



HAL
open science

Histoire de la vigne sauvage, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*, en Camargue

Annik Schnitzler, Claire Arnold, Frédéric Guibal, Jean-Michel Walter

► **To cite this version:**

Annik Schnitzler, Claire Arnold, Frédéric Guibal, Jean-Michel Walter. Histoire de la vigne sauvage, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*, en Camargue. *Ecologia mediterranea*, 2018, 10.3406/ecmed.2018.2029 . hal-01885857

HAL Id: hal-01885857

<https://amu.hal.science/hal-01885857>

Submitted on 2 Oct 2018

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

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

Histoire de la vigne sauvage, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*, en Camargue

Wild grapevine Vitis vinifera ssp. *sylvestris*
in Camargue, southern France

Annik SCHNITZLER^{1,*}, Claire ARNOLD², Frédéric GUIBAL³, Jean-Michel WALTER⁴

1. Université de Lorraine, CNRS, LIEC, Campus Bridoux, rue du Gal Delestraint, 57000 Metz, France

2. Université de Lausanne, bâtiment Unicentre, bureau 331, 1015 Lausanne, Suisse

3. Aix-Marseille université, université d'Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale, Aix-en-Provence, France

4. 15, rue de l'Observatoire, Strasbourg, France

*Auteur correspondant : annik.schnitzler@univ-lorraine.fr

Received: 3 December, 2017; First decision: 1 February, 2018; Revised: 26 March, 2018; Accepted: 5 May, 2018

Abstract

The Eurasian wild grapevine *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* ([Gmelin] Hegi) is currently distributed in a few alluvial and colluvial forests around the Mediterranean basin between the 30th and 49th northern parallels, from sea level up to an altitude of 2000m. These areas are refugia where grapevine pest (phylloxera) and fungi diseases (oïdium; mildew) have a restricted spread. These pest and diseases were imported with the American *Vitis* species at the end of the 19th century. Phylloxera entered floodplains massively thanks to large-scale hydraulic works, which have deprived alluvial zones of regular flooding.

Today, another threat should be taken into account: taxonomic pollution. Gene flows between wild grapevines and the *Vitis* taxa that escape from vineyards are now occurring. The taxa may be either European cultivars (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*), interspecific cultivars or artificial polyhybrids of American *Vitis* species used as rootstocks.

In the south of France, a few wild grapevines have been reported along hedges close to the lower Rhône valley. Two other small populations of *Vitis* sp. were found in two private lands, the Meyranes and the mas Saint-Georges woodlands, in the Camargue delta. In Meyranes, true wild grape vines are very rare, and much less abundant than in the mas Saint-Georges. The mas Saint-Georges population is particularly rich in *Vitis* individuals (an estimation of 52 individuals).

Old maps indicate that the mas Saint-Georges woodland was an ancient wetland, dried up after the Rhône embankment at the beginning of the 20th century. The forest stand is thus ca. 100 years old. Wild grapevines have found refugia in this young woodland.

The study aimed to provide insight into this *Vitis* population through field, ecological and genetic analyses.

The genetic composition and diversity were analyzed on 37 samples. Thirty-one (31) individuals collected were true wild grapevines. Their genetic diversity was found to be similar to that of other European populations. Four were hybrids/introgressed between rootstocks and wild grapevines, and two were hybrids/introgressed wild grapevines and cultivars.

Keywords: riparian forest, dendrochronology, light dynamics, ecology, genetics, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*.

We found three haplotypes (H1, H3, H4) in the true wild grapevines: 14 individuals had H1 haplotype, which is common to wild populations of western Europe and largely dominant among true wild grapevines. Four individuals had H3 haplotype, which is common in wild grapevine populations from Central Europe, but also present in some cultivars. Thirteen individual had H4 haplotype, which is common to western grapevines and a few cultivars. The three haplotypes H1, H3 and H4 found in this population suggest that the Camargue is situated in a convergence zone between populations from west, center and south of the Mediterranean basin.

For hybrids between wild grapevines and rootstocks, we showed that hybridization can occur in both directions.

We measured morphological features. The mean diameter of the population is $4.9\text{cm} \pm 1.9\text{cm}$. The biggest lianas reach 7cm diameter and live in the canopy. Dendrochronological data indicate that these big lianas are 38-50 years old.

True wild grapevines live within the forest and along a few edges, climbing on white poplars, elms and ashes. Hybrids are located only along forest edges. This means that the woodland is closed enough to avoid pollen exchange with exotic *Vitis*.

Architectural features of the woodland were evaluated with the help of hemispherical photographs. Gap fraction (TG: mean 0.24; amplitude 0.11-0.30) and canopy openness (CO: 0.20; 0.10-0.26) as well as light extinction coefficient (Kb), Fraction Cover (FC) and Fraction Soil (FS) from nadir view all indicate a relatively high porosity of the canopy to direct light. With regard to this rather high light microclimate in the understories, the native liana can establish sustainably.

However seedlings were not found in this woodland, suggesting that sexual reproduction no longer occurs. The present environment in the delta is thus not suitable for wild grapevine maintenance on the long term. This result fits with conclusions of other studies of wild grapevines in Europe.

In contrast, seedlings from American rootstocks are numerous in the adjacent Meyranes woodland, and globally in the delta. Expansion of these hybrids is helped by abundant fructifications, transported by birds.

Conservation of these last individuals of wild grapevines should be set up with the land owners consent. More ambitious schemes, i.e. increase in forest cover and return of flooding, would however be necessary for a long term conservation of the species.

Résumé

La vigne sauvage (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*) est en déclin marqué depuis la fin du XIX^e siècle. Depuis 2000, l'espèce est considérée en danger critique d'extinction. Des prospections dans la vallée du Rhône ont montré qu'il existait quelques micropopulations jusque dans le delta. Une population de 52 pieds de grandes dimensions et présentant un phénotype sauvage a récemment été découverte en rive gauche du Grand Rhône, dans le boisement privé du mas Saint-Georges.

Une recherche pluridisciplinaire a été entreprise sur cette population de vignes afin de reconstituer leur histoire ; les outils utilisés ont été la génétique (effectuée sur 37 individus), l'écologie (dimensions des pieds, identification des porteurs), et la dendrochronologie effectuée sur 5 pieds. L'habitat forestier a également été analysé du point de vue architectural et dynamique de la lumière.

Trente et un (31) individus ont été déterminés comme étant de véritables vignes sauvages, dont la diversité est légèrement inférieure à celle des autres populations européennes. Quatre sont des individus hybrides ou introgressés : deux entre vignes sauvages et vignes américaines, et deux entre vignes sauvages et vignes cultivées. Trois haplotypes typiques des vignes sauvages ont été déterminés, indiquant que ce site est à un point de convergence entre populations méditerranéennes du sud, de l'ouest et du centre de la Méditerranée.

Le boisement a été suffisamment fermé pour éviter les échanges de pollen avec les vignes américaines échappées.

À partir de ces données et de l'analyse des cartes anciennes, il a pu être déduit que ce boisement s'était développé au début du XX^e siècle à partir d'un marais asséché par les aménagements hydrauliques. L'âge des vignes, estimé par la dendrochronologie à une fourchette de 38 à 50 ans, pourrait cependant être de l'âge de la forêt. Les vignes se seraient installées lors de la succession forestière. Les caractéristiques architecturales du boisement (à la fois dense et lumineux) ont permis à la vigne de s'y établir sur une longue durée.

Actuellement, cette population ne se reproduit plus. Les conditions actuelles ne sont donc plus favorables à l'espèce, à l'inverse des populations échappées de porte-greffes, très abondantes en Camargue. Une protection forte de ces derniers pieds de vigne forestière devrait être mise en place avec l'accord des propriétaires.

Mots clés : boisement alluvial, dendrochronologie, dynamique de la lumière, écologie, génétique, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*.

Introduction

Les lianes contribuent pour une large part à la biodiversité des forêts méditerranéennes, notamment alluviales (Schnitzler & Arnold 2010). La vigne sauvage (*V. vinifera* ssp. *silvestris* (Gmelin) Hegi), ancêtre de la vigne cultivée (*V. vinifera* ssp. *vinifera* L.), en a longtemps fait partie. Jusqu'au XIX^e siècle la vigne sauvage était abondante sur le pourtour méditerranéen, des côtes atlantiques à l'Iran, entre les 30° et 49° parallèles nord, des bords de mer jusqu'à 2 000 m d'altitude (Arnold 2002). Cette liane à vrille atteint plus de 30 m de haut et son diamètre peut mesurer jusqu'à 30 cm. Les individus de vignes sauvages sont dioïques ; il y a des plantes mâles et d'autres femelles. En automne, les plantes femelles produisent des grappes lâches de moins de dix centimètres dont les baies de moins d'un centimètre sont rouges et rondes.

