « Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier »), sous les tutelles de : Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE ; et OSU-OREME (Unité Mixte de Service « Observatoire des Sciences de l'Univers – Observatoire de REcherche Méditerranéen de l'Environnement »), sous les tutelles de : Université de Montpellier, CNRS, IRD et INRAE.

4 : IFV (Institut Français de la Vigne et du Vin), V'Innopôle Sud-Ouest, 81310 PEYROLE.

Contexte

La vigne sauvage, ou lambrusque vraie (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (C.C.Gmel.) Hegi, 1925)¹, est l'ancêtre lointain de la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L., 1753 subsp. *vinifera*)² dont la domestication a été initiée dans le sud du Caucase il y a plus de 6 000 ans avant notre ère (TERRAL *et al.*, 2010 ; MCGOVERN *et al.*, 2017 ; BOUBY *et al.*, 2021).

De nombreux génotypes de l'espèce *Vitis vinifera* L., qui présentaient différents caractères agronomiques intéressants, ont été sélectionnés par l'homme. Ils ont ensuite

¹ Afin de simplifier la terminologie, *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (C.C.Gmel.) Hegi, 1925 sera notée *V. sylvestris*

² Afin de simplifier la terminologie, *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* sera notée *V. sativa* (autre synonyme de la subsp.)

été multipliés végétativement (par bouturage et/ou greffage, les variétés sont donc des clones³), transportés, et perpétués dans différents territoires tout au long de l'histoire de la domestication de la vigne.

Aujourd'hui il existe plus de 6 000 variétés (ou cépages) de cette espèce dans le monde, ainsi que d'autres issues de croisements contrôlés avec d'autres espèces du genre *Vitis* (dont notamment des vignes américaines, et plus rarement asiatiques).

La vigne sauvage, seule espèce naturellement présente en Europe occidentale, était autrefois largement répandue (ARNOLD *et al.*, 1998). Cette liane à écologie proche de celle de la clématite blanche (*Clematis vitalba* L., 1753), avec laquelle elle se trouve généralement en sympatrie, nécessite un support ligneux arbustif ou arboré pour pouvoir se développer à l'abri de certains phytophages et maladies. La floraison puis la fructification se font préférentiellement à la lumière, souvent au-dessus de la canopée, ou en lisière.

L'espèce se développe essentiellement dans les milieux forestiers à substrats frais, voire à engorgement temporaire (ripisylve, forêts de pente sur éboulis). La germination et le développement des plantules se faisant préférentiellement à la lumière, la régénération de l'espèce est meilleure dans les forêts naturellement perturbées (création de trouées, mise à nu du substrat par des chablis ou des crues, fréquents respectivement en forêts de pente et en ripisylves).

Parallèlement à la régression de ses habitats naturels, la raréfaction de l'espèce s'est accélérée au XIX^e puis XX^e siècle en lien :

- D'une part, avec l'artificialisation des sols et autres évolutions relatives aux activités humaines (défrichements pour l'habitat humain, destruction des ripisylves pour le développement des infrastructures routières et ferroviaires, conversion en peupleraies, perturbation du fonctionnement hydrologique par enrochement et endiguement, etc.) ;
- D'autre part, avec l'arrivée de maladies et parasites d'Amérique du Nord, surtout à partir du milieu du XIX^e siècle (mildiou, oïdium, et notamment phylloxéra).

Dans le nord-est de la France par exemple, la disparition de différentes populations de vigne a pu être constatée par différentes générations de botanistes (ARNOLD *et al.*, 2005).

³ Les « individus » d'une même variété (ou cépage) sont génétiquement identiques au début de leur multiplication et diffusion. Cependant, la survenue de mutations au cours du temps entraîne des variations qui sont perpétuées : une variété est en fait définie comme un ensemble de clones (BOURSIQUOT et THIS, 1999).

Initialisation du Projet « Vigne sauvage » à l'ONF

La vigne sauvage étant un taxon forestier protégé au niveau national⁴, les gestionnaires forestiers portent une responsabilité importante quant à sa préservation.

Cependant, la distinction entre le taxon sauvage vrai (*V. sylvestris*) et des « échappés de culture » (cépages de vigne européenne, *V. sativa*, y compris certains hybrides complexes, producteurs directs ou porte-greffes américains) est difficile (ANDRE *et al.*, 2020 ; ZDUNIC *et al.*, 2017). Ceci d'autant plus en milieu forestier où les inflorescences et une grande partie (voire la totalité) des feuilles se trouvent dans et au-dessus de la canopée, parfois à plus de 25 m de hauteur.

En 2012, Sébastien Moro, technicien forestier gérant la Forêt communale de Montclar-de-Comminges, découvre plusieurs lianes de vigne lors d'un inventaire réalisé dans le cadre de la révision de l'aménagement forestier (plan de gestion) de cette forêt. Il fait alors appel à des botanistes du bureau d'études Pyrénées-Gascogne de l'ONF, aussi membres du « réseau habitat-flore⁵ » de l'ONF. Une première visite réalisée en 2012, renouvelée en 2013, ne permet pas d'identifier le taxon (aucune inflorescence observée et feuilles essentiellement dans la canopée). Cependant les quelques feuilles accessibles sous la canopée ont une morphologie « compatible » avec le phénotype *V. sylvestris*. En 2014, un chablis crée une trouée (apport de lumière) et rend accessible des rameaux d'une liane de vigne. Une visite en pleine période de floraison permet alors d'observer plusieurs inflorescences d'un même individu mâle. L'inventaire de la population est complété (une quinzaine de pieds connus à ce jour, cependant la prospection serait à étendre à d'autres parcelles). En 2015, l'analyse génétique de 3 individus permettra de confirmer le taxon *sylvestris*.

À la même période, plusieurs collègues du « réseau habitats-flore » sont également sollicités pour identifier des vignes dans des réserves biologiques ou d'autres forêts relevant du régime forestier en différents points du territoire :

- En 2010, Johann Keller observe quelques pieds de vigne dans la Réserve Biologique Intégrale (RBI) de la Dame Blanche (située à quelques kilomètres au nord de Besançon, Doubs). Des prospections complémentaires les années suivantes dans les forêts communales voisines et la Réserve Biologique Dirigée

⁴ Arrêté du 20 janvier 1982 fixant la liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire, modifié par l'Arrêté du 31 août 1995.

⁵ Le « réseau Habitats-Flore » de l'ONF est constitué d'une trentaine de membres du personnel ONF, ayant des compétences spécialisées en botanique et/ou phytosociologie, et disposant d'un nombre de jours définis annuellement pour intervenir en appui aux gestionnaires forestiers sur demande des agences territoriales de l'ONF (dont inventaires en réserves biologiques forestières) ou sur des programmes nationaux d'études spécifiques.

(RBD) de Laissey, en partenariat avec le CBNFC-ORI⁶ et la SBFC⁷, permettront de découvrir d'autres pieds de vigne dont les caractères phénotypiques laissent supposer la présence de populations de vigne sauvage (KELLER, 2013 à 2015). Les forêts jurassiennes seront ensuite plus largement prospectées par Max et Gilles André, accompagnés ponctuellement de Thierry Lacombe : plus de 1 300 pieds de vigne attribués au taxon *sylvestris* y ont été géolocalisés (ANDRE *et al.*, 2018).

- En Champagne humide, suite à l'observation de lianes de vigne dans plusieurs forêts publiques de la Marne, notamment à proximité du lac du Der, des inventaires complémentaires ont été coordonnés par David Pêcheur notamment à partir de 2012. Dans le département voisin de l'Aube, ont également été observés de nouveaux individus à proximité de Nogent-sur-Seine, quelques dizaines de kilomètres en amont de la Réserve Naturelle de la vallée de la Bassée, où subsiste une importante station de vigne sauvage historiquement connue (ARNOLD *et al.*, 2010 ; AGRENABA *et al.*, 2016 ; LAUCOU *et al.*, 2018).

À partir de 2014, le réseau habitats-flore de l'ONF met à disposition une vingtaine de jours répartis entre 5 membres localisés en différents points de la métropole afin d'initier un travail plus important de visite de stations de vigne en forêts publiques, d'analyse bibliographique, et de recherche de caractères phénotypiques pour l'identification des taxons du genre *Vitis* L. La difficulté à disposer de critères pour la distinction sur le terrain du taxon *sylvestris* des autres taxons du genre *Vitis* naturalisés (« échappées de culture » ou vignes férales), nous a amené à rechercher d'autres outils d'identification auprès de partenaires scientifiques et techniques.

