

Les vignes sauvages colluviales *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi dans le massif jurassien, nouvelles données

par Gilles André, Max André, Yorick Ferrez et Thierry Lacombe

Gilles André, 4 rue du Presbytère, F-25580 Athose-Les Premiers Sapins

Courriel : gilles.andre7@wanadoo.fr

Max André, 2 chemin de la Chapelle, F-25580 Echevannes

Courriel : max.andre@wanadoo.fr

Yorick Ferrez, Conservatoire botanique national de Franche-Comté - Observatoire régional des Invertébrés, 7 rue Voirin, F-25000 Besançon

Courriel : yorick.ferrez@cbnfc.org

Thierry Lacombe, INRA - UMR 1334 AGAP - Equipe Diversité, Adaptation et Amélioration de la Vigne (DAAV), 2 place Viala, bât.21, F-34060 Montpellier

Courriel : thierry.lacombe@inra.fr

Résumé – La vigne sauvage autochtone, *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, est une sous-espèce considérée comme rare et menacée en France et en Europe. De récentes prospections de ce taxon nous ont permis de découvrir de nouvelles stations, aux effectifs importants, plus de 1300 individus au total, dans le massif jurassien et plus particulièrement en Franche-Comté. Quelques stations préphylloxériques ont également pu être retrouvées. Les caractéristiques de cette métapopulation, certainement la plus importante d'Europe connue à ce jour, sont détaillées dans cet article : répartition, structuration spatiale des stations, altitudes, expositions, milieux, composition en âges. Ces vignes sauvages sont, pour leur très grande majorité, localisées dans des milieux originaux, peu cités antérieurement, à savoir des forêts colluviales à forte naturalité : érable-lime-hêtre de pente et corylaie de pente, aussi bien en ubac qu'en adret. La position phytosociologique de ces différents groupements est discutée, ainsi que les caractéristiques biologiques et écologiques du taxon. Les liens avec la géologie sont analysés et comparés avec ceux des cépages cultivés dans les vignobles jurassiens. Autant que possible, la détermination du taxon a été systématiquement confirmée par des analyses génétiques qui nous ont aussi permis de montrer la spécificité des populations jurassiennes par rapport à d'autres populations françaises et étrangères. Une réflexion sur l'indigénat, les menaces, le degré de protection et la gestion des vignes sauvages jurassiennes est également proposée.

Abstract – The indigenous wild grapevine, *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, is considered as a rare and endangered subspecies in France and in Europe. Recent collection of this taxon allowed us to discover new and numerous stations, more than 1300 plants in total, in the Jura massif and in Franche-Comté more specifically. Some prephylloxeric stations could also be found again. The characteristics of this metapopulation, most probably the largest so far known in Europe, are detailed in this paper: geographical distribution, spatial structuring of stations, altitudes, exposures, ecological environments, age structure. These wild grapevines are located, in the vast majority, in original environments, rarely mentioned previously, namely colluvial forests with great naturality: maple-lime-beech and hazel slope forests, on north-facing as well as south-facing sides. The phytosociological position of these groupings is discussed as well as the biological and ecological features of the taxon. The links with geology are analysed and compared with those of the grape cultivars of Jura vineyard. As far as possible, the taxon identification has systematically been confirmed by genetic analysis which allowed us to show the specificity of the Jura populations compared to other French and foreign populations. A reflection on the Jura wild grapevines indigenous status, level of protection and management is also proposed.

Mots-clés : *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, vigne sauvage, lambrusque, inventaire, géologie, biologie, écologie, phytosociologie, forêts de pente, analyse génétique, Franche-Comté, massif jurassien.

Keywords : *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, wild grapevine, inventory, geology, ecology, phytosociology, slope forests, genetic analysis, Franche-Comté, Jura massif.

Introduction

V*itis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, la vigne sauvage ou lambrusque spontanée autochtone (Levadoux, 1956), est une sous-espèce qualifiée actuellement de rare en France (Tison & de Foucault, 2014) et qui bénéficie depuis 1995 d'un statut de protection national. Les plus récentes synthèses sur ses effectifs et sa répartition en France (Lacombe *et al.*, 2003), ainsi qu'en Europe (Arnold *et al.*, 1998), s'accordent pour dire que la vigne sauvage est non seulement rare, mais qu'elle est menacée, son aire de répartition étant partout en régression.

En Franche-Comté, jusque récemment, une seule station était reconstruite, dans des éboulis à Mandeuve (Arnold *et al.*, 1998 ; Ferrez *et al.*, 2001). Entre 2010 et 2015, la découverte de vigne sauvage dans d'autres éboulis calcaires comtois a été confirmée par la présence de belles stations autour de Vieilley (25) et de Laissey (25) (Keller, 2013 ; 2014 ; 2015). Des observations ponctuelles ont également été faites, dans ces mêmes secteurs, par Ballaydier en 2015 et Grosbois en 2011 *in* Taxa (©SBFC/CBNFC-ORI)¹.

Ces découvertes récentes, ainsi que la mise au jour de plusieurs mentions et indices historiques inédits de la présence ancienne de vigne sauvage en Franche-Comté (André & André, 2016), nous ont incités, d'une part, à élargir et approfondir sa prospection tout en vérifiant par des études génétiques le statut taxonomique des pieds découverts et, d'autre part, à récolter des informations concernant la biologie et l'écologie de la plante.

1. Base de données commune à la SBFC et au CBNFC-ORI.

L'étude que nous présentons a bénéficié de financements pour les analyses d'ADN et de coordinations avec plusieurs institutions dans le cadre de différents programmes ou partenariats : avec l'INRA/ONF dans le cadre du programme national Vitis (ONF-ISEM-INRA)², avec le Lycée Xavier Marmier de Pontarlier dans le cadre du programme Génome à l'école, avec l'IFV³ et avec la DREAL⁴ de Franche-Comté dans le cadre d'une actualisation des ZNIEFF de Franche-Comté pour l'année 2017.

Après un résumé des connaissances actuelles sur *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, nous décrirons la méthodologie utilisée pour les prospections, les prélèvements et analyses ADN et les caractérisations des stations et des individus. Nous présenterons ensuite les résultats et nous discuterons de leurs apports à la connaissance de la biologie de la vigne sauvage, de son écologie et de son positionnement phytosociologique, de son indigénat et des menaces qui pèsent sur le taxon.

Résumé des connaissances sur *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi

Distribution

L'aire de répartition de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, actuellement très fragmentée, est centrée sur le sud-est de l'Europe et le Proche-Orient (figure 1). « *De manière générale, les populations sont formées de moins de dix individus et les*

2. Office National des Forêts - Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier - Unité Mixte de Recherche AGAP, Équipe Diversité, Adaptation et Amélioration de la Vigne (INRA).

3. Institut Français de la Vigne et du Vin.

4. Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement.

deux sexes ne sont pas toujours présents » (Arnold, 1999). Selon cet auteur, cette répartition est également assez mal connue, faute de données récentes fiables pour de nombreux pays. Les difficultés d'identification correcte du taxon sont une autre raison de sa relative méconnaissance. Plus récemment, le regain d'intérêt suscité par les lambrusques sauvages, principalement en termes de diversité génétique, a donné lieu dans plusieurs pays à la publication d'études régionales ou nationales et plusieurs populations relativement importantes de vigne sauvage ont été décrites et étudiées (115 pieds dans « la plus grande population de vigne sauvage dans le Sud de la péninsule ibérique » (Arroyo-García *et al.*, 2016) ; 160 pieds en ripisylve au bord du Danube, « la plus grande population de vigne sauvage en Europe » (Arnold *et al.*, 2017). Au niveau européen, il faut également signaler d'autres publications récentes indiquant la présence de ce taxon dans un certain nombre de pays, issues du programme InWiGrape de l'ECPGR (European Cooperative Programme for Plant Genetic Resources) qui a pour objectif de regrouper les efforts des chercheurs en vue de la préservation des ressources génétiques de la vigne (documents en ligne et données bibliographiques sur le site dédié de l'ECPGR).

Pour la France, la dernière synthèse nationale publiée (Lacombe *et al.*, 2003) permet de préciser sa répartition : les principales populations recensées par les auteurs se situent dans le Midi (régions Languedoc-Roussillon, Aquitaine, Midi-Pyrénées), la Corse, et à un degré moindre en Alsace⁵ et dans le Doubs (à Mandeuve), avec quelques

5. Pour la plupart, les stations actuelles de la vallée du Rhin sont liées à un vaste programme de réintroduction.

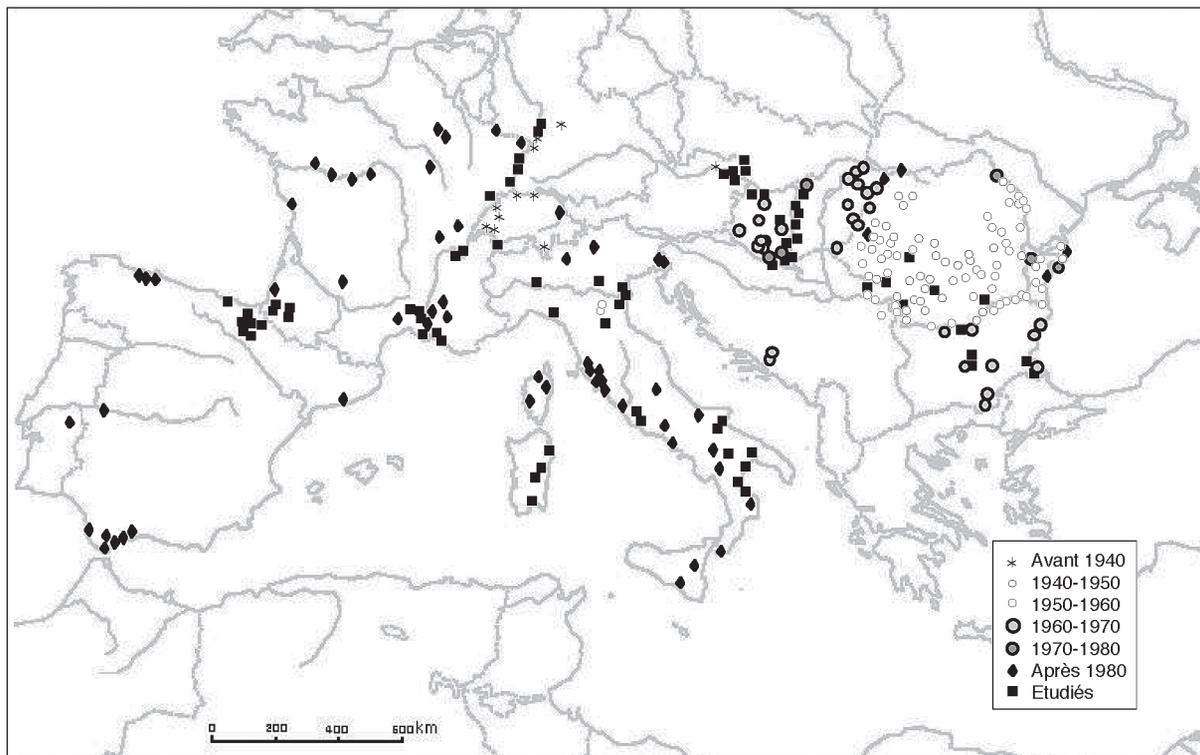


Figure 1 : aire de répartition de la vigne sauvage européenne (Arnold, 1999).