Le déclin de ce taxon s'est enclenché depuis le début du XIX^e siècle, suite à des destructions directes et des déforestations. À la fin de ce même siècle, l'expansion du phylloxéra en 1863 ainsi que de pathogènes (mildiou en 1878 ; oïdium en 1845 ; pourriture noire en 1885), tous d'origine américaine, ont causé des mortalités en masse, tant chez les vignes sauvages que leurs équivalents domestiqués. Les vignes sauvages se sont réfugiées en milieu alluvial dans les sites où la nappe phréatique était suffisamment proche de la surface pour que le phylloxéra ne puisse y vivre, ainsi que dans des zones colluviales proches de sourcins. Ces derniers refuges se sont considérablement raréfiés après les années 1960, en raison des aménagements hydrauliques lourds, de l'intensification des pratiques agricoles et sylvicoles, qui supprimaient notamment les individus en lisière et au sein des forêts. L'éclatement des populations a été tel que les plants mâle et femelle ont été parfois trop distants pour pouvoir se reproduire. Par ailleurs, les modifications des milieux naturels de la vigne sauvage ont induit une compétition accrue avec d'autres espèces autochtones (clématite, salsepareille).

La contamination génétique avec des vignes d'origine américaine utilisées comme porte-greffes constitue une autre menace pour la vigne sauvage. Ces porte-greffes sont des polyhybrides artificiels (*Vitis aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea*, *V. labrusca*, *V. riparia*, *V. rupestris*). Il arrive aussi que les individus sauvages s'hybrident avec des cépages de

vignes cultivées (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*) dont les variétés sont très nombreuses en Eurasie (6 154 cultivars créés dans le monde).

Des échanges de gènes peuvent donc se produire entre porte-greffes américains, vignes cultivées et vignes sauvages. En quelques générations, peut se développer, dans certaines régions favorables, un vaste complexe de taxons de *Vitis* dont les génomes ne cessent d'évoluer au cours du temps, en fonction des adaptations aux conditions écologiques locales (Zecca *et al.* 2009 ; Ocete *et al.* 2012, Arrigo & Arnold 2007, Arnold *et al.* 2017).

Le déclin de la vigne sauvage après les années 1960 explique que la sous-espèce *silvestris* ait été classée en 1980 sur la liste des espèces en danger par l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature). Depuis 2000, elle est considérée en danger critique d'extinction (Arnold 2002). Les recherches se poursuivent depuis plusieurs années pour retrouver les dernières populations européennes, réfugiées en montagne dans des thalwegs (Alpes, Corse, Sardaigne par exemple, pour l'Europe de l'Ouest, Anzani *et al.* 1990, Arnold 2002, Zecca *et al.* 2009) et dans certaines plaines alluviales (Seine, Danube, Rhône) (Arnold *et al.* 2009, 2017).

La basse vallée du Rhône et son delta détiennent également quelques zones refuges pour la vigne sauvage : 66 pieds de vignes sauvages ont ainsi été répertoriés lors de deux prospections successives entre Belley (Rhône supérieur) et Camargue (Arnold 2002, Arrigo 2005, Arrigo & Arnold 2007). Notons que ces pieds n'avaient pas été répertoriés dans la vaste étude phytosociologique effectuée par Molinier et Tallon (1965) dans le delta.

À partir de l'ensemble de ces prospections, nous avons choisi de nous concentrer sur les phénotypes proches de la vigne sauvage encore présents en Camargue. Dix-neuf individus ont donc été collectés dans cinq sites du delta, le long des haies en bordure de routes ou sur les digues du Grand Rhône ou du Vaccarès (lieux-dits Fiérouse, Tour de Valat, Capelière), et dans deux boisements privés (Meyranes et mas Saint-Georges) (figure 1), afin de déterminer leur pedigree. Les analyses génétiques à l'aide de marqueurs microsatellites ont montré que sur les six individus collectés au lieu-dit Fiérouse, quatre sont des vignes sauvages, les deux autres étant des hybrides avec des cépages cultivés ; l'unique pied de la Tour de Valat est sauvage ; le pied collecté à la Capelière est introgressé avec la

vigne cultivée. Les boisements de Meyranes et du mas Saint-Georges incluent des vignes de dimensions plus imposantes que celles trouvées le long des haies. Parmi les sept pieds de vigne de Meyranes, deux sont sauvages, un est un hybride entre vigne sauvage et porte-greffes, et quatre sont des hybrides ou introgressions entre vignes sauvages et cépages. Leur génome se compose principalement de porte-greffes ou de cépages, avec quelques traces de vigne sauvage dans leur pedigree. Au mas Saint-Georges, les quatre individus prélevés sont tous sauvages. Or, ce boisement en contient bien d'autres, dont le statut génétique n'est pas connu. Si l'ensemble de la population était constitué de vignes sauvages, cela ferait de ce site un haut lieu pour la conservation de l'espèce en Camargue.

Cette présente recherche s'est concentrée sur l'histoire de ce site particulier, afin d'y étudier la génétique et l'écologie de ces lianes.

Les objectifs sont les suivants :

- 1) évaluer l'importance relative des vignes sauvages et des éventuels autres types de vignes (cultivées échappées, porte-greffes échappés et hybrides) dans ce boisement ;
- 2) décrire les stratégies de vie des vignes sauvages et leur dynamique de croissance ;
- 3) caractériser leur habitat (architecture forestière, dynamique de la lumière).

Couplée aux résultats des précédentes investigations, cette étude permettra d'évaluer l'état de conservation de la vigne sauvage en Camargue.

Présentation du site d'étude

La plaine deltaïque du Bas-Rhône (43°30'N, 4°33'E) couvre 1 740 km² (figure 1). Cette plaine est formée par une accumulation de sédiments récents déposés par le Rhône. Elle débute à la diffluence du Grand et du Petit Rhône à hauteur d'Arles, mais l'accumulation sédimentaire de type deltaïque « régressive » est remontée plus haut, formant la plaine de Tarascon. Vers l'aval, le delta s'étale en un vaste triangle entre la Grande Motte à l'ouest et Fos-sur-Mer à l'est (Bravard *et al.* 2008).

Le climat est de type méditerranéen. Les précipitations sont de 550 mm en moyenne par an. La faiblesse des précipitations et l'évaporation génèrent un déficit en eau dès le mois de mars et jusqu'en septembre. L'évaporation et l'évapotranspiration sont particulièrement importantes durant les périodes estivales typiques en raison des fortes températures, de l'ensoleillement et de la fréquence des vents de mistral. Durant ces périodes, la nappe aquifère salée peut affleurer, entraînant une salinisation et une hydromorphie de surface. La nappe ne se maintient alors en faible profondeur qu'à proximité des bras du fleuve et le long des drains (Chauvelon 1996).

Le débit moyen du Rhône est de 1 700 m³/s à Beaucaire, avec des variations très marquées au niveau des étiages et des hautes eaux (jusqu'à 13 000 m³/s au niveau de Beaucaire pour la crue de 2003). Le lit est actuellement contraint dans un espace très rétréci et stable par les aménagements hydrauliques ; il s'est enfoncé après 1879 à hauteur d'Arles, puis son niveau s'est stabilisé après 1921. La diminution des crues s'impose après 1940 (Pichard & Roucaute 2014).