En mars 2014, les premiers contacts sont pris auprès de l'INRAE⁸ de Montpellier (notamment auprès de l'UMR AGAP⁹, initialement auprès de Patrice This, puis échanges ultérieurs avec Thierry Lacombe), dont une partie de l'équipe « **Diversité, Adaptation et Amélioration de la Vigne** » travaille depuis plus de 20 ans sur l'identification des cépages et différents taxons du genre *Vitis* à l'aide d'outils de biologie moléculaire (notamment des marqueurs microsatellites).

En mars 2015, un contact est pris également avec l'équipe « Dynamique de la Biodiversité, Anthro-écologie » (DBA) de l'ISEM¹⁰ (Jean-Frédéric Terral) qui

⁶ Conservatoire Botanique National de Franche Comté - Conservatoire Régional des Invertébrés.

⁷ Société Botanique de Franche-Comté.

⁸ L'INRAE (Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'alimentation et l'Environnement) est né le 01/01/2020 de la fusion entre l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) et l'IRSTEA (Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture).

⁹ AGAP (Amélioration Génétique et Adaptation des Plantes méditerranéennes et Tropicales), Unité Mixte de Recherche sous les tutelles de : Université de Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France.

¹⁰ ISEM (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier), Unité Mixte de Recherche sous les tutelles de : Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE.

travaille depuis de nombreuses années, en partenariat avec l'INRAE de Montpellier, sur l'histoire et les processus de **domestication de la vigne européenne** (*Vitis vinifera* L., incluant les sous-espèces *sylvestris* et *vinifera*) depuis le Proche et Moyen-Orient jusqu'en Europe occidentale, au travers des données **archéologiques et archéobotaniques** notamment. JF Terral coordonne en outre deux tâches d'observation de l'**OSU-OREME**¹¹ sur le suivi à long terme de traits morphologiques et de la phénologie d'individus sauvages de la population du Pic-St-Loup (Hérault) (TO vigne sauvage) et de la pollinisation anémophile de la vigne (TO Suivi de la pollinisation de la vigne sauvage et cultivée), respectivement.

En juin 2016, une nouvelle réunion entre des membres du réseau habitats-flore de l'ONF et les chercheurs de l'UMR AGAP, et de l'ISEM / OSU-OREME, permettra de préciser le contenu d'une convention de partenariat entre ces différents organismes.

L'objectif principal de ce projet pour l'ONF est de pouvoir **identifier les vignes** présentes au sein **des forêts publiques**, afin de pouvoir adapter la gestion en cas de présence de vigne sauvage (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*), et **préserver** en conséquence le **taxon** et son **habitat**. Parallèlement, est visée une amélioration de la connaissance de la biologie, de la dynamique et de l'habitat du taxon.

Pour l'UMR AGAP et l'ISEM, ce projet est une possibilité d'extension des connaissances sur de nouvelles populations de vigne sauvage dans la métropole, pouvant contribuer à d'autres programmes de recherche en cours, et de valoriser de nombreuses données inédites de présence de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* en France. Ce partenariat permettra aussi de faciliter les contacts avec les gestionnaires des forêts hébergeant de la vigne sauvage (et autres vignes).

Globalement le projet vise à partager, et à faire connaître, les **outils d'identification de la vigne sauvage** (et plus largement du genre *Vitis*), ainsi que les nouvelles connaissances sur la biologie et l'écologie du taxon, tout en rationalisant les efforts de prospection et de validation des données.

Caractérisation de la vigne sauvage

Pour l'identification de la vigne sauvage, par rapport à d'autres taxons du genre *Vitis*, une sélection de critères phénotypiques et de marqueurs moléculaires a été révisée et précisée collégalement par un ensemble de chercheurs européens ces dernières années

¹¹ OSU-OREME (Observatoire des Sciences de l'Univers – Observatoire de REcherche Méditerranéen de l'Environnement : <https://oreme.org/>)

(ZDUNIC *et al.*, 2017). D'autre part, un ouvrage récent présente les principaux taxons pouvant être observés en milieu naturel en métropole (ANDRE *et al.*, 2020).

Les principaux critères sont présentés dans la Figure 1a issue de THIS *et al.* 2006, ainsi que par quelques photos en Figure 1b.

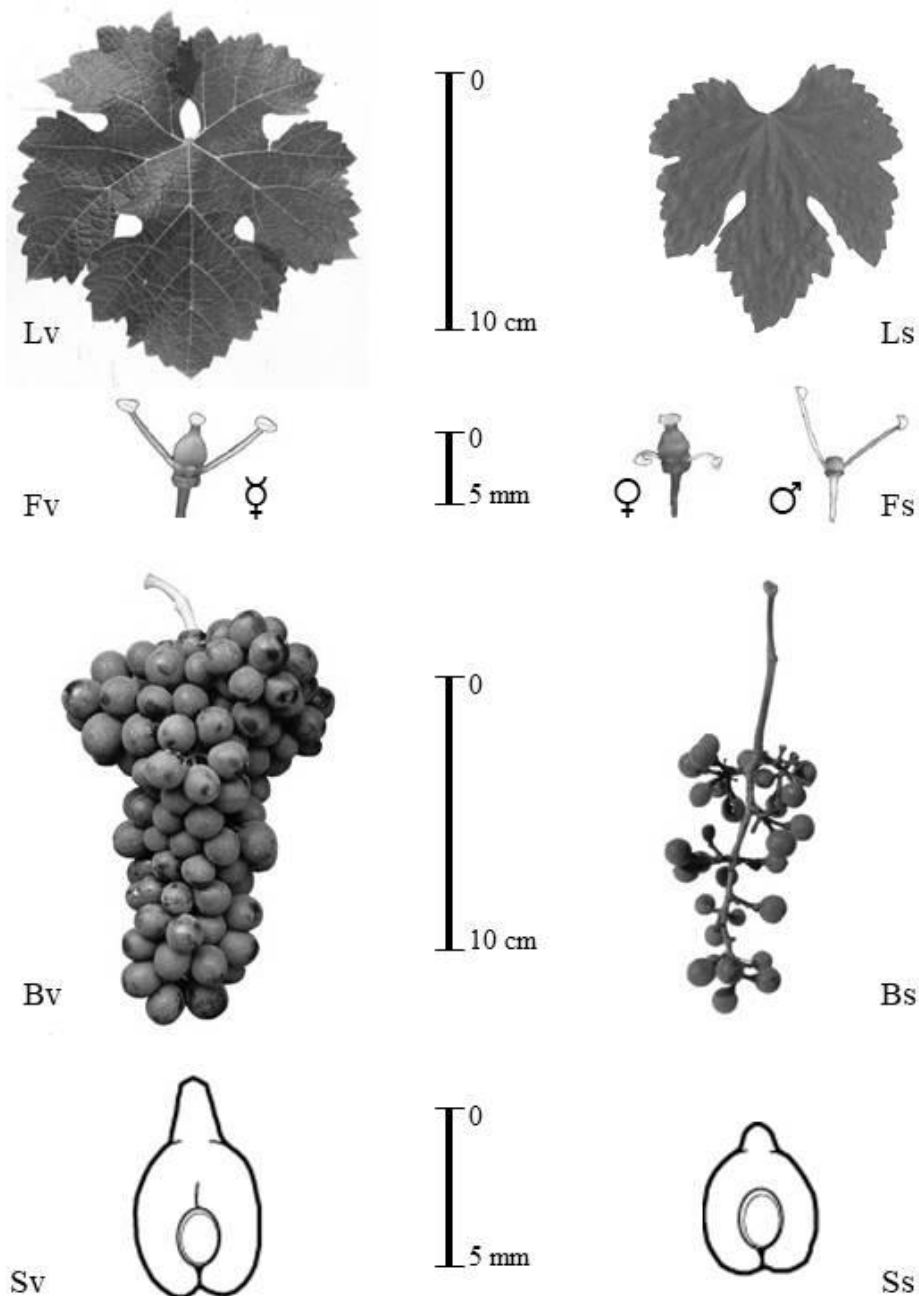


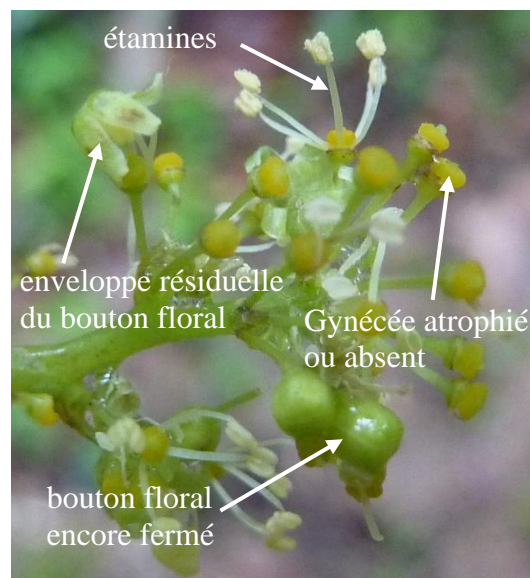
Fig. 1a : principales différences morphologiques entre *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* (v) et *Vitis vinifera* subsp. *silvestris* (s). Limbe de la feuille adulte (L) ; coupe de fleur à l'anthèse (F) ; grappe à maturité (B) et pépin à maturité (S).
Crédit illustration : J.P. Bruno (Lv, Fv, Fs, Bv) et T. Lacombe (Ls, Bs, Sv, Ss).
(modifié de This, Lacombe and Thomas 2006)

Vigne sauvage : *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*

Pieds mâles et pieds femelles séparés (dioécie). Inflorescences mâles à gynécée atrophié ou absent. Inflorescences femelles à étamines rétroscées non fonctionnelles.