pieds chacune. En conclusion, les auteurs précisent : « Avec guère plus de 300 individus prospectés sur le territoire français, la vigne sauvage est donc bien une espèce menacée. De plus, les lambrusques ont souvent été observées soit isolées soit avec un très petit effectif par population ». Seules quelques populations importantes de quelques dizaines d'individus sont signalées dans cette synthèse, notamment au Col de la Croix (Corse), au Pic Saint-Loup (Hérault) et en Forêt de Grésigne (Tarn). Depuis cette publication de 2003, plusieurs stations françaises ont été découvertes par l'équipe de l'INRA de Montpellier et ses partenaires, notamment en Charentes et en Val de Loire, mais généralement avec des effectifs réduits. Il est à signaler que parallèlement à ce recensement de 2003 une station découverte dès 1990 dans la Bassée, en site alluvial dans la vallée de la Seine (Arnal & Zanre, 1990), s'est révélée contenir plus de 120 individus (Parisot, 1999 ; Arnold *et al.*,

2010). D'autres populations sont signalées dans le Perthois (Parent, 1988 ; Didier & Royer, 2002), pays de Loire... Historiquement la vigne sauvage était commune avant la crise sanitaire de la fin du XIX^e siècle (Arnold, 1999).

Les différentes bases de données accessibles sur Internet ne sont pas réellement à jour, le statut de l'espèce expliquant peut-être les indications partielles présentes.

Stations connues en Franche-Comté et sur le massif jurassien avant cette étude

Historiquement, la première station considérée comme étant réellement de vigne sauvage est celle de Mandeuve dans les éboulis de Champvermol (Arnold *et al.*, 1998 ; Ferrez *et al.*, 2001). Cette station avait été déjà visitée dès 1971 (Richard, 1971) et même mentionnée dès 1853 par Charles

Contejean sous « *Vitis vinifera* L. ». (Contejean, 1853 ; André & André, 2016). Apparemment, aucune analyse génétique n'avait été publiée à ce jour sur cette station.

Plus récemment, Thierry Lacombe a découvert une station à Montfaucon (25) en 2005 et Johann Keller (ONF) a observé dès 2010 lors d'une cartographie des habitats quelques pieds de vigne sauvage dans la réserve Biologique de la Dame Blanche, sur les communes de Bonnay (25) et Mérey-Vieille (25). Les recherches dans ce secteur poursuivies en 2013 ont abouti à la découverte de 12 pieds de vigne sauvage (Keller, 2013). En 2014, de nouvelles prospections ont permis de recenser 58 pieds supplémentaires. Au total, 70 pieds ont été ainsi recensés sur les communes de Bonnay, Mérey-Vieille et Vieille (25) (Keller, 2014).

En 2015, suite à une convention DREAL-ONF (Direction territoriale de Franche-Comté), de nou-

velles découvertes de vigne sauvage (58 pieds) ont été réalisées, à savoir dans la Réserve Biologique Dirigée de Laissey (25), dans la vallée du Doubs (Keller, 2015).

Par ailleurs, quelques mentions historiques plus anciennes (XIX^e siècle), apparaissant soit dans des flores soit dans des herbiers, certaines assez bien localisées dans des biotopes particuliers, nous ont amené à penser que leurs auteurs avaient probablement observé des pieds de lambrusques spontanées autochtones (André & André, 2016). Les localités signalées dans ces documents ont fait l'objet de certaines de nos prospections dans la présente étude.

Pour le Jura suisse, aucune donnée contemporaine, mais le taxon est connu historiquement : des données anciennes le signalent de la région de Bâle, de l'Orbe (début XX^e, donnée considérée comme douteuse) et très anciennement du bassin de l'Aar à Brugg (XVI^e siècle) et de la Birse (XVIII^e) (Arnold, 1999 ; Delarze, 2009). Le Jura bugesien abrite également quelques stations historiques et contemporaines (Sagot, 1878 et base de données Taxa (©SBFC/CBNFC-ORI) consultée le 01/02/2018). Pour le département de l'Ain, quelques indications en ripisylves sont enregistrées dans la base de données Taxa et mériteraient d'être confirmées.

Enfin, signalons que la présence de la vigne sauvage sur le massif jurassien est attestée dans des périodes très anciennes (Néolithique), des pépins ayant été trouvés autour des habitations palafittiques des lacs jurassiens (Jacquat, 1988).

Données morphologiques

La vigne sauvage ressemble fortement à la vigne cultivée *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* (= *sativa* DC)

(figure 2). De nombreux auteurs (Gmelin, 1805 ; Arnold, 2002 ; Lacombe, 2012 ; Zdunic *et al.*, 2017) s'accordent pour dire que le principal critère morphologique discriminant permettant d'identifier la lambrusque autochtone est la dioécie (figures 3 et 4), alors que les vignes cultivées sont hermaphrodites, rarement femelles. De ce fait, les indications, dans la littérature, de vignes sauvages hermaphrodites doivent être prises avec prudence. En effet, les deux sous-espèces sont capables de s'hybrider et de donner naissance à des individus hermaphrodites à phénotype 'sylvestris' (lambrusques férales ; Levadoux, 1956). Bien souvent une analyse génétique est nécessaire pour mettre en évidence le caractère hybride de ces individus.

On ne confondra pas les lambrusques autochtones avec les nombreux porte-greffes américains ou franco-américains, pour la plupart dioïques, mais dont les caractéristiques foliaires sont bien différentes de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*.

Parmi les caractères morphologiques (figures 2-8) de la feuille permettant de distinguer *a priori* les individus *sylvestris* des individus *sativa*, nous pouvons noter (extrait de Lacombe *et al.*, 2003 et Zdunic *et al.*, 2017) :

- sinus pétiolaire ouvert à très ouvert ;
- feuille adulte souvent à un ou trois lobes, rarement à 5 lobes et plus (figures 5 et 6) ;
- dents moyennes à petites par rapport à la taille du limbe ;
- hauteur des dents moyenne à très courte par rapport à la largeur des dents.

À partir de ces caractères foliaires, certains auteurs, notamment bul-

gares, ont distingué plusieurs variétés de vigne sauvage (Katerov *et al.*, 1990). L'existence de caractères foliaires différents entre les deux sexes (dimorphisme sexuel) n'est avérée que pour les populations de l'est de l'Europe (Levadoux 1956 ; Arnold, 2002) (figure 7).

Ajoutons pour les autres parties de la plante :

- grappe petite, lâche, à baie noire violacée arrondie et de petite taille (< 1 cm de diamètre) (figure 8) ;
- pépin (de 1 à 3 par baie) de forme arrondie à bec court, chalaze située au centre de la face dorsale de la graine ;
- bourgeonnement souvent duveteux à cotonneux (figure 9)
- rougissement notable des feuilles à l'automne (figure 10).

Sur le terrain, l'ensemble de ces caractéristiques ne sont, bien souvent, pas totalement observables du fait de la situation des feuilles adultes à 20-25 m de hauteur dans la canopée. On évitera notamment toutes les feuilles issues de gourmands qui présentent souvent une découpe, une épaisseur, un relief et une villosité bien différents des feuilles placées en pleine lumière.

Biologie

La vigne sauvage est une liane dont la période végétative s'étale du mois de mars au mois de novembre, avec une maturité des raisins en fin d'été (Galet, 1993). Sa longévité est dite importante, sachant que la structure interne des tiges ne permet pas d'appliquer avec précision les principes de la dendrochronologie, les cernes étant très peu marqués. La détermination de l'âge de l'arbre-support peut fournir une indication sur l'âge de la vigne, mais, comme on le verra plus loin, l'import-

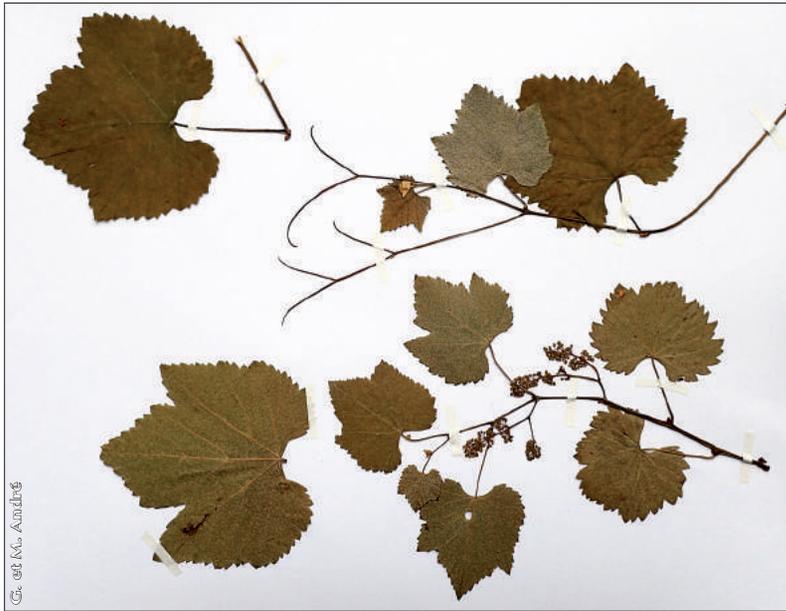


Figure 2 : part d'herbier de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ougney-Douvot, 25, pied femelle, 07/07/2016.