Le site d'étude (mas Saint-Georges) se trouve au Plan du Bourg, partie du delta située en rive gauche du Grand Rhône. Il correspond à une zone relativement étroite, située à la charnière entre la plaine d'inondation historique (avant 1880) et un arrière-marais non boisé tourbeux, hérité de la plaine holocène, dont l'existence est matérialisée par deux lieux-dits : marais « Capeau » et « La Palinette ». Ce site n'était pas boisé au XIX^e siècle (figure 2). Il le devient en 1950, sans doute parce qu'à cette date, les endiguements en Camargue sont bien établis, éliminant les inondations par eaux de surface. Le niveau général de la nappe souterraine descend ici jusqu'à 50 cm en période sèche, mais remonte au-dessus jusqu'à 30 cm en période d'inondation, entretenant ainsi une

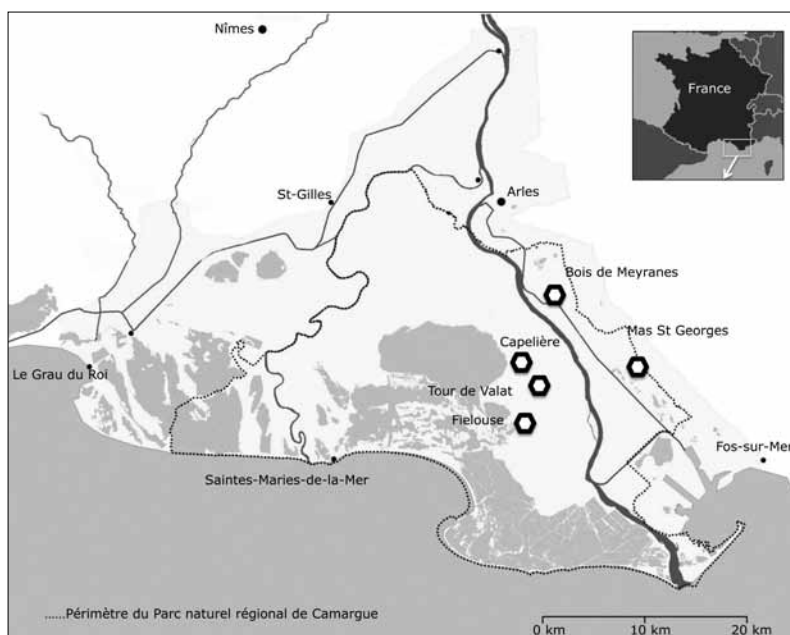


Figure 1 – Situation du boisement du mas Saint-Georges dans le Plan du Bourg, plaine deltaïque du Rhône.

ambiance humide typique des milieux alluviaux. Depuis une dizaine d'années, le niveau moyen de la nappe a même été artificiellement relevé d'environ 20 cm suite aux travaux sur le port de Marseille, qui limitent les écoulements de la nappe (observations personnelles du propriétaire).

Le boisement actuel est inclus dans une vaste entité de marais, prairies, friches, couvrant avec les habitations une superficie totale de 200 ha. Le boisement lui-même couvre près de la moitié de cette superficie. Il est rectangulaire dans sa partie principale et longé par plusieurs canaux. Il appartient à l'association phytosociologique de la frênaie-ormaie à peuplier blanc (*Fraxino-Ulmetum*, Tuxen 1952) (*Alno-Ulmion*), typique des forêts alluviales camarguaises (Schnitzler 2014) (photo 1). La canopée est dominée pour l'essentiel par le frêne (*Fraxinus angustifolia*) et secondairement le peuplier blanc (*Populus alba*) et le peuplier noir (*Populus nigra*). Deux lianes coexistent dans la canopée, la vigne et le lierre (*Hedera helix*). Certains arbres parmi les frênes et les peupliers ont atteint de grandes dimensions (25 m de haut, diamètres > 1 m). Les sous-étages sont dominés soit par l'orme (*Ulmus minor*), soit par des plages denses de figuier (*Ficus carica*) ou de laurier (*Laurus nobilis*). Les ormes meurent lorsqu'ils atteignent la canopée, sans doute en raison de la graphiose. Les sous-étages sont denses lorsqu'ils sont colonisés par la ronce (*Rubus ulmifolius*) et le petit houx (*Ruscus aculeatus*). La plus grande partie de la forêt n'est plus exploitée depuis une trentaine d'années.

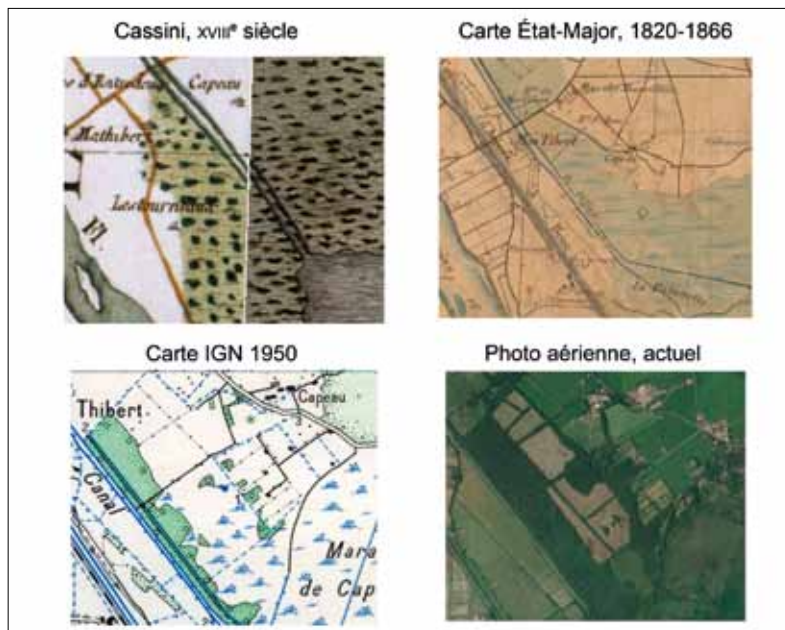


Figure 2 – Évolution des paysages entre le XVIII^e siècle et le XX^e siècle sur la rive gauche du Rhône, à hauteur du mas Saint-Georges. Ces cartes sont disponibles sur le site Geoportail (carte de Cassini ; carte d'État-Major de 1820-1866). La carte actuelle provient de Google Earth (<https://www.google.com/earth/>).

Très récemment toutefois, en 2016, une forte éclaircie a été faite dans le but de sortir quelques gros bois, ce qui a mis les sous-bois en lumière et fait remonter l'eau de la nappe par arrêt de l'action de pompage des eaux par les racines. Quelques grosses vignes ont été coupées à cette occasion par les machines. Elles ont été récupérées pour l'analyse génétique et le comptage des cernes.



Photo Annik Schnitzler

Photo 1 – Environnement forestier dense, mais clair, et très humide au sein duquel prospère (en deuxième plan) une des plus vieilles vignes du mas Saint-Georges.

Méthodes

Focus sur les taxons

Une recherche active dans le boisement du mas Saint-Georges a permis de trouver 52 vignes adultes arrivant toutes en canopée. Les prélèvements de feuilles en vue d'une analyse génétique n'ont cependant été effectués que sur 37 d'entre elles soit parce que les feuilles n'étaient pas accessibles, soit parce que les individus étaient morts. L'autorisation de prélèvement a été accordée par le Conservatoire botanique national Méditerranée qui est bénéficiaire d'une autorisation permanente pour effectuer des prélèvements sur espèces protégées au titre de la conservation du patrimoine floristique.

Analyses génétiques

Les feuilles ont été séchées dans du silicagel. Pour identifier les hybrides, nous avons ajouté 33 cépages et 14 porte-greffes couramment présents dans les vignobles de la région. Les cépages et porte-greffes proviennent de collections de l'Institut für Rebenzüchtung Geilweilerhof (Allemagne) et du Centre de recherche en viticulture Agroscope de Pully (Suisse).

L'ADN génomique a été extrait avec le kit DNeasy Plant Mini (Qiagen), selon les instructions du fabricant. Quinze régions microsatellites ont été amplifiées par réaction en chaîne par polymérase (PCR). Les régions microsatellites de l'ADN nucléaire

correspondent à des régions spécifiques et très variables de l'ADN. Elles ont la propriété d'être stables à l'intérieur d'un individu et varient grandement d'un individu à l'autre. Sefc *et al.* (1999) ont montré que l'analyse de huit microsatellites est suffisante pour distinguer la quasi-totalité des cépages dans le monde. Les différences de longueur des fragments (d'allèles) permettent de différencier les vignes sauvages des cultivars et de calculer la diversité génétique des populations. Cinq régions variables du chloroplaste ont également été étudiées.