Inflorescence mâle
(étamines bien développées, gynécée atrophié)



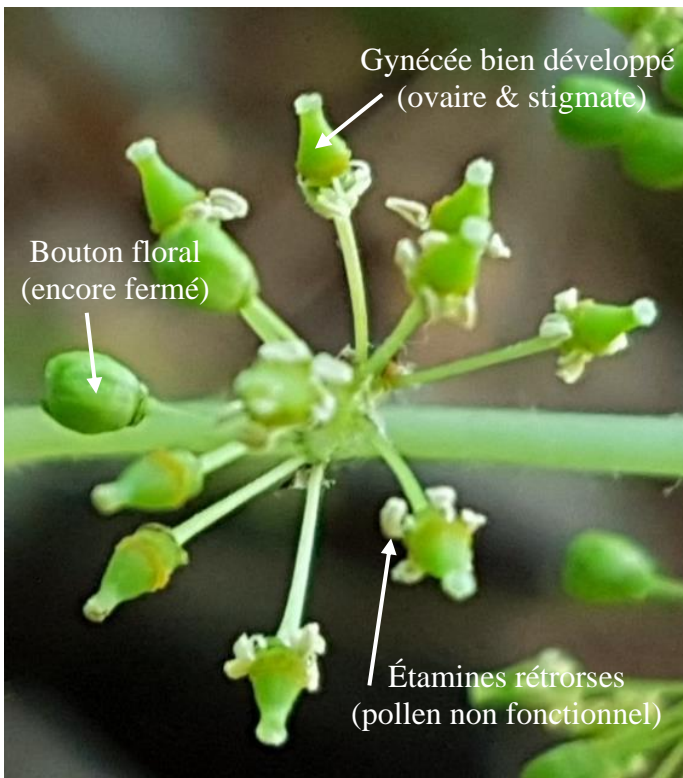
Fleurs mâles



Individu mâle : Miramont-de-Comminges (31)



Inflorescence femelle (stade floraison) de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*,
Miramont-de-Comminges (31)



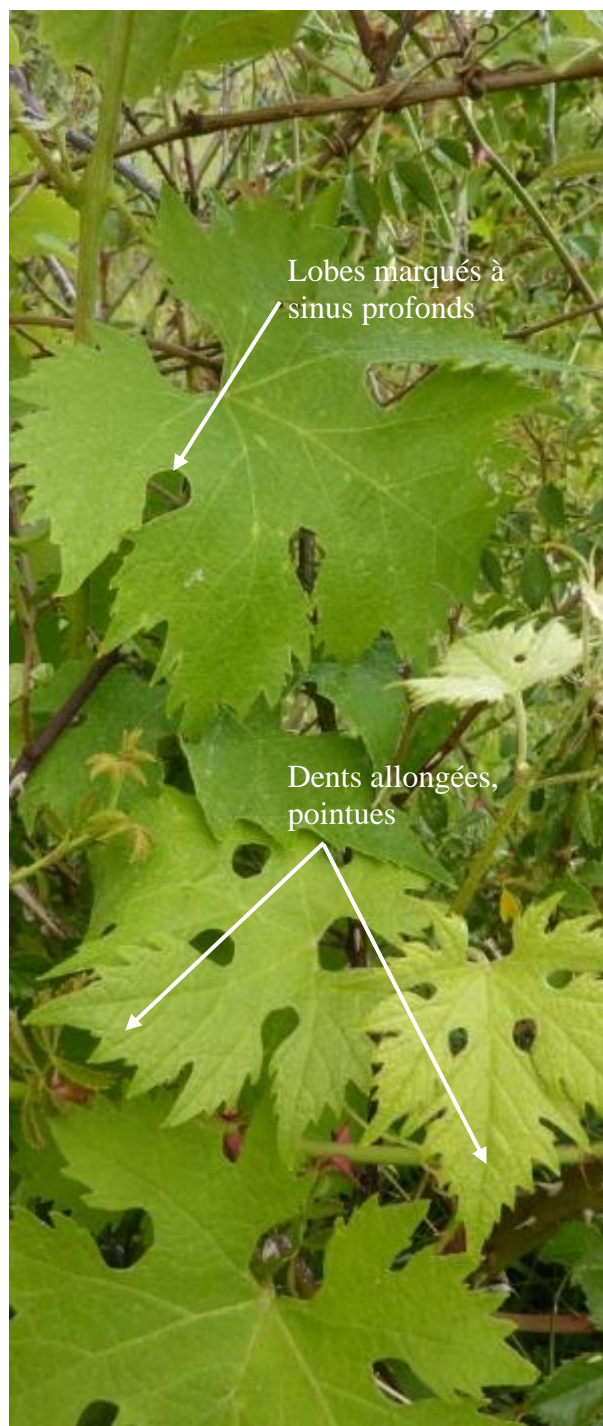
Fructification d'un individu femelle
(grappes courtes, peu denses, à maturation très hétérogène)
à Miramont-de-Comminges (31)

Vigne cultivée : *Vitis vinifera* subsp. *sativa*
(ou hybrides complexes de *Vitis* L.)

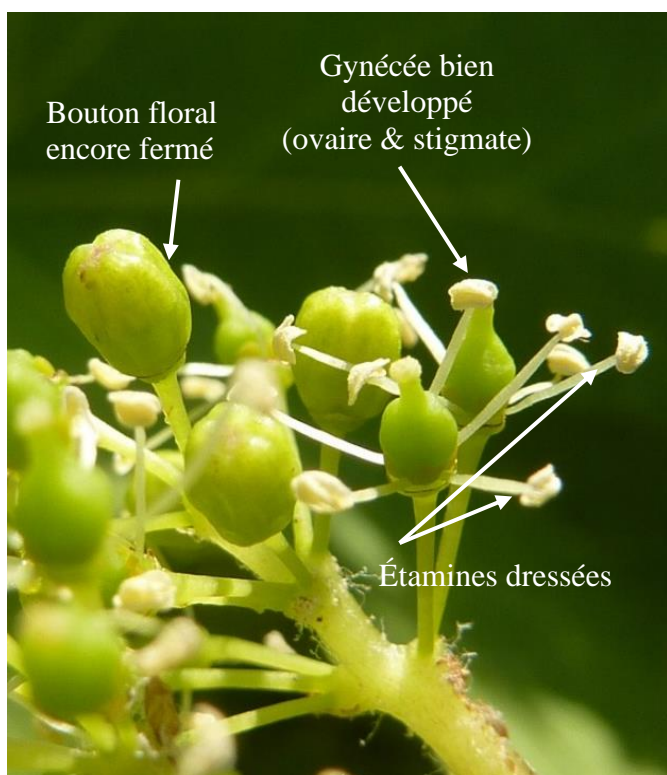
Inflorescences hermaphrodites (fleurs à la fois mâles et femelles), gynécée et étamines bien développés, fonctionnels



Inflorescence à fleurs à la fois mâles (étamines) et femelles (gynécée bien développé)



Cultivar « ensauvagé » dans une haie, Sepx (31)



Flours hermaphrodites

Fig.1b : Principales différences morphologiques entre la vigne cultivée et la vigne sauvage



À gauche liane de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (couleur brun sombre, desquamation par longues écailles étroites) ; à droite liane de *Clematis vitalba* (couleur claire, desquamation par longs filaments entre deux nœuds ou au-delà)

La sous-espèce *sylvestris* se distingue des cépages de *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* essentiellement par son caractère dioïque, alors que la quasi-totalité des cépages actuels sont hermaphrodites¹² (caractère sélectionné par le processus de domestication, permettant d'obtenir un meilleur taux de fécondation). Chez *sylvestris*, les fleurs d'un individu mâle développent 5 étamines à filet dressé, entourant un gynécée atrophié ou absent. Les fleurs d'un individu femelle développent un gynécée de plusieurs mm entouré d'étamines non fonctionnelles (production de pollen non fécond, sans ouverture ; GALLARDO *et al.*, 2009 ; CAPORALI *et al.*, 2003 ; COITO *et al.*, 2019) à filets rétrorses (étamines réflexes), tandis que chez un cépage hermaphrodite de *Vitis vinifera* subsp. *vinifera*, les fleurs présentent à la fois un gynécée bien développé, entouré (et souvent dépassé) de 5 étamines à filet dressé et à déhiscence extrorse.