Figure 3 : inflorescence mâle de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Arbois, 39, 12/06/2017.



Figure 4 : jeunes baies issues de fleurs femelles (fécondées) de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Arbois, 39, 29/06/2017.

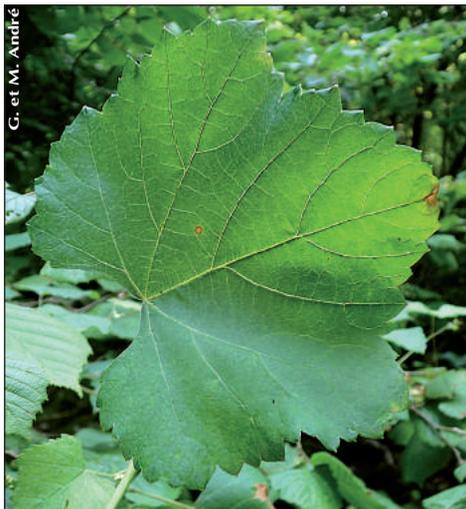


Figure 5 : feuille adulte de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, face supérieure, Champlive, 25.

Figure 6 : feuille adulte de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, face inférieure, Champlive, 25.



tance de la reproduction végétative limite la portée de cette indication. Les lambrusques sauvages peuvent se reproduire par reproduction sexuée et par reproduction végétative.

La reproduction sexuée est dite allogame stricte du fait de la doïcie de la sous-espèce. Les grains de pollen sont soit transportés par le vent, soit par des insectes pollinisateurs, sachant que la littérature n'est pas très riche sur ce sujet. Une étude récente, en Italie, réalisée sur des pieds cultivés dans une station expérimentale, indique comme pollinisateurs principaux : des coléoptères (*Oedemeridae*, *Cantharidae* et



Figure 7 : part d'herbier de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Laissey, 25, pied mâle, 26/06/2016.



Figure 8 : grappe de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ougney-Douvot, 25, 11/10/2017.

Figure 9 : bourgeonnement et jeune feuille de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ougney-Douvot, 25.



Figure 10 : rougissement automnal de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ivrey, 39.



Les baies, souvent peu nombreuses, attirent de nombreux oiseaux frugivores ou des mammifères lorsqu'elles tombent à terre, mais aucune liste d'espèces n'est disponible dans la bibliographie. La littérature suggère que la dissémination principale des graines est l'ornithochorie. En ripisylve, on peut facilement admettre que les crues peuvent constituer également un vecteur de propagation de la vigne sauvage.

En laboratoire, le taux de germination des pépins de lambrusque sauvage est comparable à celui des pépins de variétés cultivées, mais elle est très rarement observée dans la nature, où les plantules issues de semis sont rapidement détruites par divers animaux phytophages (mammifères, gastéropodes, insectes). Arnold, lors de son travail de thèse, indique n'avoir jamais observé de semis de vigne sauvage en forêts colluviales (Arnold, 2002). À notre connaissance, une seule donnée récente existe dans la littérature, signalée dans un éboulis de la vallée du Rhône en Chablais valaisan (Delarze, 2009). En ripisylves, les données sont un peu plus nombreuses, mais restent toujours rares. Pour Arnold (2002), les jeunes semis, au stade herbacé, ne semblent pas être héliophiles et montrent une nette préférence pour les ourlets et sous-bois avec une présence d'eau. Les observations de Delarze (2009) pour les forêts colluviales valaisannes ne concordent pas avec l'étude précédente en ripisylves.

Très rapidement, la jeune plantule ne peut se développer sans un apport supplémentaire de lumière. Une perturbation rapide du milieu doit intervenir pour lui permettre de développer un long rameau qui prendra appui sur la végétation arbustive pour partir à la conquête de la canopée. Cette perturbation

est directement liée à la dynamique importante des milieux naturels qui abritent l'espèce. Cela peut expliquer, au moins en partie, la rareté des stations de vignes sauvages dans les forêts secondaires de plaine.

Tous les auteurs s'accordent pour dire que la reproduction sexuée des lambrusques sauvages est actuellement très précaire et hypothèque d'une certaine manière la conservation de l'espèce.

Par contre, la reproduction végétative, essentiellement par marcottage, est très importante et constitue aujourd'hui le principal mode de reproduction du taxon, sachant que les modalités en milieu naturel de cette reproduction végétative ne sont connues que partiellement (Arnold, 2002). Lors de la chute de son support (vieillesse, inondations, éboulements et tempêtes) ou lors d'une section de la tige principale, la vigne sauvage adulte ne meurt pas systématiquement une fois au sol. Elle peut émettre très rapidement de longs rejets, principalement au niveau de courbures importantes de la liane, qui partent à la conquête de nouveaux supports. Un afflux important de lumière semble nécessaire pour cette croissance accélérée des rameaux.

Nous ne possédons malheureusement que peu d'études récentes sur la tolérance de la vigne sauvage vis-à-vis des maladies (ex. Ocete *et al.*, 2011 ; This *et al.*, 2001). Il est classiquement admis qu'une des causes de raréfaction de la vigne sauvage en Europe serait liée aux différents pathogènes venus des Amériques, maladies cryptogamiques et phylloxéra. Le maintien de la vigne sauvage dans ces deux milieux de prédilection, les ripisylves et les terrains colluviaux, semble lié à des données pédologiques. Les sols aérés, caillouteux à sableux, éventuelle-

ment saturés d'eau une partie de l'année (inondations) ne sont pas favorables au développement de l'insecte (*Daktulosphaira vitifoliae*, anciennement *Phylloxera vastatrix*).

Une étude (Ocete *et al.*, 2008) dans le pays basque espagnol et français confirme bien la sensibilité de la sous-espèce *sylvestris* à ces différents champignons ou insecte, mais de manière variable selon les individus et globalement inférieure aux attaques sur les variétés cultivées aux alentours. Lors de cette étude, aucune attaque du puceron responsable du phylloxéra n'a pu être repérée, sachant qu'en laboratoire la vigne sauvage est attaquée comme la vigne cultivée (This *et al.* 2001).

En conclusion, on peut retenir que tous les stades de développement de la vigne sauvage, de la plantule à la vieille liane, sont dépendants de la dynamique forestière (Arnold, 2002) et du facteur lumière.

Écologie

Si l'on tient compte des données anciennes (période préphylloxérique), où la vigne sauvage était considérée comme assez commune en France, on conclura à une amplitude écologique large du taxon. Pour autant, elle n'a pas la capacité d'adaptation d'autres lianes, comme la clématite (*Clematis vitalba*), qui peuvent beaucoup plus facilement que la vigne sauvage coloniser des forêts secondaires issues de perturbations humaines.

Aujourd'hui, les milieux naturels qui abritent encore des populations significatives de vigne sauvage se réduisent principalement à deux types de milieu qui semblent s'opposer : les forêts alluviales, le plus souvent liées aux grands fleuves de plaine (ex. Danube, Seine), et



Figure 11 : trouée lumineuse suite à une chute d'arbre, Ougney-Douvot, 25 (La flèche indique la partie supérieure d'un individu de *V. vinifera* subsp. *sylvestris*).

les forêts colluviales ou les éboulis boisés de milieu et pied de versant.

Les données historiques et actuelles sont plus nombreuses en ripisylves qu'en forêts de pente. Dans son travail de thèse sur l'écologie de la vigne sauvage en Europe, Arnold (2002) indique que son étude a porté sur 200 stations, dont 73% en milieu alluvial, 14% en milieu colluvial et 13% de milieux dits mixtes. Ces zones colluviales « *étant difficiles d'accès, instables et peu propices à la sylviculture, elles sont peu connues et donc rarement étudiées. Une prospection plus approfondie pourrait révéler une plus forte pro-*

portion de populations de vignes sauvages dans ces milieux » (Arnold *et al.*, 2011).

Dans une étude centrée sur la France, les auteurs soulignent que la quasi-totalité des vignes prospectées ont été observées à proximité d'un cours d'eau, ruisseau ou torrent (Lacombe *et al.* 2003).

Les références concernant l'écologie générale de la vigne sauvage sont rares et nous ne disposons d'aucune vision d'ensemble avant le travail d'Arnold (2002). L'essentiel des données présentées dans ce résumé sont extraites de ce travail. Nous pouvons ajouter que ce manque est

particulièrement notable concernant les vignes sauvages colluviales.

La vigne sauvage est présente du niveau de la mer jusqu'à, au moins, 800 m d'altitude. Elle est considérée comme une liane héliophile strictement limitée aux étages collinéen et submontagnard inférieur.

Les deux milieux primaires qui l'abritent encore aujourd'hui se caractérisent par l'instabilité du substrat et la dynamique des peuplements. Cela s'explique par les exigences particulières de la vigne vis-à-vis de sa niche de régénération. En effet, les crues ou les éboulements rocheux sont à l'origine de trouées lumineuses très favorables aux premiers stades de développement de la vigne sauvage et au marcottage des pieds adultes (figure 11).

Du point de vue pédologique, les vignes sauvages peuvent se développer sur des substrats très variés, allant de sols acides à des sols calcimagnésiens, carbonatés ou décarbonatés ; il a été, en particulier, démontré que la vigne sauvage autochtone supporte des taux élevés de CaCO_3 sans qu'ils nuisent à l'absorption du fer par les racines (Cambrolle *et al.*, 2014). Elles semblent préférer les sols sableux à très grossiers et aérés (Arnold, 2002) ; nous savons que ces types de sol sont peu favorables au développement du phylloxéra.

Du point de vue phytosociologique, les types de végétation dans lesquels on rencontre la vigne sauvage sont également très variés, allant des friches vivaces héliophiles aux sous-bois forestiers, ou encore des garrigues aux groupements hygrophiles (Arnold, 2002) ; Keller, en Franche-Comté, indique l'espèce dans des forêts de pente à tendance hygrosociophile (Keller, 2014 et 2015).

Tant en zone alluviale que colluviale, du point de vue de l'exposi-

tion, les stations sont de préférence exposées au nord ou à l'est.

De nombreux travaux indiquent que la vigne sauvage adulte est indifférente aux essences forestières-support qui lui permettent d'atteindre la frondaison, même si elle n'est observée que de façon exceptionnelle sur des résineux. Par contre, dans ses premiers stades, la vigne sauvage recherche les milieux humides et ombragés (Arnold, 2002).