Les amplifications ont été réalisées dans 10 µl de solution contenant : 1x tampon de réaction GoTaq, 0,75 mM de MgCl₂, 5 µg de BSA, 0,25 mM de dNTP, 0,25 µM de chaque amorce, 0,5 U de GoTaqG2 DNA Polymerase (Promega) et 2-5 ng d'ADN. Les conditions de la PCR comprenaient une étape d'activation initiale de 4 minutes à 94 °C, suivie de 30 cycles de 60 secondes chacune à 92 °C, 50 secondes à 52-56 °C et 60 secondes à 72 °C. avec une étape d'extension finale de 10 minutes à 72 °C. La mesure des fragments amplifiés (génotypage) a été confiée à Macrogen. Les longueurs de fragments amplifiés ont été assignées aux tailles d'allèles avec le logiciel Gene Mapper v 3.7 (Applied Biosystems). Onze régions microsatellites (nSSR) et cinq régions chloroplastiques (cp) (tableau 1) ont amplifié correctement.

Nous avons effectué une analyse utilisant STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.* 2000) sur la matrice de 84 échantillons et 11 loci

Tableau 1 – Liste des 11 marqueurs nSSR et 5 marqueurs chloroplastiques, références, cycle.

Primer	Référence	Cycles
VVS 2	Thomas & Scott 1993	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 54 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VVMD 5	Bowers <i>et al.</i> 1996	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 54 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VVMD 24	Bowers <i>et al.</i> 1999	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VVMD 25	Bowers <i>et al.</i> 1999	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 53 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VVMD 27	Bowers <i>et al.</i> 1999	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VrZAG 62	Sefc <i>et al.</i> 1999	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VrZAG 79	Sefc <i>et al.</i> 1999	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VMC 5A1	Vitis Microsatellite Consortium	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VMC 2H4	Vitis Microsatellite Consortium	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VMC 2A5	Vitis Microsatellite Consortium	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VMC 5C5	Vitis Microsatellite Consortium	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 60 sec, 56 °C – 50 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VndhF1	Arnold <i>et al.</i> 2017	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 20 sec, 51 °C – 20 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VndhF2	Arnold <i>et al.</i> 2017	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 20 sec, 51 °C – 20 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VtrnK-1	Arnold <i>et al.</i> 2017	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 20 sec, 53 °C – 20 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VtrnK-2	Arnold <i>et al.</i> 2017	94 °C – 4 min ; 30 cycles (92 °C – 20 sec, 49 °C – 20 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min
VtrnC	Arnold <i>et al.</i> 2017	94 °C – 4 min ; 35 cycles (92 °C – 20 sec, 51 °C – 20 sec, 72 °C – 60 sec) 72 °C – 10 min

microsatellites (nSSR). Les options suivantes ont été utilisées : 10 000 « burn-in », 100000MCMC, « admixture model » et fréquences d'allèles corrélés. Cette méthode est basée sur l'utilisation de simulations MCMC (Markov Chain Monte Carlo) pour déduire l'attribution de génotypes à K groupes distincts. Les algorithmes sous-jacents tentent de minimiser les déviations de Hardy-Weinberg et les déséquilibres de liaison dans chaque groupe. La méthode STRUCTURE est basée sur des modèles d'ascendances à partir des allèles privés. Les individus sont attribués de manière probabiliste à une population ou conjointement à deux ou plusieurs populations si leurs génotypes indiquent qu'ils sont mélangés. Cela permet une analyse assez précise et permet d'identifier des individus hybrides ou introgressés.

Les allèles privés sont des allèles qui ne se retrouvent que dans une seule population parmi un ensemble plus large de populations. Ils sont calculés en utilisant les statistiques basées sur la fréquence (GenAEx 6.5. Peakall & Smouse 2006).

Les cinq marqueurs chloroplastiques ont été utilisés pour déterminer : (1) les haplotypes présents dans la population ainsi que, (2) la direction de l'hybridation, l'ADN chloroplastique étant hérité de manière maternelle (Arroyo-Garcia *et al.* 2002).

Les vignes et leur environnement immédiat

L'environnement immédiat de chacun de ces pieds préalablement identifiés a été décrit (nombre de tuteurs, identification et diamètre de chacun d'entre eux), distance entre les pieds les plus proches. Chaque pied a été mesuré (diamètre à hauteur de poitrine, hauteur maximale, nombre d'axes).

Analyse des cernes

Cinq échantillons de troncs de vigne sauvage ont été carottés afin de déterminer leur âge et d'avoir un aperçu des patrons de croissance radiale (Schweingruber 1988). Deux des cinq échantillons étaient déjà coupés et laissés à terre à l'issue des travaux forestiers. Les trois autres échantillons ont été obtenus par carottage à cœur de la tige. Il a ainsi été possible d'évaluer la vitesse de croissance en fonction des âges aux deux extrémités de la liane. Les trous laissés par la carotte ont été bouchés par du mastic cicatrisant afin

d'éviter les attaques parasitaires. Les carottes recueillies ont été poncées à l'aide de papier-émeri de grains différents ; les séries d'épaisseurs de cernes ont ensuite été mesurées sous loupe binoculaire Leica avec une précision de 1/100 mm à l'aide de la table de mesure Lintab et du système TSAP® RinnTech.

Focus sur l'habitat

Les photographies hémisphériques (PH) permettent de collecter des données structurales de la forêt : ouverture relative de la voûte, indice foliaire et microclimat lumineux sous le couvert. L'appareil Nikon F2™ est monté sur un trépied à 1,50 m du sol. L'objectif utilisé est en œil de poisson (Fish-Eye Nikkor™: 8/2.8). Les photographies sont en noir et blanc (Kodak TMX 100™). Les négatifs sont développés et numérisés, les images résultantes traitées à l'aide du logiciel CIMES-FISHEYE (Gonsamo *et al.* 2011).

À partir de ces données, divers paramètres structuraux ont été estimés. La fraction totale des trouées (TG, "Total Gap"), projetée sur l'horizontale, exprime la porosité de la voûte à la lumière. L'ouverture relative de la voûte (CO, "Canopy Openness") utilise des valeurs transformées cosinus des fractions de trouées pour rendre compte de leur position exacte dans l'hémisphère. Les modèles utilisés pour la détermination de l'indice foliaire effectif (LAI, "Leaf Area Index", L_e) et de ses deux composantes (directement éclairée L_{SU} , et à l'ombre S_{SH}), ainsi que ceux de l'inclinaison moyenne des feuilles (\hat{A}), du degré d'agrégation du feuillage (CI, "Clumping Index"), des fractions du couvert (FC) et du sol (FS) en vue nadirale et du coefficient d'extinction de la lumière (K_b) sont décrits dans Gonsamo *et al.* (2011). L'indice foliaire LAI est en fait un indice de végétation (PAI, "Plant Area Index"), car les PH ne séparent pas les surfaces foliaires de celles non chlorophylliennes des troncs et des branches.

Le microclimat lumineux du sous-bois a été déterminé en employant divers indices (Gonsamo *et al.* 2011). L'éclairement diffus relatif (ISF, "Indirect Site Factor") décrit la transmittance de la lumière diffusée par le ciel au travers de la voûte (modèle classique SOC, "Standard Overcast", à la répartition lumineuse isotrope par rapport à l'azimut mais croissante de l'horizon au zénith), en incluant la lumière dispersée par le feuillage. L'éclairement direct relatif (DSF, "Direct Site

Factor”) décrit la transmittance de la lumière solaire directe sous le couvert. L’éclairement direct relatif a été estimé comme le rapport entre la durée journalière des taches de soleil sous le couvert et la durée potentielle de l’ensoleillement au-dessus du couvert. La fréquence relative moyenne des taches de soleil sous le couvert rend compte de leur apparition potentielle mensuelle. Ces valeurs sont estimées sous l’hypothèse d’un couvert morphologiquement stable non perturbé par des chablis ou des interventions sylvicoles pendant toute la saison végétative d’avril à septembre. En outre, elles supposent :

- 1) le feuillage opaque à la lumière (rayonnement photosynthétique actif, PAR) ;
- 2) le parallélisme des rayons solaires ;
- 3) l’absence de l’effet de pénombre (transition entre point lumineux et ombre).

Résultats

Focus sur les taxons

Analyse génétique

Dans l’analyse faite dans STRUCTURE (figure 3), nous avons retenu le niveau K = 3, donc trois groupes, qui permettent de différencier les trois types de vignes : cultivée, sauvage (photo 2), porte-greffe.