Le caractère dioïque conduit à un taux de fécondation souvent incomplet, voire faible en l'absence d'individu mâle suffisamment proche pour polliniser les fleurs femelles. Les grappes sont en conséquence généralement peu denses en baies et présentent de nombreuses fleurs « avortées » (non fécondées) persistant jusqu'à la chute des grappes. Celles-ci sont par ailleurs de petite taille (< 10 cm), de même que les baies (< 1 cm) de couleur noir violacé. La maturation des baies est typiquement très hétérogène chez la vigne sauvage (alors que ce caractère a été sélectionné pour être homogène chez les cépages) : en fin d'été, on trouve à la fois des baies matures (noires) et de jeunes baies vertes, ainsi que différents stades intermédiaires. Les pépins sont de forme arrondie avec un bec court, alors que la sélection a conduit à une forme allongée des pépins, avec un bec plus long, chez les cépages. C'est ce caractère qui est utilisé en archéobotanique pour retracer l'histoire de la domestication de la vigne (TERRAL *et al.*, 2010 ; BOUBY *et al.*, 2013).

La morphologie foliaire aide également à distinguer la vigne sauvage de certains cépages. Cependant, la variabilité entre individus, et au sein même d'un individu, est très importante en fonction de l'âge de la feuille, de sa position sur les sarments, de son exposition au soleil, etc. D'une manière générale, on peut toutefois souligner un sinus pétiolaire en majorité ouvert, et des feuilles souvent peu lobées (1 à 3 lobes peu marqués, voire 5, à sinus latéraux peu profonds sur une majorité de feuilles). En cas de présence de feuilles à 5 lobes, ceux-ci, et notamment les basaux (pétiolaires) ne se chevauchent pas (contrairement à certains cépages).

Mise en collection (en conditions culturelles homogènes), à côté d'autres cépages, la vigne sauvage, outre une production beaucoup plus faible en raisin, développe une architecture « sauvage » avec des rameaux qui restent fins, longs, à port retombant et

¹² Quelques cépages dioïques archaïques ont pu perdurer dans de petites cultures vivrières à encépagement peu sélectionné, ou dans des collections.

s'accrochant mal au palissage (difficiles à contraindre), faisant apparaître l'intérêt de plusieurs millénaires de sélection.

Sur le terrain, seuls des ampélographes expérimentés peuvent reconnaître la vigne sauvage et différents cépages en cumulant de très nombreux caractères phénotypiques (les cépages sont caractérisés par plus de 100 traits ampélographiques retenus par l'Organisation Internationale de la vigne et du vin ; OIV, 2018¹³). Cependant, en milieu forestier, certains caractères essentiels, comme la dioécie ou l'aspect des grappes à maturité, sont rarement accessibles (floraison au-dessus de la canopée). D'autre part, pour des cépages « échappés de culture », les conditions hétérogènes du milieu, notamment en termes de lumière et d'humidité, conduisent à une variabilité beaucoup plus importante des feuilles, y compris au sein du même individu, qui ne correspondent plus aux morphotypes décrits par l'ampélographie en conditions de culture.

La détermination du taxon nécessite alors le recours aux analyses génétiques. Ces dernières décennies, une vingtaine de marqueurs moléculaires microsatellites (nucléaires et quelques chloroplastiques) ont été développés pour discriminer différents taxons du genre *Vitis*, jusqu'au rang variété (voir synthèse dans LACOMBE, 2012, et THIS *et al.*, 2006).

Dans le cadre du projet « vigne sauvage », des échantillons de 3 à 5 individus par « population » ont été envoyés pour analyse génétique au laboratoire UMT Géno-Vigne¹⁴ INRAE-IFV à Montpellier. Les profils génétiques obtenus ont ensuite été comparés à l'importante base de données de l'INRAE-IFV qui inclut les génotypes de la majorité des cépages mondiaux connus, ainsi que des porte-greffes américains, et diverses autres espèces de *Vitis* ou hybrides complexes. Cette base de données inclut également des profils génétiques de quelques centaines d'individus de *Vitis sylvestris* provenant de différentes populations d'Europe.

Les résultats renvoyés par le laboratoire indiquent alors si l'échantillon peut être rattaché à un cépage ou porte-greffe connu, ou au contraire si le « profil génétique est inconnu dans la base de données » et s'il « correspond à un profil de type *sylvestris* ». L'échantillon est alors considéré comme appartenant au taxon *sylvestris*. Sont aussi identifiés parfois des individus « métis » (hybridés avec des cépages) ou des individus « inconnus » qui ne peuvent être rattachés à aucun groupe (profil génétique chevauchant plusieurs taxons connus).

¹³ <https://www.oiv.int/fr/normes-et-documents-techniques/description-des-cepages/liste-des-descripteurs-oiv-pour-les-varietes-et-especes-de-vitis-2eme-edition> (édition 2018)

¹⁴ Le laboratoire de l'Unité Mixte Technologique Géno-Vigne® à Montpellier associe l'IFV (Institut Français de la Vigne et du Vin), l'INRAE et Montpellier SupAgro.

Parmi les différents taxons de vigne qui peuvent être trouvés en milieu naturel, il est à noter que les espèces américaines de *Vitis* (dont plusieurs utilisées essentiellement comme porte-greffe) sont également **dioïques**.

Leur morphologie foliaire particulière permet de les distinguer assez facilement de *Vitis vinifera* (DE FOUCAULT & TISON, 2014 ; ANDRE *et al.*, 2020). Cependant, la naturalisation de certains hybrides complexes, ou les possibilités d'introgression entre les différents compartiments sauvage et cultivés (DI VECCHI STARAZ *et al.*, 2009 ; DE ANDRES *et al.*, 2012 ; ZECCA *et al.* 2010 ; CUNHA *et al.*, 2020 ; D'ONOFRIO, 2020 ; GRASSI & ARROYO-GARCIA, 2020), peuvent compliquer la détermination de pieds naturalisés (ANDRE, 2016 à 2020).

Présence de la vigne sauvage en Haute-Garonne

Après les premières observations de vigne dans la Forêt communale (FC) de Montclar-de-Comminges en 2012, et le démarrage du projet « Vigne sauvage », un appel à contribution de données de présence de vigne en forêts publiques a été lancé au niveau national au sein de l'ONF (en 2016). De nouvelles données ont progressivement été signalées par les forestiers de terrain. D'anciennes données de présence de vigne (sans précision sur le taxon) signalées dans des aménagements forestiers, ainsi que la recherche bibliographique, ont également servi à de nouvelles prospections. La connaissance du projet hors ONF a permis en outre d'acquérir de nouvelles données transmises par différents partenaires.

Ainsi, dans le Comminges, après le premier signalement communiqué par Sébastien Moro (auteur d'autres observations ensuite), de nombreuses autres données ont été communiquées par d'autres collègues techniciens forestiers responsables de triages (notamment Daniel Pons, Philippe Cardot), et par des collègues aménagistes (rédacteurs des plans de gestion des forêts), progressivement sensibilisés au repérage des lianes en milieu forestier lors des martelages¹⁵ ou des descriptions de parcelles lors des révisions d'aménagement forestier.

¹⁵ Opération consistant à marquer les arbres destinés à la coupe, à l'aide d'un « marteau forestier » présentant un côté tranchant pour entailler et enlever l'écorce et l'aubier jusqu'au bois, et un côté présentant les initiales AF (pour Administration Française) en relief pour marquer le bois.