Statut de la vigne sauvage

L'espèce est considérée comme menacée au niveau européen par l'UICN. Elle est inscrite sur les listes rouges nationales en France (depuis 1995), Allemagne et Autriche (voir également des compléments sur le site de l'ECPGR). À ce titre, elle bénéficie d'une protection très stricte. En Suisse, elle est proche de l'extinction (Moser *et al.*, 2002), catégorie CR (= Critically endangered) et ne bénéficie d'un statut de protection que dans le canton de Vaud, depuis 2005 (Delarze, 2009).

Matériel et méthodes

Méthodes de prospections

Les prospections dans le massif jurassien (G. et M. André) ont été réalisées au cours d'environ 250 sorties d'une demi-journée étalées entre février 2016 et novembre 2017. Le choix des sites prospectés est basé sur plusieurs éléments progressivement affinés au fur et à mesure des découvertes :

- réexamen des stations antérieures connues et recherches par continuité dans les sites voisins ou écologiquement semblables,
- localisations historiques anciennes mentionnées dans les flores régio-

nales (Babey, 1840) et des parts d'herbiers conservés au Muséum de la Citadelle de Besançon (André & André, 2016),

- présence d'éboulis forestiers plus ou moins ouverts repérés sur les cartes topographiques, géologiques ou les photographies aériennes,
- milieux forestiers pentus, ravins, souvent accidentés, sous falaises ou bancs rocheux,
- îlots forestiers de sénescence ou de vieillissement.

La recherche a eu lieu en toute saison, principalement à vue directe et occasionnellement à l'aide de jumelles. À signaler un intérêt particulier de la saison automnale, où le rougissement particulier des feuilles de *Vitis vinifera* L., en haut des frondaisons ou tombées à terre, se repère assez facilement. De même, au printemps, le décalage des stades de floraison entre les sous-espèces, sauvage et cultivée, est une information très utile.

À la faveur de ce travail, nous avons aussi mis à profit un certain nombre de caractéristiques écologiques qui peuvent indirectement aider à l'identification, pour le massif jurassien au moins : exemplaire faisant partie de groupements le plus souvent forestiers liés spécifiquement aux éboulis plus ou moins fixés de bordure des faisceaux calcaires ou des reculées jurassiennes (ébraiaies-tiliaies-hêtraies et corylaies de pente, aussi bien en adret qu'en ubac) à basse altitude (jusqu'à 770 m dans la partie sud de l'arc jurassien).

Les prospections ont été moins importantes dans la partie méridionale de l'arc jurassien que dans la partie septentrionale et centrale.

Caractérisation des stations et des individus

Pour chaque pied observé, ou plus rarement pour une station comportant plusieurs pieds très voisins, nous avons relevé et collecté, autant que possible, plusieurs types d'information :

- dates d'observation et observateurs,
- localisation (position GPS, altitude, exposition, lieu-dit, commune, département),
- caractéristiques du ou des pieds (mesure/estimation du diamètre, de la hauteur, conformation, état sanitaire),
- caractéristiques ampélographiques (feuilles, sexe, fructification éventuelle),
- caractéristiques du ou des tuteurs (essence, taille),
- type de milieu,
- relevé phytosociologique (station considérée comme typique),
- prélèvement éventuel, non destructif, de jeunes feuilles pour analyse ADN avec pose d'étiquette identificatrice,
- ramassage éventuel pour mise en herbier de feuilles et de grappes de raisins tombées à terre (uniquement en automne, espèce protégée),
- photographies du pied, de ses feuilles, fleurs, fructifications, du ou des tuteurs et du milieu.

Toutes ces informations sont rassemblées dans une base de données où chaque pied (ou station) observé est identifié par un numéro et classé en *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* probable⁶, *Vitis vinifera* subsp. *sativa*

6. Ces *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* probables peuvent éventuellement comprendre des lambrusques métisses *sylvestris* × *sativa*, difficiles à différencier des lambrusques autochtones.

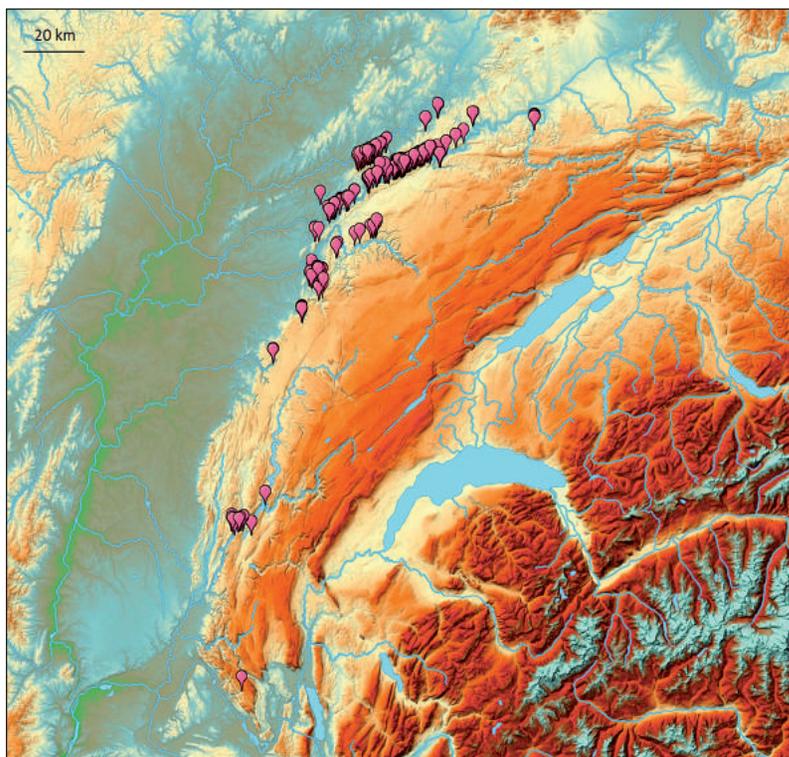


Figure 12 : répartition d'ensemble des 1330 individus de vigne sauvage (*V. vinifera* subsp. *sylvestris*) recensés dans l'étude (fonds de carte Géoportail, @IGN).

probable ou *Vitis* hybride (variété à fruits⁷ ou porte-greffes) probable.

Récolte de matériel

Grâce à une autorisation de prélèvement délivrée par le Ministère de l'Écologie, un certain nombre de prélèvements non destructifs, à des fins d'analyses génétiques, ont pu être effectués. Cela a concerné les individus classés comme *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* probables.

Le prélèvement consiste en la récolte de 2 ou 3 jeunes feuilles, le plus souvent sur gourmands, mises en sachet plastique étiqueté et stocké en bouteille thermos puis mis au congélateur dans la 1/2 journée.

Analyses génétiques

Au total, 62 pieds ont fait l'objet de prélèvements et d'analyses ADN. Le choix des individus sélectionnés a été dicté par plusieurs critères :

7. Dénommées « hybride producteur direct » (HPD) ou « hybrides interspécifiques » en viticulture.

– réaliser un échantillonnage aussi représentatif que possible des différentes stations découvertes,

– tenir compte du zonage des ZNIEFF⁸ existantes,

– disponibilité des échantillons (saison, accessibilité).

Les pieds analysés sont répartis dans 35 communes. Parmi ces 62 pieds, 54 pieds sont en situation typique d'éboulis naturel, deux dans une haie, deux en milieu forestier, très proches de la lisière, trois dans des taillis d'une ancienne trouée de ligne électrique à l'intérieur d'une forêt et un sur des scories de résidus d'ancienne exploitation minière.

L'extraction d'ADN a été réalisée par les élèves de l'atelier génome au Lycée Xavier Marmier de Pontarlier et le séquençage par l'IFV⁹. L'analyse a porté, le plus souvent, sur 26

8. Zones Naturelles d'Intérêts Écologique Faunistique et Floristique.

9. Institut Français de la Vigne et du Vin, <http://www.vignevin.com>.

microsatellites, dont 23 nucléaires et 3 chloroplastiques.

Résultats

Répartition et structuration des populations et des stations

Les prospections réalisées à ce jour ont permis de recenser 1330 pieds de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* probables présents dans la zone étudiée.

La zone géographique d'étude déborde légèrement du cadre de la Franche-Comté administrative et concerne plus largement la partie française du massif jurassien : quelques stations se situent en effet, en Petite Montagne et dans le Bugey méridional, dans le département de l'Ain.

Ce recensement doit être compris comme forcément non exhaustif¹⁰. Les pieds récemment découverts par Johann Keller dans le secteur de Vieilley et de Laissey ont tous été revisités et sont inclus dans l'étude. Enfin, signalons que le décompte précis des pieds présents dans une station n'est pas toujours aisé, particulièrement dans les stations les plus denses et dont l'accès est difficile.

La figure 12 représente une vue d'ensemble de la distribution des 1062 points GPS localisant les 1330 pieds recensés sur un fond cartographique représentant le relief du massif jurassien et son réseau hydrographique.

Les lambrusques autochtones se répartissent principalement sur la bordure externe de l'arc du massif jurassien, sur une vaste zone d'une

10. Depuis la soumission de cet article, une cinquantaine de pieds supplémentaires ont été découverts dans de nouvelles communes : Les Auxons (25), Fontenotte (25), Lomont-sur-Crête (25), Luxiol (25), Revigny (39), Mailley-et-Chazelot (70) et Mont-le-Vernois (70).

longueur de 240 kilomètres environ et sur le territoire de 55 communes (40 dans le département du Doubs, 10 dans le Jura, 5 dans l'Ain).

On peut regrouper les stations en six populations établies dans des régions naturelles distinctes.

Population 1 – Avant-Monts : versant NO des Avant-Monts, entre Bonnaï et Gondenans-les-Moulins. Cette population compte 276 pieds (21% du total) répartis surtout dans un foyer principal assez dense et continu à cheval sur les communes de Bonnaï, Mérey-Vieille et Vieille, et plus au NE, dans quelques noyaux moins fournis et de plus en plus discontinus et isolés, sur les communes de Venise, Moncey, Rigney, Huanne-Montmartin et Gondenans-les-Moulins.