Ainsi, quatre individus montrent clairement un profil génétique composé à moitié de gènes de vignes sauvages et à moitié de gènes de porte-greffes (masG013, masG014, masG015, masG016). Ce ne sont ni des clones, ni même des parents proches car ils ne partagent pas d’allèles en commun sur tous les locus. Un autre résultat notable est que deux autres individus (masG001 et masG048) ont quelques gènes typiques des cépages et pourraient être de ce fait des individus introgressés avec les cépages cultivés.

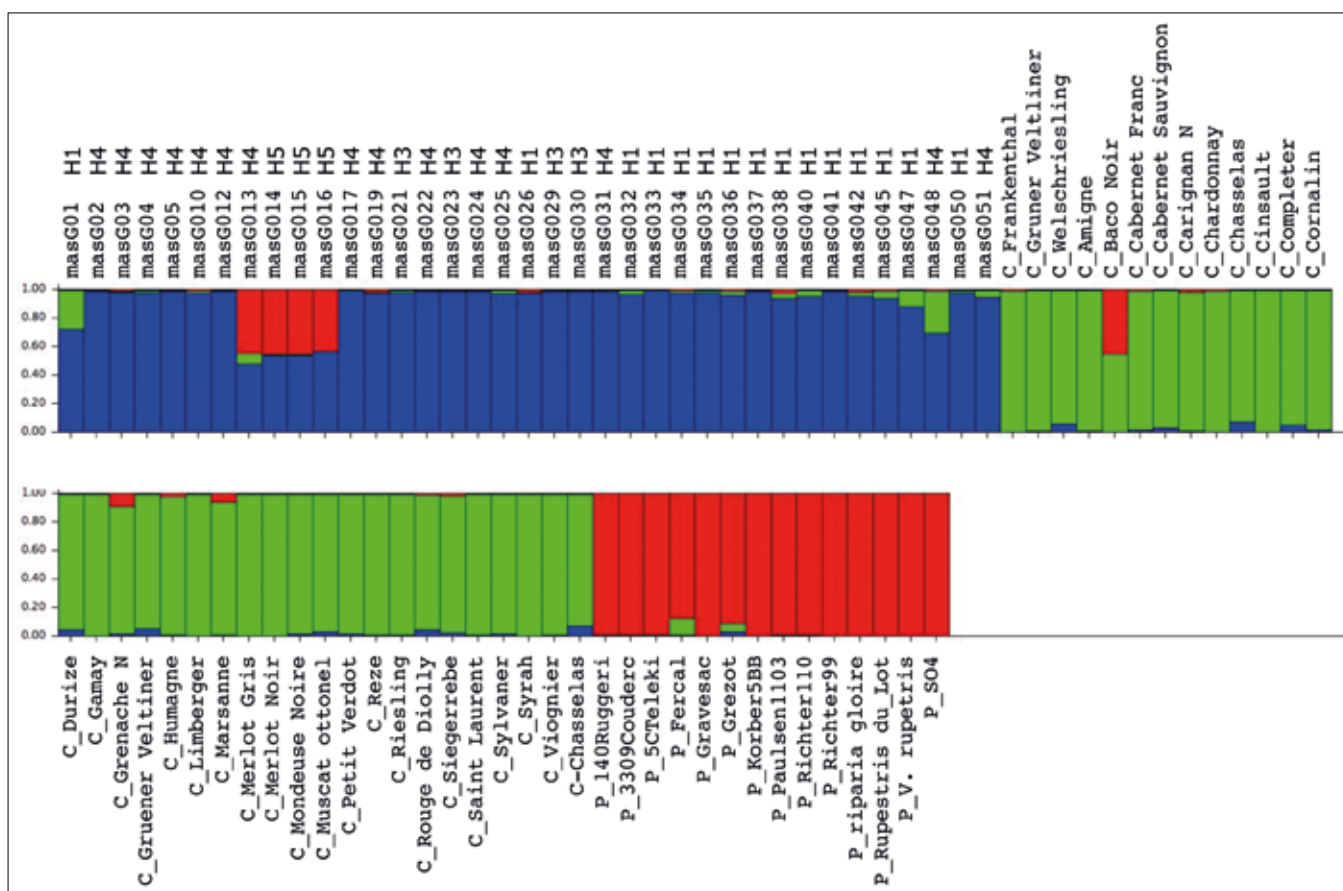


Figure 3 – Structure des populations de *Vitis* des forêts du mas Saint-Georges calculées sur la base d’un « Bayesianclusteringalgorithm » dans STRUCTURE. Chaque individu est représenté par une barre verticale, partitionnée en K segments, représentant les proportions d’ascendance de son génome en K = 3 groupes.

Après avoir retiré les six hybrides, nous constatons que tous les loci sont polymorphiques dans les trois ensembles d'échantillons : 1) du mas Saint-Georges (MG), 2) des cépages (CP) et 3) des porte-greffes (PG). La diversité génétique (H_e) est élevée pour les cépages ($H_e = 0,758$) et les porte-greffes ($H_e = 0,778$) (tableau 2). Elle est plus faible ($H_e = 0,597$) pour les vignes sauvages. L'hétérozygotie observée (H_o) des vignes sauvages (0,624) est supérieure à l'hétérozygotie attendue ($H_e = 0,597$).

Sept allèles privés ont été recensés au sein de la population sauvage ; 23 pour les 33 cépages et 38 pour les 14 porte-greffes.

La recherche sur les haplotypes a donné les résultats suivants. Pour les vraies vignes sauvages, l'haplotype H1, commun dans les populations sauvages d'Europe occidentale, a été trouvé chez quatorze individus. H3 a été trouvé chez quatre individus de vignes sauvages. H3 est présent dans les populations de vignes sauvages d'Europe centrale (Arnold *et al.* 2017) et également fréquent dans certains cépages tels que le Chardonnay ou Merlot. H4 a été retrouvé chez treize individus. H4 est présent dans certaines vignes sauvages de l'ouest de l'Europe. Il se trouve aussi communément dans des cépages tels que Chasselas et Cabernet Sauvignon.

Parmi les six individus introgressés ou hybrides, quatre sont des hybrides entre porte-greffes et vignes sauvages. Parmi ces quatre individus, masG014, masG015 et masG0163 possèdent un haplotype que l'on retrouve dans les porte-greffes issus de croisements de *Vitis* d'Amérique. Ils sont issus de graines d'un individu femelle d'origine porte-greffe. MasG013 a un haplotype H4 de *V. vinifera*. C'est donc le pollen qui est d'origine porte-greffe.

MasG01 et MasG048 sont des hybrides entre vigne sauvage et cépages cultivés. Les

haplotypes étant communs à ces deux sous-espèces, on ne peut rien conclure quant à l'origine parentale.

Stratégies de vie des vignes sauvages

Vingt-quatre pieds de vigne ont été trouvés en pleine forêt, vingt-huit en lisière le long de chemins proches de canaux. Les vignes observées dans la forêt sont distribuées en petits groupes, parfois séparés de plusieurs dizaines de mètres. Les plus grandes densités de lianes sont situées dans des sites proches de petits drains. Les vignes sauvages des lisières se répartissent assez régulièrement sur une cinquantaine de mètres. Certaines d'entre elles prennent pied sur la lisière et développent leur couronne en plein bois.

Le nombre de porteurs varie de un à quatre, les espèces étant le frêne et le peuplier blanc, l'orme, l'aubépine et le figuier.



Photo Annik Schmitzler

Photo 2 – Vigne sauvage avec réitérat en milieu intra-forestier.

Tableau 2 – Résumé de la diversité génétique dans les 3 groupes (86 individus au total). Mas Saint-Georges (MG), Cépages (CP) et Porte-greffes (PG). N = nombre moyen d'individus ; Na : nombre d'allèles ; Ne : nombre effectif d'allèles ; I : Indice d'information de Shannon ; Ho : hétérozygotie observée ; He : hétérozygotie attendue ; nombre d'allèles privés.

Pop		N	Na	Ne	I	Ho	He	Allèles Privés
MG	Moyenne	30,909	5,727	2,678	1,179	0,624	0,597	7
	Écart type	0,091	0,557	0,237	0,093	0,040	0,035	
CP	Moyenne	31,455	8,000	4,502	1,670	0,806	0,758	23
	Écart type	1,351	0,775	0,404	0,091	0,036	0,024	
PG	Moyenne	13,091	7,636	4,952	1,739	0,847	0,778	38
	Écart type	0,909	0,622	0,441	0,094	0,032	0,023	



Photo 3 – Coupe dans un tronc de vigne âgé de 40 ans, mas Saint-Georges.