Principales populations observées en Haute-Garonne

Site de prélèvement	Analyses génétiques			Nb pieds géolocalisés (GPS)	Nb ind. estimé (1)	Altitude	Diamètre liane	Surface Forêt (ha)
	Nb éch.	V. v. <i>sylvestris</i>	Autres <i>Vitis</i>					
FC de Miramont-de-Comminges	5	5		80 (dont 50 ds P16)	> 200	350-550 m	1 à 8 cm	292
FC de Valentine	1	1		66	> 200	350-550 m	1 à 6 cm	269
FC d'Izaut-de-l'Hôtel	5	5		33	> 40	550-750 m	2 à 10 cm	485
FC de St Pé d'Ardet	2	2		2	(4?)	650 m	1 à 5 cm	154
Génos (prox. St-Pé-d'Ardet)	2	2		8	< 10	550-600 m	1 à 5 cm	
FC d'Encausse-les-Thermes	4	3	1 probable métis <i>sylvestris</i>	35	> 60	500-650 m	1 à 8 cm	285
FC de Labarthe-Rivière	3	3		14	> 20	450-500 m	1 à 5 cm	304
FD Sauveterre-de-Comminges / FC de Payssous	2	1	1 probable métis <i>sylvestris</i>	8	> 10	500-550 m	1 à 6 cm	1334 + 391
Garonne / Galié / FD des Frontignes	1	1		1	1	450 m	15 cm	391
FC d'Escanecrabe	1	1			< 5	250 m	5 cm	96
FC de Figarol	3	3		11	< 15	350 m	1 à 5 cm	61
FC de Mazères-sur-Salat (2)	1	1		10	< 20	300-350 m	3 à 7 cm	45
FC Montclar-de-Comminges	3	3		15	> 20	400-450 m	2 à 5 cm	90
FC Ausseing	1	1		4	> 30	380-480 m	1 à 9 cm	186
FC Palaminy (3)	2	1	1 probable métis <i>sylvestris</i>	15	> 20	300-400 m	1 à 4 cm	100
Roquefort/Garonne (Hautain et haie voisine) (2)	2	1	1 probable métis <i>sylvestris</i>	1	1	350 m		
FC de Grazac	3	3		3	3	250-280 m	3,5 à 5 cm	26
FC de Saiguède	1	1		1	1	280 m	2 à 4,5 cm (3 tiges probable clones)	55
<i>Total général</i>	42	38		227	> 650	250 à 750 m	1 à 15 cm	

(1) Nombre de pieds / individus de vigne estimé par forêt suite à l'observation d'autres lianes non géolocalisées à ce jour, nécessitant un complément d'inventaire, ou inversement, suite au déficit d'observations malgré des efforts de prospection conséquents.

- (2) Données génétiques communiquées par O. Yobrégat (IFV)
 (3) Présence aussi de vigne dans la forêt privée voisine en continuité ouest

Tab.1: Populations de vigne sauvage identifiées en forêts publiques du Comminges.

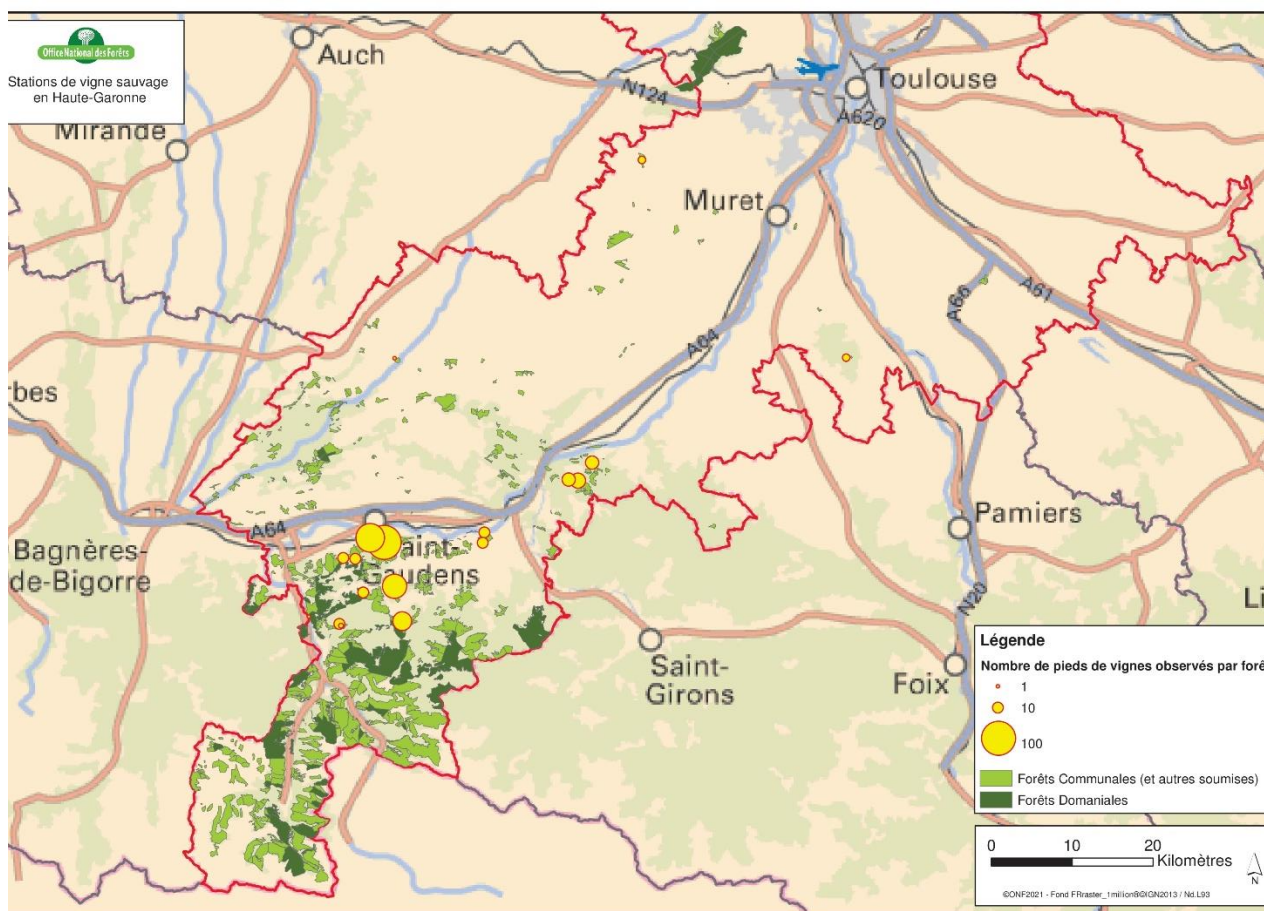


Fig.2 : Localisation des stations de vigne sauvage en Haute-Garonne

Une des principales populations de vigne sauvage connue actuellement se trouve dans le massif forestier situé au sud de St-Gaudens, en rive droite de la Garonne, constitué notamment de la **Forêt communale de Miramont-de-Comminges** (292 ha) et de la **Forêt communale de Valentine**¹⁶ (269 ha).

Dans la **Forêt communale de Miramont-de-Comminges**, un inventaire initié en 2016 dans une parcelle en particulier a permis de répertorier plusieurs dizaines de lianes sur moins de 8 ha (50 pieds géolocalisés à ce jour), dont 5 ont été géotypées comme *V. sylvestris*. Les inflorescences de quelques individus mâles ou femelles ont aussi pu être observées. La parcelle concernée occupe une pente assez forte (50-60%), orientée à l'ouest au-dessus du ruisseau de Gardesse (affluent de la Garonne). S'y développe une chênaie-hêtraie mélangée (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*,

¹⁶ Observations communiquées par l'agent forestier local, Daniel PONS (UT Bas-Comminges).

Fagus sylvatica), sur des colluvions marno-calcaires restant fraîches à humides une grande partie de l'année, avec une sous-strate herbacée et arbustive très dynamique.

Sur l'ensemble des lianes répertoriées, certains groupes proches peuvent correspondre à des clones issus de marcottage. Notamment on peut observer des groupes de lianes développant de nombreuses boucles au sol et des tronçons de lianes courant au sol sur plusieurs mètres, disparaissant et ressortant en divers points. Ces lianes semblent alors être issues d'individus qui auraient perdu leur arbre support – potentiellement à plusieurs reprises – et qui auraient réussi à développer de nouveaux rameaux sur de nouveaux supports.

Dans cette forêt, la population s'avère finalement bien plus importante puisque plusieurs dizaines de lianes ont été observées dans d'autres parcelles (entre 400 et 500 m d'altitude, sur des pentes équivalentes surmontant d'autres ruisseaux affluents de la Garonne), qui se trouvent en outre en continuité avec la FC de Valentine.

Dans la **Forêt communale de Valentine**, près de 100 pieds de vigne ont été récemment répertoriés, dont 1 géotypé comme *V. sylvestris*. Les inflorescences d'un individu mâle ont aussi été observées dans une haie faisant transition entre la lisière de cette forêt et l'étroite ripisylve bordant le ruisseau Le Rieutord, affluent de la Garonne.

Cette forêt n'a été que partiellement prospectée et de nombreux autres secteurs sont potentiellement favorables, de même que dans les autres forêts communales voisines (Rieucazé, Lespiteau, Aspret-Sarrat), où d'autres pieds de vigne ont été signalés par les techniciens forestiers.

Ce sont donc probablement plusieurs centaines de pieds de vigne qui sont présents dans ce massif forestier qui couvre près de 1 000 ha de manière continue. Leur caractérisation reste cependant à préciser, notamment en lisière ou en contact avec des parcelles forestières privées où ont pu subsister des cépages ou des descendants métis de cépages.