Population 2 – Moyenne vallée du Doubs : depuis Thoraise en aval jusqu'à Rang en amont, en y incluant la vallée affluente du Cusancin. Cette population fait partie de la région naturelle de la bordure jurassienne des faisceaux bisontin et du Lomont. Les lambrusques recensées totalisent 798 pieds (60 % du total), et sont présentes dans 24 communes (Thoraise, Montferrand-le-Château, Rancenay, Busy, Avanne-Aveney, Larnod, Arguel, Besançon, Montfaucon, Chalèze, Vaire-Arcier, Amagney, Deluz, Laissey, Champlive, Roulans, Ougney-Douvot, Esnans, Baumes-Dames, Hyèvre-Magny, Branne, Clerval, Rang et Guillon-les-Bains). Cette population est de loin la plus importante quantitativement, avec notamment un noyau très dense et quasi continu sur les communes de Laissey, Deluz, Champlive, Roulans, Ougney-Douvot, Esnans (figure 13). Plus en aval, plusieurs noyaux conséquents mais disjoints s'égrènent de Thoraise à Vaire-

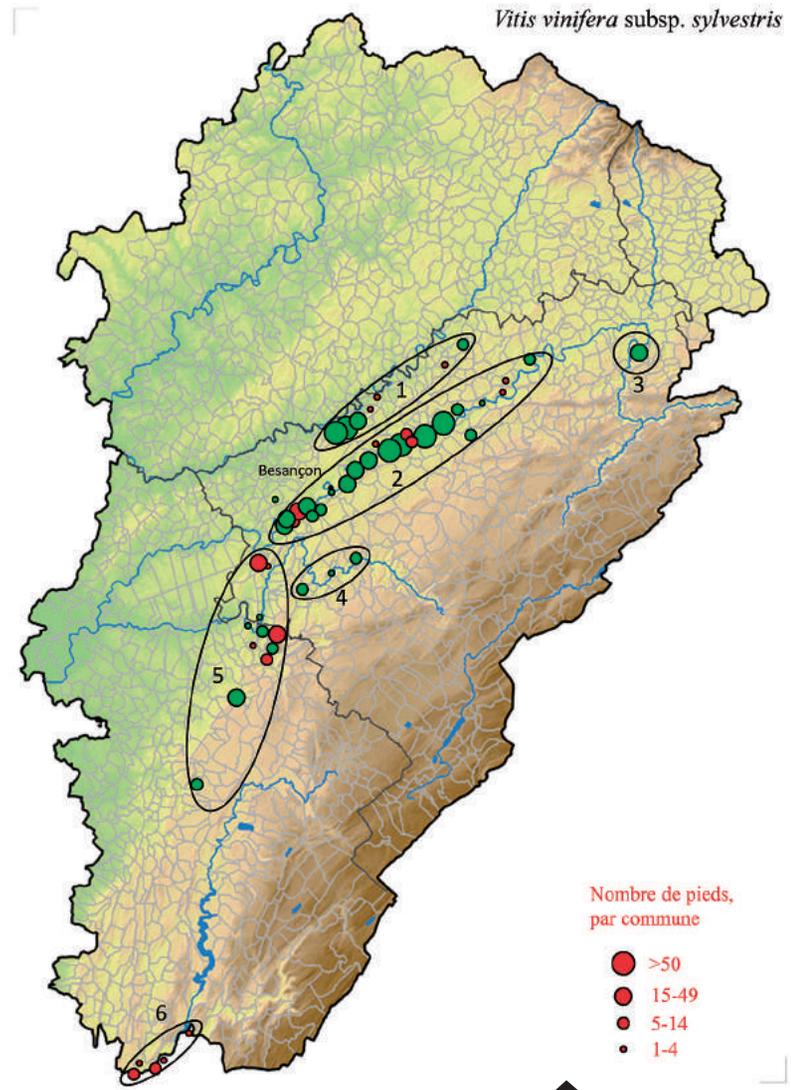


Figure 13 : répartition et effectifs de vignes sauvages (*V. vinifera* subsp. *sylvestris*), regroupés en 6 populations (la station du Bugey méridional, ne figure pas sur cette carte). Les ronds verts concernent les communes où au moins un pied a été analysé génétiquement (fond cartographique de la base de données Taxa SBFC/CBNFC-ORI des communes de Franche-Comté).

Arcier, alors qu'au-delà d'Esnans, quelques individus dispersés ont encore été découverts.

Population 3 – Vallée alluviale du Doubs : région naturelle du Bas Pays, à Mandeure. Cette localité historique, isolée du reste des populations, compte 36 pieds.

Population 4 – Basse vallée de la Loue : en aval d'Ornans (Scy-Maisières¹¹ et Cademène), avec son affluent le Lison (Cussey-sur-Lison) : cette population réduite (17 pieds

11. Maëlle Ritou nous a aimablement signalé un premier pied découvert en 2016.

au total) est dispersée en de nombreuses stations isolées ne comportant souvent qu'un seul individu.

Population 5 – Bordure jurassienne : comprenant le faisceau de Quingey, les faisceaux salinois et lédonien, pénétrant légèrement dans le plateau dans les indentations des reculées. Nous avons découvert 174 lambrusques (13%) sur 12 communes (Byans-sur-Doubs, Quingey, Rennes-sur-Loue, Port-Lesney, Pagnoz, La Chapelle-sur-Furieuse, Ivrey, Saint-Thiébaud, Salins-les-Bains, Arbois, Blois-sur-

Seille et Nevy-sur-Seille). Cette population est répartie en plusieurs noyaux disjoints, dont certains assez conséquents numériquement, notamment à l'intérieur des reculées.

Population 6 – Petite Montagne : plus au sud, un peu à l'intérieur du massif jurassien, dans les gorges de l'Ain et dans le Bugey méridional. Vingt-neuf lambrusques, en petites stations isolées ont été recensées sur 6 communes (Thoirette, Corveissiat, Matafelon-Granges, Samognat, Dortan et Marchamp¹²). Des prospections supplémentaires dans ce secteur apporteraient certainement d'autres données.

Stations historiques

Nous avons prospecté la plupart des stations de vigne sauvage mentionnées, souvent antérieurement à la crise phylloxérique, par nos botanistes comtois (voir André & André, 2016). Pour la majorité d'entre elles, nous y avons retrouvé encore aujourd'hui des *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* probables ou avérés (confirmés par analyse génétique).

Grâce à Babey (1840), nous avons « retrouvé » plusieurs stations : une vers le Bonhomme au pied du Poupet (un pied avéré), une sta-

tion sur Onay (39), une proche des ruines de Vaulgrenant (39) (un pied avéré) et une à Thoirette (39). La station signalée par Vendrely à Besançon en 1862 a également pu être retrouvée (un pied avéré). Enfin, la découverte d'une station à Cussey-sur-Lison (25) (un pied avéré) pourrait correspondre à la mention de 1861 de l'herbier Grenier « autour de Châtillon-sur-Lison ».

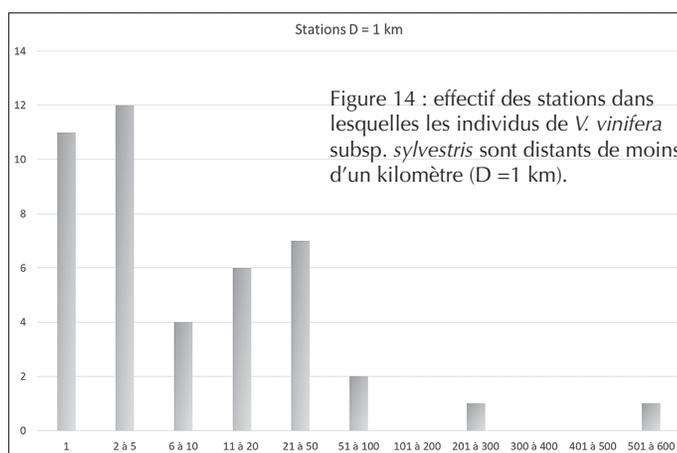
Effectif des stations et des populations

Les effectifs et la localisation des six populations définies plus haut ont été représentés sur la carte de la figure 13. Les stations s'organisent souvent en chapelet linéaire de petites unités, notamment pour la plus

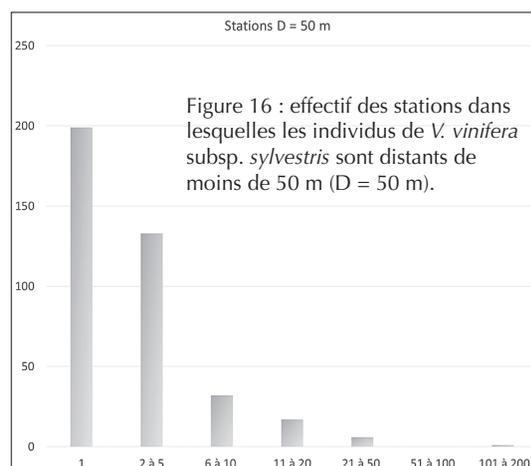
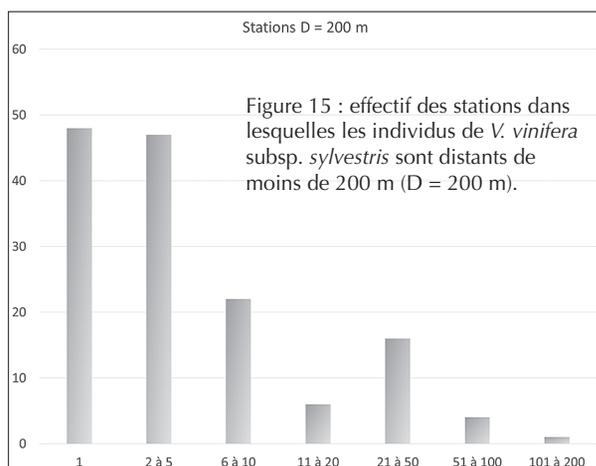
importante population de la moyenne vallée du Doubs.

À une échelle plus fine, ces six populations sont elles-mêmes fragmentées en sous-unités disjointes. Pour décrire la répartition des individus au sein de ces populations, nous parlerons, au sens purement géométrique, de stations. Une station (de paramètre D) regroupera simplement l'ensemble des individus présents dans une zone spatiale dont tous les individus ont au moins un voisin à moins d'une distance D ; pratiquement, nous utiliserons trois valeurs de D, 1 km, 200 m et 50 m.

Les histogrammes des classes de populations des individus des stations en fonction de la « taille » (D) de ces stations permettent de se



12. La station de Marchamp, que nous avons visitée, nous avait été aimablement signalée par Marc Philippe.



rendre compte de cette structuration à différentes échelles (figures 14-16).