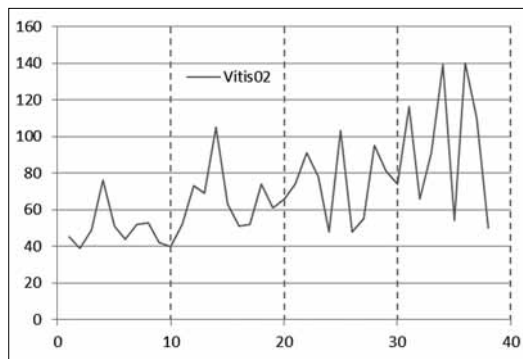


Figure 4 – Courbe des variations interannuelles de l'épaisseur des cernes de l'individu Vitis02.

Le diamètre moyen des lianes est de $4,9 \text{ cm} \pm 1,9$. Les lianes les plus grosses ont des diamètres de 7 cm et montent à 25 m, étalant leur feuillage au-dessus de leurs porteurs. L'architecture du tronc peut être verticale, sans appui intermédiaire sur d'autres tuteurs, notamment pour les plus grosses. D'autres rampent au sol sur quelques mètres (jusqu'à 10 m), s'élèvent en rencontrant un tuteur, puis retombent et recommencent à ramper faisant parfois de grands arcs de cercle de 1,50 m de diamètre. Quelques-unes divisent leurs troncs à faible hauteur, pour se partager entre plusieurs tuteurs. Les vignes mortes sont en général de petites dimensions et riches en réitérats (soit des axes issus de méristèmes latents, stimulés hormonalement en cas de besoin pour la plante), souvent près de la base. Peu de fruits ont été observés. Par ailleurs, aucun semis n'a été observé, ni sur les sentiers, ni dans les trouées forestières.

Analyse des cernes

Les comptages de cernes sur les carottes et les sections transversales indiquent des âges de 20 à 40 ans (respectivement 20, 23, 32, 38 et 40 ans) (figure 4, photo 3). Le dénombrement des cernes sur deux sections recueillies aux deux extrémités d'une tige longue de 1,60 m traduit une différence de 14 cernes, ce qui donne une croissance primaire annuelle moyenne égale à 11,5 cm/an. La figure 4 traduit les variations inter-annuelles de l'épaisseur des cernes de l'échantillon qui a fourni le plus de cernes, l'échantillon Vitis02. L'épaisseur moyenne des cernes égale 70/100 mm (âge : 38 ans). Cette tige est caractérisée par une faible croissance secondaire au cours des vingt premières années, ce qui reflète la phase d'installation du jeune plant. La tige affiche ensuite des valeurs de croissance secondaire plus élevées et une variabilité inter-annuelle beaucoup plus importante, ce qui signifie des contraintes fortes.

Focus sur l'habitat

Le tableau 3 décrit la structure du couvert. Les valeurs de la fraction de trouées (TG : moyenne 0,24 ; amplitude 0,11-0,30) et de l'ouverture relative de la voûte (CO : 0,20 ; 0,10-0,26) traduisent une porosité relativement élevée de la voûte à la lumière.

L'indice foliaire effectif L_e (1,9) est modéré avec cependant de fortes variations d'un site à l'autre (1,3-2,8). La fraction de feuillage

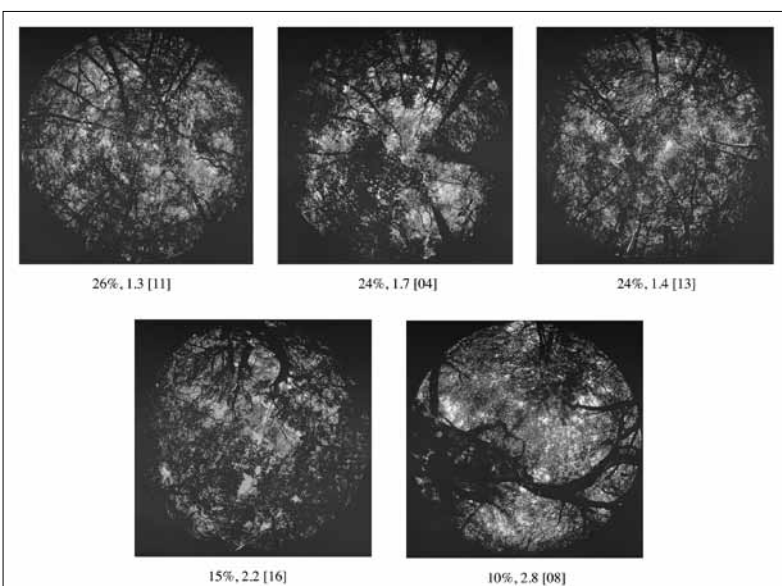


Figure 5 – Photographies hémisphériques analysées dans le boisement du mas Saint-Georges, ordonnées d'après les valeurs d'ouverture relative de la voûte (CO en %), suivies de l'indice foliaire effectif (L_e) et de leur code d'identification [HP]. Notons que la canopée la plus fermée [08] et les plus hautes valeurs d'indice foliaire sont biaisées par l'importance du tronc.

Tableau 3 – Propriétés structurales du couvert des bois de Camargue.

Fraction de trouées (TG), ouverture relative de la voûte (CO), indice foliaire effectif (L_e), indice foliaire illuminé (L_{su}) et ombragé (L_{sh}), angle foliaire moyen (\hat{A} , degrés), indice de groupement foliaire (CI_{lx}), coefficient d'extinction de la lumière (K_b), fraction de couvert (FC) et fraction de sol nu (FS) en vision nadirale. M : moyenne ; SE : erreur-type ; Min. : minimum ; Max. : maximum.

n = 5	TG	CO	L_e	L_{su}	L_{sh}	\hat{A}°	CI	K_b	FC	FS
M	0,24	0,20	1,86	0,90	0,96	22,2	0,84	0,78	0,77	0,23
SE	0,04	0,03	0,28	0,06	0,24	6,70	0,03	0,04	0,04	0,04
Min.	0,11	0,10	1,30	0,75	0,55	0,30	0,75	0,65	0,70	0,06
Max.	0,30	0,26	2,79	1,09	1,85	39,3	0,90	0,89	0,94	0,30

Tableau 4 – Éclairement solaire direct et indirect (diffus).

Jours juliens, hauteur maximale du soleil, longueur du jour (durée potentielle de l'éclairement solaire direct au-dessus du couvert, en minutes), éclairements relatifs directs (DSF %) et indirect (ISF %). Valeurs potentielles intégrées par jour pour la période feuillée supposée structurellement stable. M : moyenne (n = 5) ; ET : écart-type ; Min. : minimum ; Max. : maximum.

Jours Julien	112 Avril	142 Mai	172 Juin	202 Juillet	234 Août	264 Septembre	
Hauteur max. soleil	58°	67°	70°	67°	59°	48°	
Longueur jour (minutes)	812	884	914	888	814	728	
DSF (%)							IFS (%)
M	19,1	19,0	20,2	19,0	19,2	19,9	25,6
ET	4,3	4,4	4,5	4,2	4,2	5,1	4,0
Min.	8,8	6,8	8,0	7,5	9,1	4,9	12,1
Max.	31,9	31,6	32,0	31,3	31,6	30,8	32,3

directement éclairée (L_{su}) est en moyenne élevée (L_{su}/L_e 0,48), ce qui s'explique en partie par les petites feuilles fortement dispersées (CI 0,84 ; 0,75-0,90) caractérisant les arbres des forêts alluviales. En vue nadirale (satellitaire), la fraction du couvert (FC 0,77 ; 0,70-0,94) et la fraction de sol (FS 0,23 proche de TG 0,24 ; 0,06-0,30) expriment une forte variabilité structurale de la voûte malgré son apparente homogénéité.

En moyenne, l'angle foliaire moyen \hat{A} au-dessus de l'horizon est modéré, avec de larges variations spatiales (0°-39°). Les valeurs modérées du coefficient d'extinction de la lumière au travers de la voûte K_b (0,78 ; 0,65-0,89) traduisent une pénétration efficace de la lumière jusqu'au sous-bois. Elles introduisent au régime et à la dynamique de la lumière sous le couvert. Ainsi, contrairement à une vision subjective des photographies (figure 5), les valeurs obtenues traduisent une porosité relativement forte à l'éclairement

Tout au long de la période de croissance, sous l'hypothèse de stabilité structurale, les valeurs de DSF varient peu, en moyenne de 19 %, avec de fortes variations d'un site à l'autre (tableau 4).