Plus au sud, en se rapprochant de l'avant-chaîne pyrénéenne, dans le secteur d'Aspet et des **Frontignes**, au nord des massifs montagneux des pics du Gar et de Cagire, deux autres stations de vigne ont été répertoriées.

La première, en **Forêt communale d'Izaut-de-l'Hôtel**¹⁷ (485 ha), compte une trentaine de pieds sur une surface d'environ 8 ha, dont 5 individus géotypés *V. sylvestris*. Les pieds se répartissent entre 550 et 750 m, sur une forte pente (50 à 70%) surplombant le ravin des Goutes (ruisseau temporaire affluent du Job), dans un peuplement forestier dominé par le hêtre (*Fagus sylvatica*), avec présence de chênes

¹⁷ Observations communiquées par l'agent forestier local Philippe CARDOT (UT Bas-Comminges).

(*Quercus* sp.), charme (*Carpinus betulus*), et diverses essences pionnières (*Acer campestre*, *Tilia* sp., *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, etc.). Sur le haut de la pente, limité par un ressaut rocheux, les lianes se développent en marge d'une tillaie de ravin, sur des éboulis calcaires assez grossiers, tandis que vers le bas de la pente, le substrat est constitué de colluvions plus fines. Sur l'ensemble de la station, malgré la charge en cailloux, le sol semble assez profond et surtout frais, avec une bonne dynamique de la végétation des strates herbacées et arbustives. D'autres secteurs de la forêt semblent favorables et restent à prospecter.

La seconde, de taille plus réduite, est située quelques kilomètres plus à l'ouest : dans la **Forêt communale de St-Pé-d'Ardet**¹⁸, 2 individus ont été découverts dans un éboulis calcaire au pied d'une falaise exposée au sud, près d'une balme, en marge d'une tillaie de ravin. Ces deux individus (1 pied mâle et 1 pied femelle) ont été génotypés *V. sylvestris*. D'autres lianes ont été observées ultérieurement de l'autre côté de cette falaise, en versant nord, sur la commune de **Génos**, dont plusieurs en tillaie de ravin, mais aussi 1 individu mâle se développant dans la haie longeant le chemin ancestral joignant le Pas du Bouchet au village (surnommé « ancienne voie romaine »). À quelques dizaines de mètres de cet individu, se développe en lisière forestière un autre individu à morphologie foliaire très proche de *V. sylvestris* mais à inflorescences hermaphrodites. Cet individu (dont le génotype est « inconnu des bases de données IFV-INRAE ») est probablement issu d'une introgression (hybridation lointaine, non détectable) entre *V. sylvestris* et un cépage.

À noter par ailleurs, que ce secteur est habité par l'homme depuis la fin du Paléolithique (il y a 12 000 ans) comme l'attestent les nombreux vestiges trouvés dans les grottes du Bouchet et de Tarride.

Entre ces populations les plus au sud actuellement répertoriées, et celles de Miramont-de-Comminges et Valentine, d'autres pieds de vigne ont été observés autour de Sauveterre-de-Comminges : dans la **Forêt domaniale (FD) de Sauveterre-de-Comminges**, en limite avec la **Forêt communale de Payssous**, une dizaine de pieds ont été observés entre 500 et 550 m le long du ravin exposé nord-ouest (ruissellement temporaire) séparant les deux communes. Sur les 2 individus échantillonnés, 1 a été génotypé *V. sylvestris*, l'autre, en bord de piste, a été génotypé comme « probablement métis *sylvestris* ».

Quelques kilomètres plus à l'est, plus de 30 pieds ont été géolocalisés dans la **Forêt communale d'Encausse-les-Thermes**^{15, 19}, entre 500 et 650 m d'altitude, dont

¹⁸ Observations de Delphine FALLOUR (réseau Habitats-flore ; Bureau d'étude ONF Pyrénées-Gascogne).

¹⁹ Observations communiquées par les aménagistes Hubert MOUREN et Pierre VERTUT (aménagistes, Agence Territoriale Pyrénées-Gascogne).

3 individus géotypés *V. sylvestris* et 1 « probablement métis *sylvestris* ». Ces individus se développent sur les pentes (50 à 70%) situées à l'est de la crête entre le Bois de Caubet et les ruines du Castel de l'Estelle, surmontant le vallon étroit de Bernicau. De nombreux autres pieds ont été observés par les forestiers sur ces pentes et restent à inventorier.

En limite nord de cette forêt domaniale, une vingtaine de pieds de vigne ont été trouvés en 2 stations distinctes de la **Forêt communale de Labarthe-Rivière**¹⁵ : 5 pieds ont été observés sur les pentes nord à nord-ouest (entre 450-500 m) surmontant le vallon très humide du ruisseau de Bourbote, dont 2 individus géotypés *sylvestris* (1 individu mâle en bord de route et 1 liane sur chablis). Une dizaine d'autres pieds (dont 1 individu géotypé *V. sylvestris*) ont été observés en bas de versant (500-550 m) exposé nord à nord-est, en continuité avec la crête de Huntous.

D'autres lianes ont été observées en différents points de la FD de Sauveterre-de-Comminges et restent à être identifiées.

À noter en outre, en limite ouest de la **Forêt domaniale des Frontignes**, un joli pied de vigne femelle (diamètre 15 cm ; géotypé *sylvestris*) observé en 2020²⁰ en rive droite de la **Garonne** (alt. 450 m). Il s'agit du seul pied actuellement observé en Comminges en habitat de « ripisylve » (celle-ci étant cependant très étroite et non fonctionnelle en cet endroit, la dynamique fluviale étant empêchée par les infrastructures routières).

En suivant la Garonne, en aval de Saint-Gaudens, quelques kilomètres à l'est du massif forestier de Miramont-de-Comminges, des individus de vigne sauvage ont aussi été répertoriés dans les **Forêts communales de Figarol**²¹ (3 individus géotypés *sylvestris*, sur une quinzaine de pieds connus) et de **Mazères-sur-Salat**¹⁹ (1 individu géotypé *sylvestris* sur une dizaine de pieds connus, à proximité de la Garonne mais en contexte colluvial, entre 300 et 350 m d'altitude).

Toujours en rive droite de la Garonne, c'est au pied des Petites Pyrénées (environ 12 km en aval et au nord-est de la FC de Mazères-sur-Salat) que l'on trouve à nouveau plusieurs dizaines de pieds de vigne : dans la **Forêt Communale de Montclar-de-Comminges**²², une quinzaine de pieds ont été géolocalisés (dont 3 individus géotypés *sylvestris* incluant un pied mâle) sur une pente (50-70%) orientée au nord, traversée par un ruissellement temporaire rejoignant un affluent secondaire de la Garonne. Dans la continuité de ce massif, plusieurs dizaines de pieds de vigne ont été observés (dont

²⁰ Observations de Delphine FALLOUR (réseau Habitats-flore ; Bureau d'étude ONF Pyrénées-Gascogne).

²¹ Observations communiquées par l'agent forestier local, Daniel PONS (UT Bas-Comminges).

²² Observation initiale communiquée par l'agent forestier local Sébastien MORO (UT Gascogne-Astarac).

1 individu géotypé *sylvestris*) dans plusieurs parcelles de la **Forêt communale d'Ausseing**¹⁵, sur des pentes exposées au nord-est (entre 400-500 m alt.), encadrant le ruisseau de Saint-Antoine, autre affluent secondaire de la Garonne.

Environ 3 km au nord, une dizaine de pieds de vigne ont été observés sur des pentes (50-70 %, entre 300-400 m d'altitude) orientées au nord-est et surmontant le ruisseau de St-Antoine, dans la **Forêt communale de Palaminy** (quelques pieds ont également été observés dans la continuité du massif forestier vers l'ouest en forêt privée). Sur les 2 pieds échantillonnés, un individu a été géotypé *V. sylvestris*, mais l'autre a été identifié comme probable métis de *V. sylvestris*.

À noter en outre que c'est dans ce secteur, sur la commune de **Roquefort-sur-Garonne**, qu'a été recensée par Daniel PONS une ancienne parcelle de vignes cultivées sur des érables champêtres (terrains privés). Dans ce magnifique **hautain** relique, visité et échantillonné ultérieurement par Olivier Yobregat (ampélographe de l'IFV), a été révélée la présence de plusieurs cépages, dont certains anciens, ainsi que la présence de 1 individu de *V. sylvestris*. En outre, 1 individu métis a été observé dans la haie arborée adjacente qui se prolonge jusqu'au massif forestier voisin, en continuité avec la FC de Montclar-de-Comminges (YOBREGAT, 2017).