À l'échelle d'observation la plus large ($D = 1 \text{ km}$), parmi les 44 stations, deux stations comportent plus de 200 individus (situées, l'une dans les Avant-Monts, l'autre dans la Moyenne vallée du Doubs) et plus de 50 % des stations comportent moins de 10 individus (figure 14).

Parmi les 144 stations observées à l'échelle intermédiaire ($D = 200 \text{ m}$), une seule comporte plus de 100 individus (en Moyenne vallée du Doubs) et plus de 80 % des stations en comportent moins de 10 (figure 15).

À l'échelle la plus fine ($D = 50 \text{ m}$), une seule station compte plus de 100 individus (en Moyenne vallée du Doubs) et plus de 50 % des stations ne comptent qu'un seul individu (figure 16).

L'aire de répartition des pieds de vigne sauvage observés est ainsi très morcelée, avec une majorité de stations d'effectif réduit, ce qui a déjà été souligné pour la plupart des autres stations européennes (Arnold, 1999). Cependant, si l'on considère par exemple les stations à une échelle de 200 m, qui nous paraît constituer peut-être une distance en deçà de laquelle deux individus sont encore susceptibles d'être en interaction reproductive, alors 21 stations soit 15 % des stations totalisant 893 pieds (soit 67% du total des 1330 individus) comptent plus de 20 pieds, nombre qui nous paraît peut-être suffisant pour que ces stations soient viables à terme.

Si l'on prend l'exemple de la plus importante station à $D = 1 \text{ km}$ de la Moyenne vallée du Doubs, sa fragmentation en sous-unités plutôt linéaires, est bien visible sur la figure 17, le contour étant indicatif.



Figure 17 : projection spatiale des positions des 550 pieds de la station la plus importante de Franche Comté (Moyenne vallée du Doubs).

Densité

En conséquence du grand nombre de stations à effectifs très réduits et souvent éloignées les unes des autres, la densité des pieds de vigne sauvage est souvent faible à très faible : un exemple frappant est celui des stations de la vallée de la Loue où les 12 individus découverts se répartissent sur une zone longue de 6 km, la plupart n'ayant aucun pied voisin à moins de 300-500 m. À l'inverse, quelques stations, souvent les plus conséquentes en effectifs mais aussi quelques autres à effectif plus réduit mais de faible superficie, présentent une densité relativement importante, supérieure à 4-5 individus par ha. À titre d'exemple, la station (avec $D = 50 \text{ m}$) comptant le plus d'individus (en Moyenne vallée du Doubs), soit 116, occupe une superficie de 11,5 ha, soit une densité de 10 individus/ha. Très localement et exceptionnellement nous avons compté des densités de l'ordre de 30 individus/ha.

Caractérisation écologique des stations

La très grande majorité des lambrusques observées se situe dans des éboulis à très forte naturalité ; pour 80 % des pieds observés, le

milieu noté lors du recensement est un éboulis naturel, pentu, plus ou moins ouvert, à l'intérieur d'une forêt (figure 18).

Lorsqu'une partie de l'éboulis est encore mobile, les pieds se localisent de préférence de chaque côté du couloir d'éboulis mobile ou dans des parties déjà partiellement fixées par une strate arbustive. Si l'on inclut les individus situés en zone d'atterrissement d'éboulis ou à moins de 100 m d'éboulis, alors seuls 5-10 % des individus recensés se trouvent dans des milieux différents, assez variés : murgers anthropiques, futaies ou taillis sous futaie forestiers, haies et lisières forestières.

Le type d'éboulis le plus fréquent est un éboulis à blocs moyens-gros (10-30 cm), pentu (15-35°), plutôt fermé, et en exposition ubac avec un recouvrement muscinal important ; quelques-uns de ces éboulis d'ubac sont établis dans des ravins ombragés, où la présence de vigne sauvage est toujours étonnante. Des éboulis d'adret, souvent plus ouverts, abritent également des populations conséquentes. Signalons également l'observation de quelques rares vignes grimpant sur les rochers et falaises verticales, leur frondaison s'accrochant au rocher ou aux rares



Figure 18 : éboulis forestier à gros blocs avec *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Montfaucon, 25.

végétaux présents (lierre, arbustes). Ces éboulis forestiers sont souvent localisés dans des sites pentus, accidentés, d'accès assez difficile et dans des parcelles qui, depuis plusieurs siècles au moins, sont déclarées et gérées en tant que forêts, sans aucune mention historique de quelque culture.

Pour la majorité des individus recensés, la proximité avec un cours d'eau ne semble pas la règle, comme cela est parfois évoqué.

D'un point de vue géologique, la vigne sauvage est la vigne des faisceaux du rebord occidental du Jura. Les faisceaux jurassiens correspondent à d'étroites bandes disloquées, plissées et faillées mises en place lors de la compression alpine (Bichet & Campy, 2008). Les faisceaux de la bordure occidentale se

succèdent du nord-est au sud-ouest de manière presque continue : faisceau du Lomont, faisceau bisontin, faisceau de Quingey, faisceau lédonien, Petite Montagne - Revermont, auxquels il faut ajouter les Avant-Monts et le faisceau interne salinois, bien identifié par le Mont Poupet. Régulièrement, ces faisceaux sont entaillés par les reculées.

Suite à l'érosion différentielle, ces faisceaux et reculées permettent de faire affleurer toute une série de formations, notamment des niveaux marneux ou marno-calcaires, très certainement en rapport avec la présence de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*.

En effet, on remarque que les vignes sauvages sont souvent localisées sur des éboulis installés sur les marnes du Lias (Jurassique inférieur) (niveaux

L4-L6) placées sous les falaises calcaires du Jurassique moyen (Dogger : Bajocien et Bathonien) ; les anticlinaux éventrés, faillés comme celui de Montfaucon ou comme celui de Deluz-Laissey, abritent également, sur des éboulis installés sur le Lias, les principales populations du secteur.

À d'autres endroits, la vigne sauvage est présente sur les niveaux J4-J5 (Oxfordien avec son faciès marneux 'Argovien') correspondant à des niveaux marneux ou marno-calcaires placés sous les falaises des calcaires du niveau J6 (Rauracien), mais surtout J7 (Séquanien) du Jurassique supérieur (Malm) qui alimentent en blocs calcaires les éboulis placés en-dessous. Plus rarement, la vigne sauvage s'installe sur les quelques niveaux mar-

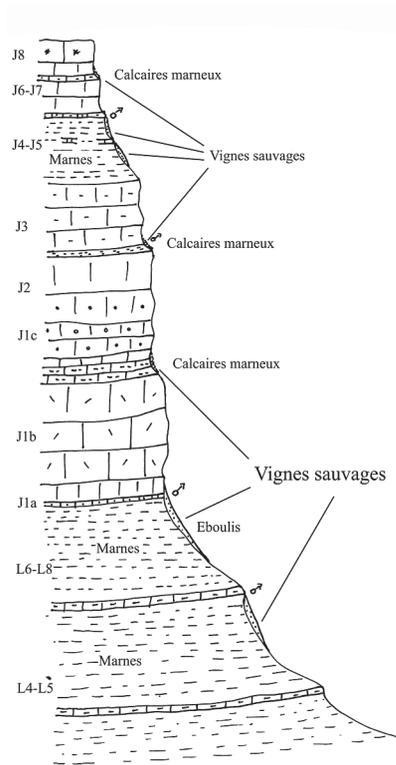


Figure 19 : série stratigraphique des affleurements de prédilection de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* des faisceaux jurassiens (L4-L8 : Lias, Jurassique inférieur ; J1-J3 : Jurassique Moyen ; J4-J8 : Malm, Jurassique supérieur ; ♂ : niveau de sources).

neux du Jurassique supérieur (J7 et J8) (figure 19).

Cette relation du taxon avec les niveaux marneux au sein d'ensembles lithologiques plus importants explique probablement la disposition des individus, qui, localement, forment un linéaire caractéristique perpendiculaire à la pente et parallèle à l'alignement moyen des couches géologiques (figure 17).

La vigne sauvage affectionne les sols drainants, dynamiques et régulièrement alimentés en eau. Il est évident que les secteurs entre les niveaux marneux et les calcaires des faisceaux jurassiens, recouverts par les débris de l'érosion périglaciaire, assurent l'ensemble de ces conditions sous nos climats. Sur le terrain, la limite entre la base du Jurassique moyen (Aalénien, J1a) et les marnes du Lias

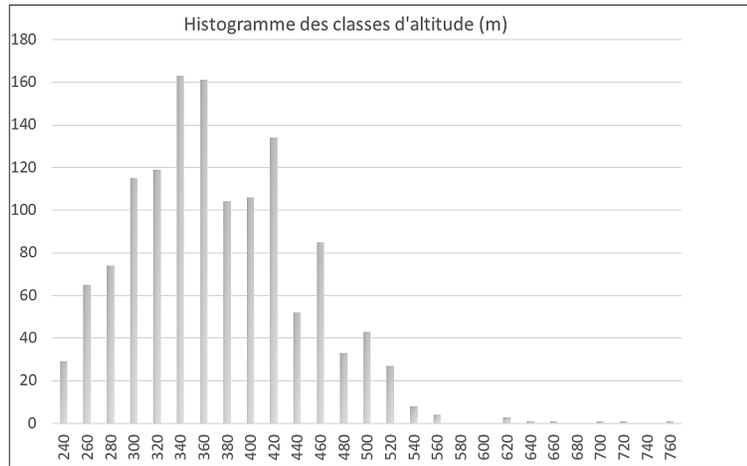


Figure 20 : histogramme des classes d'altitude de présence de *V. vinifera* subsp. *sylvestris* en Franche-Comté [400 = 391-410 m].

(Jurassique inférieur) est marquée effectivement par la présence de nombreuses sources (Bichet & Campy, 2008).

Nous pouvons également observer que c'est dans cette même situation que sont installés de célèbres vignobles jurassiens, comme celui de Ménétru-le-Vignoble ou encore celui de Château-Chalon, avec son cépage emblématique le 'Savagnin'. Il apparaît donc que les niveaux géologiques occupés par la vigne sauvage et la vigne cultivée peuvent montrer de fortes similitudes, les vignes cultivées occupant les milieux les moins pentus et les mieux exposés¹³.