Tableau 5 – Dynamique des taches de soleil.

Fréquence relative moyenne (M) des taches de soleil sous le couvert et erreur-type (ET). Valeurs théoriques pour la période feuillée (avril-septembre).

Durée (min.) n = 5	< 1	1-2	2-4	4-8	> 8
M (%)	70,6	22,2	6,8	0,4	0,0
ET	6,7	4,6	2,2	0,1	-

Près des trois quarts des durées de taches de soleil estimées pour les bois de Camargue sont inférieures à une minute (tableau 5). Les taches de soleil ne durent pas plus de huit minutes. Les trouées sont petites, aucune grande trouée n'est relevée dans les cinq PH analysées. Même si ces estimations expriment davantage la structure de la voûte que l'éclairement direct réel sous le couvert, elles fournissent néanmoins de précieuses indications sur les potentialités de transmission de l'éclairement direct sous le couvert.

La valeur moyenne de l'éclairement solaire indirect est de 25,6 % (tableau 4), avec des écarts de 12,1-32,3 %. Il est constant au cours de la saison considérée.

Discussion

Reconstruction de l'histoire du boisement de mas Saint-Georges

Conjointement aux données recueillies sur les cartes anciennes, l'ensemble des données recueillies sur le comportement des vignes, leur âge ainsi que les caractéristiques de l'habitat forestier permettent de retracer l'histoire de cette population. Dans la deuxième partie du XIX^e siècle, les endiguements ont fait baisser artificiellement le niveau de la nappe, et la forêt s'est installée sur le site. La vigne sauvage, alors encore bien présente dans le delta comme partout en Europe, s'est sans doute établie dès le début de la succession forestière. La fourchette d'âges de ces vignes n'est pourtant que de 30 à 50 ans, du fait de perturbations (feux, chablis) qui ont pu affecter le peuplement.

La morphologie en arc de cercle de certaines grosses vignes signifie une histoire complexe de grimpe, de chutes ou d'affaissements. Une fois dans la canopée, ces vignes s'établissent durablement et entament un développement horizontal en hauteur.

L'étude des cernes montre que d'autres vignes se sont plutôt développées en sous-bois. Il est avéré en effet que les taches de soleil stimulent davantage la photosynthèse des plantes de sous-bois que l'éclairage diffusé sous la voûte (Chazdon 1988 ; Pearcy 1990 ; Chazdon & Pearcy 1991). Or, notre étude montre que bien que dense, la couverture forestière reste très poreuse à la lumière, ce qui visiblement suffit pour la croissance des jeunes vignes sauvages.

D'après le propriétaire, ce site marécageux a pu être un vignoble avant de devenir forestier. En effet, lorsque le phylloxéra s'est répandu en Europe, la Camargue est devenue l'un des seuls endroits où il était encore possible de planter des vignes franc de pied (c'est-à-dire des cépages non greffés sur des porte-greffes américains). Le site du mas Saint-Georges a peut-être pu faire partie de ces initiatives de plantation. La forêt y aurait repris ses droits après abandon de ce vignoble, éliminant les vignes cultivées qui ne supportent en général guère la fermeture du milieu. Les vignes sauvages, adaptées à l'ambiance forestière, s'y sont alors installées. Vigne cultivée et porte-greffe ont dû se maintenir autour du boisement et échanger des gènes avec la population sauvage. Puis les vignes cultivées échappées

ont disparu. Seuls les porte-greffes se sont maintenus, relégués sur quelques lisières.

Dans les deux cas, c'est bien la libre évolution du milieu, sans usage anthropique marqué sur une large surface, qui a permis l'établissement et le maintien des vignes sauvages, dans un contexte encore très humide. Toutefois, les conditions semblent moins bonnes actuellement : les vignes souffrent de la chute des branches mortes des arbres de la canopée, ce qui mène à des cassures et à la mort de certains sarments. Celles qui tombent au sol repartent par marcottage, ou alors meurent.

Une population diversifiée

La diversité génétique des vignes sauvages du mas Saint-Georges est légèrement plus basse que la moyenne des données européennes pour l'Espagne (de Andres *et al.* 2012), le Portugal (Lopes *et al.* 2009), l'Italie (Grassi *et al.* 2003), l'Autriche (Arnold *et al.* 2017), la Sardaigne (Zecca *et al.* 2009) et plus au nord, la Seine (Arnold *et al.* 2009). Cela reflète le confinement extrême de cette population. Les résultats génétiques et l'absence de semis mettent aussi en évidence que cette population appartenait à une population beaucoup plus large et dynamique au sein de laquelle les échanges génétiques se faisaient à des échelles spatiales bien plus larges.

Par ailleurs, les trois haplotypes retrouvés dans les vignes sauvages pures montrent que ce site se trouve dans une zone de convergence entre des haplotypes de l'ouest, du centre et du sud du bassin méditerranéen, comme l'a déjà démontré Arroyo-Garcia *et al.* (2006). On note tout de même l'absence de l'haplotype H2 qui est présent dans les populations de l'est de l'Europe, notamment le Danube (Arnold *et al.* 2017).

Malgré un nombre réduit de porte-greffes issus de culture, la diversité génétique de ces taxons est très élevée avec un nombre d'allèles privés double de ceux présents chez les cépages cultivars, et cinq fois supérieur chez les vignes sauvages. Cela est normal, car ces individus sont issus d'hybridations artificielles entre espèces américaines différentes. Les hybrides vigne sauvage/porte-greffe ou cépages se font dans les deux sens (entre pollens d'individus sauvages et de porte-greffes et réciproquement).

Dans cette micro-population du mas Saint-Georges, existe donc bien un complexe de *Vitis* de différentes origines, mais encore

dominé par la vigne native, à l'inverse des autres sites du delta et de la basse vallée du Rhône (Arrigo & Arnold 2007).

Une reproduction sexuée inexistante pour la vigne sauvage, mais vigoureuse pour les hybrides

En dépit de conditions écologiques favorables pour les semis (bords de canal et de chemins toujours humides), nous n'avons trouvé aucun semis au cours des investigations faites dans ce boisement. Nous ne connaissons toutefois pas le ratio des plants mâles et femelles, car l'observation des grappes est difficile dans une canopée aussi dense. En effet, s'il est trop déséquilibré, cela pourrait expliquer la rareté des semis. Toutefois, la rareté des semis est générale en Europe. Il semblerait donc que la vigne sauvage ne puisse plus se reproduire, pour des raisons complexes et mal élucidées (sex-ratio des adultes déséquilibré, mais aussi concurrence végétale au sol, maladies ?). En revanche, nous avons observé de belles régénérations de semis d'individus hybridés dans le boisement voisin de frêne, peuplier blanc, orme et chêne pubescent de Meyranes. Ces hybrides sont peut-être issus d'individus adultes hermaphrodites, ce qui facilite la formation de fruits, ou peut-être aussi ont-ils hérité de traits biologiques nouveaux, plus favorables au contexte écologique actuel de la Camargue.

Conclusion

Les vignes sauvages ont occupé l'ensemble de la Provence durant des centaines de milliers d'années, ainsi que l'attestent les études paléobotaniques du Quaternaire (Saporta 1867) et holocènes (Ali *et al.* 2003). L'espèce a considérablement réduit son aire de distribution après les années 1950. Les derniers sites où elle subsiste sont donc particulièrement précieux.

Nous restons toutefois pessimistes quant à l'avenir de la sous-espèce, en raison de la rareté des adultes et de l'absence de toute reproduction sexuée. En revanche, les porte-greffes échappés abondent dans tout le delta. Leur vigueur à l'état adulte est spectaculaire : certains pieds pouvant recouvrir des centaines de mètres le long des routes et des digues. Par ailleurs, ils font des fruits en abondance, qui

sont transportés par les oiseaux. Les semis se retrouvent partout le long des digues et des chemins. L'avenir du genre *Vitis* semble bien passer par l'expansion généralisée d'individus issus de ce complexe d'hybridation.