Environ 35 km au nord-est de ces populations des Petites Pyrénées, en limite est de l'ancien comté de Comminges, 3 individus de vigne (géotypés comme *V. sylvestris*) ont été répertoriés en **Forêt communale de Grazac**²⁰ sur des pentes orientées au nord-ouest (entre 250-280 m d'altitude) surmontant un ruisseau temporaire, alimentant un affluent de l'Ariège. Quelques kilomètres plus au nord, quelques autres pieds de vigne (non géotypés) nous ont aussi été signalés¹⁹, en forêt privée, sur des pentes équivalentes, surmontant un autre affluent de l'Ariège.

Quelques individus de vigne sauvage ont aussi été échantillonnés dans des forêts communales situées à plus basse altitude (inférieure à 300 m), au nord de la Garonne. En limite nord-est du Comminges, 1 individu (géotypé *V. sylvestris*) a été répertorié dans la **Forêt communale de Saiguède**²⁰ dans un petit vallon (orienté nord-ouest) alimentant un affluent secondaire du ruisseau de l'Ayguebelle et du Touch.

En limite nord du Comminges, dans la **Forêt communale d'Escanecrabe**²³ (20 km au nord de St-Gaudens) 1 individu géotypé *V. sylvestris* (unique pied connu à ce jour malgré des prospections supplémentaires), se développe sur des terrains marno-calcaires à ennoisement temporaire en hiver, dans une parcelle à faible pente alimentant la Save.

²³ Observations communiquées par J.M. SAVOIE, Ecole d'ingénieurs de Purpan – Université de Toulouse.



Liane de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, sur *Quercus robur*, Miramont-de-Comminges (31).



Chêne support de liane, marqué et préservé.



Lianes de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* sur *Fagus sylvatica* dans un éboulis calcaire et en pied de ressaut rocheux, Izaut-de-L'Hôtel (31).

Fig. 3 : Vigne sauvage en forêts publiques du Comminges.

Stations forestières hébergeant de la vigne sauvage en Comminges

En dehors des quelques pieds dispersés dans les derniers bouquets forestiers cités en marge est et nord du Comminges, les stations de vigne sauvage du piémont commingeois décrites ci-dessus se situent essentiellement dans la partie supérieure de l'étage collinéen ou la base de l'étage montagnard, entre 350 et 700 m d'altitude, dans des peuplements forestiers feuillus mélangés, dominés par les chênes, dans les parties inférieures, ou par le hêtre, dans les parties supérieures.

Les plus jolies populations se trouvent notamment sur des **colluvions marno-calcaires**, parfois sur des **éboulis calcaires** plus grossiers, sur des **pentcs fraîches à humides**, orientées du nord-ouest au nord-est. Elles sont aussi souvent associées à des ruissellements, ou simples suintements, convergeant vers des affluents de la Garonne. Ce contexte écologique est similaire à celui qui a été décrit en Franche-Comté sur l'arc jurassien (ANDRE *et al.*, 2017).

Certains individus se développant non loin de la Garonne, se trouvent également dans ce contexte de pentcs (souvent assez fortes) surmontant le lit mineur. En revanche, en dehors du pied observé en haut de berge de la Garonne près de la FD des Frontignes, nous ne connaissons pas à ce jour d'autres individus en contexte d'habitat de ripisylve fonctionnelle (avec ennoisement temporaire lié à la nappe alluviale).

À noter en outre que l'ensemble des stations de vigne sauvage inventoriées à ce jour en Comminges se trouvent en « **forêts anciennes** », représentées sur les cartes de Cassini (XVIII^e siècle) et de l'État-Major (XIX^e siècle).

Conclusion et perspectives

La présence de la vigne sauvage ne semblait pas être connue dans les Pyrénées Commingeoises, en haute vallée de la Garonne, bien que des recherches restent à approfondir dans les herbiers historiques. En revanche, sa présence est connue plus à l'est, notamment en plusieurs points de l'Ariège et quelques points des Pyrénées-Orientales (LACOMBE, 2012 & données non publiées ; LACOMBE *et al.*, 2003 et 2004 ; GUERBY, 1990), ainsi qu'à l'ouest, dans les Pyrénées-Atlantiques (Pays-Basque notamment, y compris sur le versant espagnol ; LACOMBE, 2012 & données non publiées ; ARNOLD *et al.*, 1998 ; OCETE *et al.*, 2008).

Des populations de vigne observées dans les Hautes-Pyrénées sont aussi à identifier.

En Haute-Garonne, de nombreux secteurs favorables sont encore à prospecter.

Plus largement en Occitanie, hors zone pyrénéenne, la présence de la vigne sauvage est connue également, entre autres, dans le **Tarn en Forêt domaniale de Grésigne** (PLAGEOLLES R., com. pers. ; LACOMBE, 2012 ; DI VECCHI-STARAZ *et al.*, 2009, YOBREGAT, 2009 et 2010), ainsi qu'en forêts privées dans le **Gers** (Nadine Raymond, conservatoire ampélographique privé de Plaimont Producteurs ; YOBREGAT, 2016). Quelques points de présence sont aussi connus dans les départements du Lot, Lot-et-Garonne, Tarn-et-Garonne, et de l'Aveyron (YOBREGAT, données non publiées).

En ce qui concerne certaines populations importantes du Comminges, il est envisagé d'y développer des études plus complètes sur la dynamique de population et sur la structuration de la diversité génétique (identification des pieds mâles et femelles, suivi de la régénération par voie sexuée et de la survie des plantules, analyses génétiques d'au moins 30 individus par population).

En outre, seraient à développer des études génétiques à l'aide de différents types de marqueurs moléculaires afin d'évaluer plus finement les parentés et flux de gènes potentiels entre les compartiments sauvages et cultivés (anciens ou plus récents ; DI VECCHI STARAZ *et al.*, 2009 ; DE ANDRES *et al.*, 2012 ; CUNHA *et al.*, 2020 ; GRASSI & ARROYO-GARCIA, 2020).

Parallèlement, sont également à rechercher et à analyser les documents historiques pouvant aider à retracer la présence de la vigne (sauvage et cultivée) dans le Comminges, dont la présence de pépins de vigne dans les habitats préhistoriques, les modes d'utilisation de la vigne par les Romains et les Convènes²⁴, les lieux de cultures sur hautains à l'époque médiévale, et plus récemment les lieux et cépages des petites cultures commingeoises de vigne, avant l'arrivée du phylloxéra (anciens cépages très diversifiés dans les Pyrénées ; YOBREGAT *et al.*, 2019), et post-phylloxéra (introduction de porte-greffes américains et « d'hybrides producteurs directs », dont certains retrouvés en milieu naturel). Ceci permettrait d'essayer d'évaluer les contacts et les éventuels échanges (flux de pollen, graines, et autres matériels végétaux) ayant pu exister entre ces différents compartiments.

²⁴ Peuple aquitain ou proto-basque ayant donné son nom au territoire du Comminges et dont l'ancienne capitale aquitano-romaine *Lugdunum Convenarum* correspond à l'actuel village de Saint-Bertrand-de-Comminges.

Bibliographie

AGRENABA (Association gestionnaire de la réserve naturelle de la Bassée), CBNBP (Conservatoire botanique national du Bassin-Parisien), SEME (Seine et Marne Environnement), ANVL (Association des naturalistes de la vallée du Loing et du massif de Fontainebleau), 2016. Plan régional d'action de conservation 2017-2021 en faveur de la vigne sauvage (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (C.C. Gmel.) Hegi, 1925). 65 p., doc. RNN Vallée de la Bassée (77).

ANDRE G. & ANDRE M., 2016. Mentions historiques de « vigne sauvage » en Franche-Comté. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France* 14 : 67-76.

ANDRE G., ANDRE M., FERREZ Y. et LACOMBE T., 2018. Les vignes sauvages colluviales *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi dans le massif jurassien, nouvelles données. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France*, 15 : 113-145.

ANDRE M., BOURSIQUOT JM. & LACOMBE T., 2020. *Espèces sauvages et hybrides interspécifiques du genre Vitis*. Guide illustré de détermination des principaux représentants postculturels en France. Édition Société Botanique de Franche-Comté / CBNFC-ORI, 156 p.

ARNOLD A, SCHNITZLER A, DOUARD A, PETER R, GILLET F. 2005. Is there a future for wild grapevine (*Vitis vinifera* subsp. *silvestris*) in the Rhine Valley ? *Biodiversity and Conservation* 14 : 1507-1523.

ARNOLD C., 1999. *Écologie de la vigne sauvage Vitis vinifera L. ssp. sylvestris (Gmelin) Hegi, dans les forêts alluviales et colluviales d'Europe*. Thèse, Université de Neuchâtel, XI + 257 p. + annexes.

ARNOLD C., GILLET F. & GOBAT J.-M., 1998. Situation de la vigne sauvage *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* en Europe. *Vitis* 37 (4), 159-170.