Altitudes et expositions

Les lambrusques poussent dans une vaste plage d'altitudes, de 233 m à 765 m¹⁴ (figure 20), la grande majorité (89 %) se situant entre 250 et 470 m. Les expositions des 1330 individus (figure 21) montrent une présence beaucoup plus importante dans les expositions fraîches d'ubac, typiquement trois fois plus nom-

13. Un certain nombre de spécialistes pensent que le savagnin est issu de la domestication sur place de lambrusque sauvage locale...

14. Ce pied à l'altitude exceptionnelle, situé dans le Bugey, nous a été signalé par Marc Philippe.

Figure 21 : diagramme des expositions des stations de *V. vinifera* subsp. *sylvestris* en Franche-Comté.

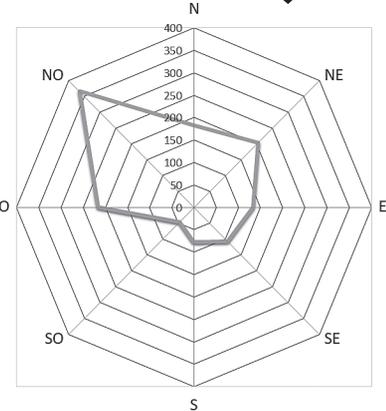
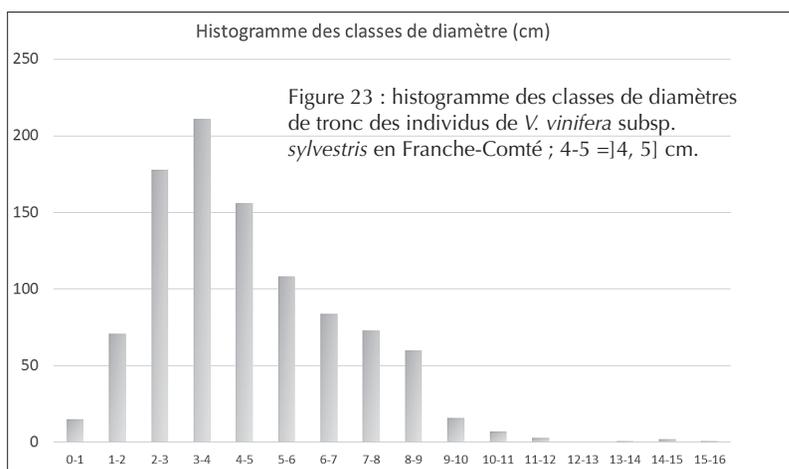


Figure 22 : un bel exemplaire de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Thoraise, 25.



G. et M. André



breuses que les expositions plus ensoleillées d'adret.

Cette observation est certainement à corrélérer avec le fait qu'une proportion importante des populations se situe en bordure de la chaîne jurassienne dans des éboulis orientés suivant la direction SO-NE et exposés typiquement au NO. Nous avons aussi mis en évidence que cette présence préférentielle dans les éboulis d'ubac était significativement accentuée pour les vignes de gros diamètre. Plus précisément, sur l'ensemble des 110 individus de diamètre supérieur à 8 cm, 1 sur 5 seulement se trouve en exposition d'adret.

Développement et support des individus

Les diamètres de 986 lambrusques sauvages observées ont été mesurés ou estimés (figure 22).

L'histogramme des classes de diamètres est représenté figure 23. Le plus gros diamètre mesuré est de 15,5 cm, à Deluz (25).

Cette pyramide est assez déséquilibrée en faveur de pieds de relativement gros diamètres, certainement âgés. Même si les tiges de lambrusques les plus petites sont plus difficiles à repérer et peuvent être un peu sous-observées, leur faible nombre nous paraît signi-

ficatif et traduire des populations plutôt âgées qui se régénèrent difficilement aujourd'hui.

Concernant les tuteurs supports, il apparaît que les lambrusques adoptent un très grand nombre d'essences différentes, de manière relativement peu sélective, une lambrusque pouvant très bien grimper sur plusieurs tuteurs différents. Environ 450 tuteurs ont pu être déterminés, appartenant à une trentaine d'espèces différentes. Nous avons observé, par ordre d'importance décroissante, *Tilia* (surtout *platyphyllos*), *Fagus sylvatica*, les différents *Acer* (surtout *pseudoplatanus*, puis *campestre*, *opalus* et *platanoides*), *Corylus avellana*, *Quercus* sp., *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Buxus sempervirens*, *Prunus mahaleb*, *Prunus avium*, etc. Ce classement reflète pour une large part la proportion des essences naturellement présentes dans les éboulis forestiers de notre région. Quelques résineux, rarement mentionnés dans la littérature, ont cependant aussi été notés quelquefois : *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* et *Taxus baccata*. Parmi les curiosités, signalons quelques tuteurs de tailles importantes, et donc très âgés, tels un chêne de 0,75 m de diamètre et un hêtre de 1 m de diamètre.

Sexe des individus

L'observation des inflorescences de lambrusques, très importante pour s'assurer l'allogamie imposée par la dioïcité du taxon, est assez difficile, du fait de la faible durée au cours de laquelle cela est possible, mais aussi surtout du fait que pour la très grande majorité des pieds les fleurs se trouvent à grande hauteur, souvent masquées par la frondaison des arbres tuteurs. Néanmoins, nous avons pu déterminer une quinzaine de pieds mâles et une quinzaine de pieds femelles.

Fructification des individus

La fructification de nombreux pieds, environ 200, probablement femelles donc, a pu être observée directement sur les rameaux à hauteur d'homme ou à l'aide de jumelles en haut des frondaisons ou simplement au sol. On trouve en effet fréquemment des grappes tombées à terre encore chargées de grains de raisin desséchés en automne ou en hiver. Les grappes sont très généralement assez lâches et portent de petites baies noires de diamètre compris entre 5 et 10 mm au maximum, le plus fréquemment autour de 8 mm.

Analyses génétiques

Soixante-deux échantillons ont été analysés à l'aide de 22 marqueurs microsatellites nucléaires usuels (Laucou *et al.*, 2011) afin de déterminer leur profil génétique. Ainsi, 60 des 62 individus analysés ont été authentifiés comme appartenant à la sous-espèce *sylvestris*, et deux sont des lambrusques métisses *sylvestris* × *vinifera* : ces deux pieds métissés se situent l'un et l'autre dans une station d'éboulis typique, dans laquelle a été reconnu comme *sylvestris* au moins un autre pied. Au cours de nos très nombreuses

prospections, nous n'avons observé qu'un seul individu hermaphrodite au sein de populations dioïques de vigne sauvage ; l'analyse génétique a montré qu'il s'agissait d'un pied métissé (figure 24).

Les huit pieds analysés localisés dans des milieux un peu atypiques se sont révélés être tous des individus de profil « sauvage ». Parmi eux figure un individu poussant sur un amas de scories de résidus miniers à Laissey, ce qui signifie soit que la souche a pu végéter à cet endroit pendant toute la durée de l'exploitation minière, environ 1830-1866, ce qui paraît assez improbable, soit que ce pied s'est implanté après 1866. De même, trois pieds se trouvent actuellement dans les arbustes ayant repoussé dans une ancienne trouée forestière liée au

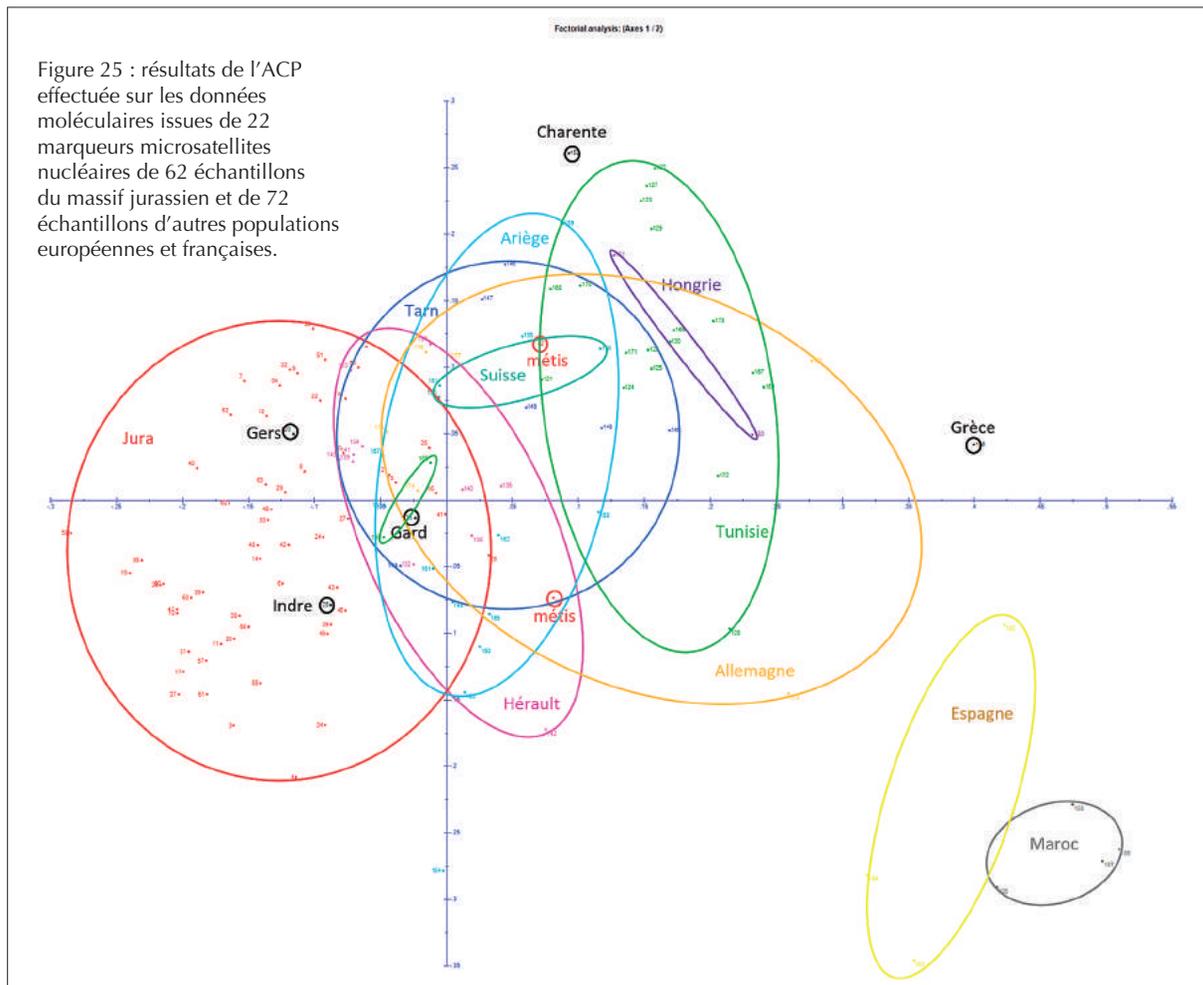


Figure 24 : lambrusque métisse *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* × *Vitis* sp. (sinus pétiolaire des feuilles adultes relativement fermé, dents effilées des lobes primaires), Ougney-Douvot, 25.

passage d'une ligne électrique à Deluz, trouée qui a cessé d'être entretenue-dégagée à partir de 1977. Afin de caractériser la diversité génétique de nos échantillons jurassiens, nous présentons ici un premier résultat où nous avons com-

paré leurs profils génétiques à ceux d'un ensemble de 72 « vignes sauvages » issues de diverses régions françaises et étrangères¹⁵.