Peut-on envisager de prolonger la survie des dernières vignes sauvages de Camargue dans ce boisement du mas Saint-Georges ? À court terme, nous encourageons le propriétaire des lieux à protéger ce site de coupes forestières massives, et à surveiller étroitement l'évolution de sa population, en collaboration avec l'association des Amis du Vigueirat. En dehors de ce lieu, une autre action importante serait d'éviter les tailles des haies dans les sites de Fiérouse et de la Tour du Valat.

L'avenir de la vigne dépend toutefois d'actions bien plus ambitieuses, comme le retour d'inondations dynamiques autour des bras du fleuve et une reconquête forestière plus large. Dans les boisements denses et inondés, il semblerait que les taxons américains et les vignes cultivées échappées y soient moins à l'aise, ainsi que cela a été décrit dans le parc national du Danube (Arnold *et al.* 2017). Il s'agit là d'un choix d'une société tout entière, mais qui se justifierait dans le cas de cette vaste aire protégée.

Remerciements

Tous nos remerciements vont à Jean-Claude Tarazzi, propriétaire du mas Saint-Georges, qui nous a laissés explorer le site forestier à plusieurs reprises et a fourni des données inédites sur l'histoire du boisement ; Marine Pascal et Grégoire Macé, chargés de mission patrimoine naturel du Marais du Vigueirat qui nous ont accompagnés sur le terrain, en accord avec le propriétaire, et Pascal Grébet (Police administrative de la nature, référent espèces protégées DDTM 13). Le service Mer, eau et environnement, pôle Nature et territoires (Marseille) qui nous a mis en contact avec le CBN Méditerranée afin d'obtenir les autorisations de prélèvements. Nos remerciements vont également au relecteur anonyme qui nous a permis d'améliorer le texte.

Références

- Ali A.A., Guendon J.L., Terral J.F. & Roiron P., 2003. Les systèmes travertineux holocènes et les paléopaysages méditerranéens et subalpins (France) : une analyse géobotanique séquentielle à haute résolution spatiale. *Géographie physique et Quaternaire* 57(2-3) : 219-235.
- Andrés M.T., Benito A., Perez-Rivera G., Ocete R. & Lopez M.A., 2012. Genetic diversity of wild grapevine populations in Spain and their genetic relationship with cultivated grapevines. *Mol. Ecol.* 21: 800-816.
- Anzani R., Failla O., Scienza A. & Camprostrini F., 1990. Wild grapevine (*Vitis vinifera* var. *sylvestris*) in Italy: Distribution, characteristics and germplasm preservation. *Vitis* (Special Issue) 29: 97-112.
- Arnold A., 2002. Écologie de la vigne sauvage (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris* [Gmelin] Hegi.) dans les forêts alluviales et colluviales d'Europe. *Geobotanica Helvetica* 76 : 256.
- Arnold A., Bachman O., Schnitzler A., 2017. Insights into the *Vitis* complex in the Danube floodplain (Austria). *Ecol. Evol.* 7(19): 7796-7806.
- Arnold A., Schnitzler A., Parisot C. & Maurin A., 2009. A historical reconstruction of a relictual population of wild grapevines (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*, [Gmelin], Hegi) in a floodplain forest of the upper Seine valley, France. *River Res. Applic.* 26: 904-914.
- Arrigo N. & Arnold C., 2007. Naturalised *Vitis* rootstocks in Europe and consequences to native wild grapevine. *PlosOne* 6, e521.
- Arrigo N., 2005. *Lambrusques de la vallée du Rhône. Une approche génétique et écologique*. Travail de Master, université de Neuchâtel, 144 p.
- Arroyo-García R., Lefort F., de Andres M.T., Ibáñez J., Borrego J., Jouve N., Cabello F. & Martínez-Zapater J.M., 2002. Chloroplast microsatellite polymorphisms in *Vitis* species. *Genome*, 45(6): 1142-1149.
- Arroyo-García R., Ruiz-García L., Bolling L., Ocete R., Lopez M.A., Arnold C. et al. 2006. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Mol. Ecol.* 15(12): 3707-3714.
- Bowers J. E., Dang, G. S., Vignani R., & Meredith C. P., 1996. Isolation and characterization of new polymorphic simple sequence repeat loci in grape (*Vitis vinifera* L.). *Genome* 39: 628-633.
- Bowers J.E., Dangl G.S. & Meredith C.P., 1999. Development and characterization of additional microsatellite DNA markers for grape. *American Journal of Enology and Viticulture* 50(30): 243-256.
- Bravard J.P., Provansal M., Arnaud-Fassetta G., Chabbert S., Gaydou P., Dufour S., Richard F., Valloteau S. Melun G. & Passy P. 2008. Un atlas du paléo-environnement, de la plaine alluviale du Rhône de la frontière suisse à la mer. In: Desmet M., Magny M. & Mocchi F. (éd.), *Du climat à l'homme : dynamique holocène de l'environnement dans le Jura et les Alpes*. Edytem, Chambéry, *Cahiers de Paléoenvironnement*, 6 :101-116.
- Chauvelon P., 1996. *Hydrologie quantitative d'une zone humide méditerranéenne aménagée : le bassin du Fumemorte en Grande Camargue, delta du Rhône*. Thèse de doctorat, université de Montpellier.
- Chazdon R.L. & Pearcy R.W., 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.
- Chazdon R.L., 1988. Light variation and carbon gain in rain forest understory plants. *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- Gonsamo A., Walter J.M. & Pellikka P., 2011. CIMES: A package of programs for determining canopy geometry and solar radiation regimes through hemispherical photographs. *Computers and Electronics in Agriculture* 79: 207-215.
- Grassi F., Imazio S., Failla O., Scienza A., Ocete-Rubio R., Lopez M.A., Sala F. & Labra M., 2003. Genetic isolation and diffusion of wild grapevine Italian and Spanish populations as estimated by nuclear and chloroplast SSR analysis. *Plant Biol.* 5, 6: 608-614.
- Lopes M.S., Mendonça D., Rodrigues dos Santos M., Eiras-Dias J.E. & da Camara Machado A. 2009. New insights on the genetic basis of Portuguese grapevine and on grapevine domestication. *Genome*, 52: 790-800.
- Molinier R. & Tallon G., 1965. Études botaniques en Camargue. I. La Camargue, pays de dunes, II. Vers la forêt en Camargue. *La Terre et la Vie. Revue d'écologie appliquée* 1-2:1-192.
- Ocete R., Ocete E. & Ocete-Perez C., 2012. Ecological and sanitary characteristics of the Eurasian wild grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris* [Gmelin] Hegi) in Georgia (Caucasian region), *Plant Genet. Resour-C.* 10(2): 155-162.
- Peakall R., & Smouse P.E., 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes.* 6: 288-295.
- Pearcy, R.W. 1990. Sun-flecks and photosynthesis in the plant canopy. *Ann. Rev. Plant Physio.* 41: 421-453.
- Pichard G. & Roucaute E., 2014. Sept siècles d'histoire hydroclimatique du Rhône d'Orange à la mer (133-2000). Climat, crues, inondations. *Méditerranée* (hors série), 192p.
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Saporta G. de, 1867. La flore des tufs quaternaires en Provence. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 14 : 1-32.
- Schnitzler A. & Arnold C., 2010. Contribution des lianes à la biodiversité forestière méditerranéenne. *ecologia mediterranea* 36(1) : 5-24.
- Schnitzler A., 2014. Distribution, données floristiques et architecture des boisements du delta du Rhône (sud-est de la France). *ecologia mediterranea* 40(2) : 1-16.
- Schweingruber F.H., 1988. *Tree rings. Basics and applications of dendrochronology*. D. Reidel Publishing Co., Dordrecht, 276 p.
- Sefc K. M., Regner F., Turetschek E., Glössl J., & Steinkellner H., 1999. Identification of microsatellite sequences in *Vitis riparia* and their applicability for genotyping of different *Vitis* species. *Genome* 42(3): 367-373.
- Thomas M. R. & Scott N. S., 1993. Microsatellite repeats in grapevine reveal DNA polymorphisms when analysed as sequence-tagged sites (STSs). *TAG Theoretical and Applied Genetics* 86(8): 985-990.
- Zecca G., De Mattia F., Livicu G., Labra M., Sala F. & Grassi F., 2009. Wild grapevine: *sylvestris*, hybrids or cultivars that escaped from vineyards? Molecular evidence in Sardinia. *Plant Biol.* 12: 558-562.