ARNOLD C., SCHNITZLER, PARISOT C. & MAURIN A., 2010. Historical reconstruction of a relictual population of wild grapevines (*Vitis vinifera* ssp *sylvestris*, Gmelin, Hegi) in a floodplain of the upper Seine valley, France. *River Res. Applic.* 26 : 904-914.

BOUBY L., FIGUEIRAL I., BOUCHETTE A., ROVIRA N., IVORRA S., LACOMBE T., PASTOR T., PICQ S., MARINVAL P., TERRAL J.-F., 2013. Bioarchaeological Insights into the Process of Domestication of Grapevine (*Vitis Vinifera* L.) during Roman Times in Southern France. *PLoS ONE* 2013, 8 (5), e63195.

BOUBY L., WALES N., JALABADZE M., RUSISHVILI N., BONHOMME V., RAMOS MADRIGAL J., EVIN A., S. I., LACOMBE T., PAGNOUX C., BOARETTO E., GILBERT M., BACILIERI R., LORDKIPANIDZE D., MAGHRADZE D., 2021. Tracking the history of

grapevine cultivation in Georgia by combining geometric morphometrics and ancient DNA. *Vegetation History and Archaeobotany* 30.

BOURSIQUOT J.-M. et THIS P., 1999. Essai de définition du cépage. *Progrès Agricole et Viticole* 116 (17) : 359-361.

CAPORALI E., SPADA A., MARZIANI G., FAILLA O., et SCIENZA A., 2003. The arrest of development of abortive reproductive organs in the unisexual flower of *Vitis vinifera* ssp. *silvestris*. *Sexual Plant Reproduction* 15: 291-300.

COITO J., SILVA H., RAMOS M., CUNHA J., *et al.*, 2019. *Vitis* flower types: from the wild to crop plants. *PeerJ* 7 : e7879.

CUNHA J, IBAÑEZ J, TEIXEIRA-SANTOS M, *et al.*, 2020. Genetic Relationships Among Portuguese Cultivated and Wild *Vitis vinifera* L. Germplasm. *Frontiers in Plant Science*.11:127.

DE ANDRÉS M. T., BENITO A., PÉREZ-RIVERA G., OCETE R., LOPEZ M. A., GAFORIO L., MUÑOZ G., CABELLO F., MARTÍNEZ ZAPATER J. M., ARROYO-GARCÍA R., 2012. Genetic Diversity of Wild Grapevine Populations in Spain and Their Genetic Relationships with Cultivated Grapevines. *Mol Ecol* 21 (4): 800-816.

DI VECCHI-STARAZ M., LAUCOU V., BRUNO G., LACOMBE T., GERBER S., BOURSE T., BOSELLI M. & THIS P., 2009. Low Level of Pollen-Mediated Gene Flow from Cultivated to Wild Grapevine : Consequences for the Evolution of the Endangered Subspecies *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris*. *Journal of Heredity* 100 (1) : 66-75.

D'ONOFRIO C., 2020. Introgression Among Cultivated and Wild Grapevine in Tuscany. *Frontiers in Plant Science*, vol. 11, art. 202.

GALLARDO A., OCETE R., López M., Lara M., Rivera D., 2009. Assessment of Pollen Dimorphism in Populations of *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi in Spain. *Vitis* 48: 59-62.

GRASSI F., ARROYO-GARCIA R., 2020. Editorial : Origins and Domestication of the Grape. *Front Plant Sci* 11.

GUERBY L., 1990. De la vigne sauvage dans la vallée du Salat (Ariège) ? *Le Monde des Plantes* 468 : 13.

KELLER J., 2013. *Recherche de la Vigne sauvage (Vitis vinifera ssp. sylvestris) dans la RBI de la Dame Blanche (25)*. Besançon, ONF (Agence du Doubs), 8 p.

KELLER J., 2014. *Vigne sauvage en forêt communale de Vieilley (Doubs), étude prospective*. Besançon, ONF (Agence du Doubs), 20 p.

KELLER J., 2015. *Vigne sauvage, étude prospective en Réserve Biologique Dirigée de Laissey (Doubs)*. Besançon, ONF (Agence du Doubs), 22 p.

LACOMBE T., LAUCOU V., DI VECCHI M., BORDENAVE L., BOURSE T., SIRET R., DAVID J., BOURSQUOT J.-M., BRONNER A., MERDINOGLU D., THIS P., 2003. Contribution à la caractérisation et à la protection in situ de *Vitis vinifera* L. ssp. *silvestris* (Gmelin) Hegi, en France. *Les Actes du BRG*, 4 : 381-404.

LACOMBE T., DI VECCHI-STARAZ M., LAUCOU V., DECHESNE F., VARES D., THIS P., 2004. *Les populations de vignes sauvages du massif de l'Albera*. In : L'Albera i el patrimoni en l'espai transfronterer, Figueres, Spain, 2004. Consell Comarcal de l'Alt Empordà 2005, pp 313-322.

LACOMBE T., 2012. *Contribution à l'étude de l'histoire évolutive de la vigne cultivée (Vitis vinifera L.) par l'analyse génétique neutre et gènes d'intérêt*. Thèse de l'Université de Montpellier, 94 p. + annexes.

LAUCOU V., LACOMBE T., PEROS J.-P., 2018. *Analyse génétique des vignes sauvages (Vitis vinifera subsp. silvestris) de la plaine alluviale de la Bassée*. Doc. INRA / RNN Vallée de la Bassée, 13 p. + annexes.

MCGOVERN P., JALABADZE M., BATIUK S., CALLAHAN M.P., SMITH K.E., HALL G.R., KVAVADZE E., *et al.*, 2017. Early Neolithic Wine of Georgia in the South Caucasus. *PNAS* 114, n° 48.

OCETE R., LOPEZ M. A., GALLARDO A. & ARNOLD, C., 2008. Comparative analysis of wild and cultivated grapevine (*Vitis vinifera*) in the Basque Region of Spain and France. *Ecosystems & Environment* 123 (13) : 95-98.

TERRAL JF., TABARD E., BOUBY L., IVORRA S., PASTOR T., FIGUEIRAL I., PICQ S., *et al.*, 2010. Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: New morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cépages. *Annals of botany* 105 : 443-55.

THIS P., LACOMBE T., THOMAS M.R., 2006. Historical Origins and Genetic Diversity of Wine Grapes. *Trends in Genetics* 22, n° 9 : 511-19.

TISON J.-M. & DE FOUCAULT B., 2014. *Flora gallica. Flore de France*. Biotope, Mèze, 1196 p.

YOBREGAT O., 2009. Les lambrusques : Ces vénérables vignes de la forêt. *La Grappe d'Autan* No 76 : 6 (édition IFV Sud-Ouest).

YOBREGAT O., 2010. Lambrusques : Trois nouvelles stations répertoriées dans le Tarn. *La Grappe d'Autan* N° 80 : 4-5 (édition IFV Sud-Ouest).

YOBREGAT O., 2016. *Patrimoine ampélographique de Saint-Mont : état des lieux et avancée des travaux*. Présentation aux 2^e Rencontres ampélographiques de Saint-Mont, 12-13 sept. 2016.

YOBREGAT O., 2017. *Anciens hautains sur Érables champêtres de la commune de Roquefort-sur-Garonne (31260 ; Comminges, Haute-Garonne)*. Compte-rendu de prospection. Rapport interne IFV (Institut Français de la Vigne et du Vin), Pôle Sud-Ouest V'innopôle, Lisle/Tarn (81), 4 p.

YOBREGAT O., AUDEGUIN L., BOURSQUOT, JM, LACOMBE T., PREZMAN F., 2019. VALOVITIS. *Recensement des cépages des zones pyrénéennes. Bilan de 3 années fructueuses*. Présentation à la matinée technique « Les cépages oubliés des Pyrénées » (bilan du programme VALOVITIS), le 17 avril 2019 à Fronton.

IFV Sud-Ouest, CITA (Centro de investigacion y tecnologia agroalimentaria de Aragon), Université de Saragosse - LAAE (Laboratoire d'analyses aromatiques et œnologiques), 2019. *Petit catalogue des cépages oubliés des Pyrénées*. 120 p. Programme VALOVITIS (POCTEFA 2018-2020, avec le soutien de l'Interprofession des vins du Sud-Ouest et du Gouvernement d'Aragon).

ZDUNIC G. *et al.*, 2017. Guiding Principles for Identification, Evaluation and Conservation of *Vitis Vinifera* L. subsp. *sylvestris*. *Vitis* 56 (3): 127-31.

ZECCA G., DE MATTIA F., LOVICU G., LABRA M., SALA F., GRASSI F., 2010. Wild Grapevine: *Sylvestris*, Hybrids or Cultivars That Escaped from Vineyards ? Molecular Evidence in Sardinia. *Plant Biol (Stuttg)* : 12 (3), 558-562.