15. Ces données nous ont été aimablement fournies par Valérie Laucou de l'INRA de Montpellier, que nous tenons à remercier.



Les données moléculaires recueillies sur l'ensemble des échantillons (massif jurassien + autres provenances) ont été traitées par ACP (analyse en composantes principales) à l'aide du logiciel DARwin sur les 44 valeurs mesurées des tailles d'allèles des 22 microsattélites nucléaires (figure 25).

Nos échantillons jurassiens se regroupent et définissent un nuage bien homogène, éloigné en particulier des nuages des échantillons des pays étrangers méditerranéens, et ayant un peu de recouvrement avec quelques populations de certaines régions françaises ; cette analyse va certainement dans le sens d'une différenciation génétique propre aux échantillons jurassiens. Cependant, sans information précise sur l'origine (ripisylves ou forêts colluviales) des échantillons étrangers au massif jurassien, nous ne pouvons déterminer si cette signature propre aux échantillons jurassiens est uniquement d'origine géographique ou/et écologique ; en effet une étude récente menée en Sicile (Garfi *et al.*,

Figure 27 : rhizoïdes de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ougney-Douvot, 25.



Figure 26 : *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* en falaise, Matafelon-Granges, 01.

2013) a montré que, parmi 8 stations de vigne sauvage étudiées, l'unique station située en éboulis avait une signature génétique bien distincte des 7 autres situées en ripisylves.

Discussions

Biologie de la vigne sauvage

La vigne sauvage est une liane qui possède de remarquables qualités d'adaptation à ses milieux de vie

tels l'éboulis forestier. En Franche-Comté, sa reproduction semble exclusivement végétative aujourd'hui. Tous les arbres-supports lui conviennent, parvenant même au besoin à grimper sur des falaises verticales (figure 26).

Qu'un de ses tuteurs vienne à tomber, ce qui est assez fréquent dans ces milieux très dynamiques, elle a une stratégie : la souplesse de ses lianes lui permet de conserver ses ancrages sur les arbres restés

Figure 28 : liane tombée à terre, Vaire-Arcier, 25.



debout, supportant parfois, sans se rompre, des troncs massifs couchés sur elle. Si elle est tombée au sol avec son tuteur sans se rompre – ce qui est souvent le cas – elle adopte une stratégie de survie complémentaire : à plusieurs mètres de sa souche, sur la partie de la liane dirigée contre le sol, apparaissent des rhizoïdes (racines aériennes) qui rapidement cherchent à s'enraciner pour former une marcotte naturelle (figure 27).

Au niveau de l'extrémité de la liane à terre, de nouveaux gourmands partent aussi à la conquête de jeunes arbres pour chercher la lumière. Cette stratégie ne peut être gagnante que si la chute du tuteur a créé une trouée suffisante pour que le jeune rameau puisse disposer, pendant plusieurs années, d'un afflux important de lumière. Si la chute de l'arbre-support s'est faite à l'ombre d'autres grands arbres, la liane est rapidement condamnée. À de nombreuses occasions, nous avons pu suivre des lianes tombées au sol et remonter 20 m plus loin dans une autre essence forestière (figure 28).

La vigne sauvage n'a donc pas forcément l'âge de son support : grâce à ce phénomène de marcottage naturel, elle peut être plus âgée et il est souvent impossible d'en déterminer son âge réel. Ce mécanisme peut visiblement se reproduire plusieurs fois sur un même pied : avec le temps, il devient difficile de suivre un même pied, des blocs issus de la partie mobile de l'éboulis venant progressivement recouvrir les parties de la liane tombées à terre. Seules des analyses génétiques peuvent déterminer l'identité des différents individus qui, parfois, ne sont que des clones d'une même souche initiale.

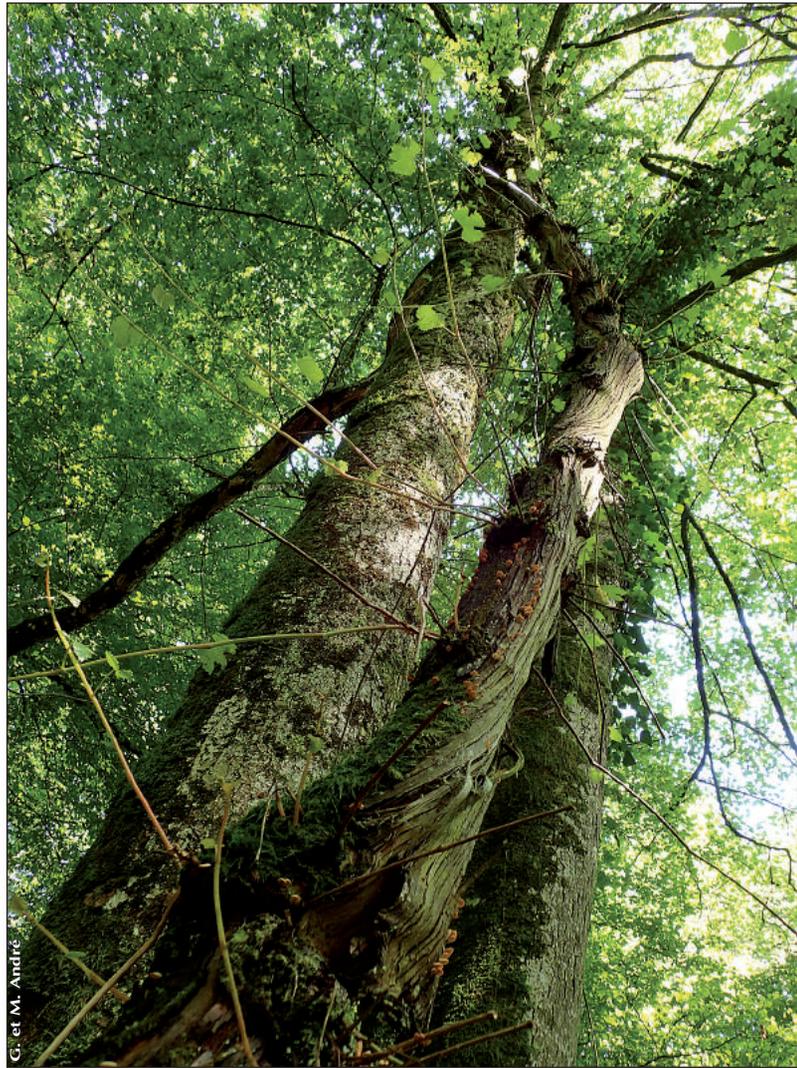


Figure 29 : gourmands cherchant la lumière, Laissey, 25.

La vigne sauvage est aussi capable, comme nous avons pu le constater souvent, de réagir rapidement à une modification de son environnement, en particulier lors d'une chute de gros arbres liée à des glissements ou à des vents violents, comme par exemple en 2016 dans la Moyenne vallée du Doubs.

Les trouées créées entraînent un afflux de lumière dont sait profiter immédiatement la vigne sauvage, espèce héliophile par excellence. En effet, presque en permanence, elle émet des rejets à sa base ou dans ses premiers mètres (figure 29).

Ces gourmands, en l'absence de trouée lumineuse, végètent et n'arrivent pas à un aoûtement convenable, se retrouvant sous la forme de rameaux secs l'année suivante. Par contre, tout afflux de lumière permet un allongement rapide de plusieurs mètres du rejet en direction de la source lumineuse. Si la nouvelle jeune liane a la chance de trouver un support (sous-étage arbustif), elle pourra partir à la conquête de la canopée et parvenir, après quelques années, dans les frondaisons d'un arbre du voisinage. Ainsi se forment des ensembles spectaculaires où un même pied a développé plusieurs lianes installées sur différents arbres-support,



▲ Figure 30 : arbre tombé au sol et reprise de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Ougney-Douvot, 25.

faisant ressembler le milieu à une véritable « forêt primaire ».

Écologie

La vigne sauvage est une espèce héliophile stricte, incapable de se maintenir durablement dans une forêt fermée si elle ne peut accéder rapidement à la canopée. Des trouées lumineuses permanentes, en bordure des éboulis mobiles, ou régulières en forêts de pente climaciques doivent donc exister pour assurer son cycle biologique (figure 30).

La présence d'un éboulis dont la pente avoisine les 30° lui est très

favorable, aussi bien en adret qu'en ubac, le mésoclimat frais lui étant toutefois préférable (figure 31).

Dans ces éboulis encore mal stabilisés, notamment au niveau de couloirs, la strate herbacée est très peu recouvrante et ne peut concurrencer d'éventuelles germinations (jamais observées, malgré les très nombreuses prospections). À l'inverse, une strate muscinale peut être omniprésente dans les éboulis frais d'ubac.

Sous l'éboulis calcaire mobile, on est géologiquement en présence, très souvent, de niveaux marneux qui assurent certainement au réseau racinaire profond de la vigne les ressources hydriques nécessaires pendant la période estivale ; de plus, le réseau racinaire superficiel bénéficie de l'intense activité biologique des horizons supérieurs aérés naturellement par les espaces entre les blocs grossiers et comblés par de la terre fine. De plus, la présence d'une matrice limono-argileuse liée au passé périglaciaire de ces territoires doit certainement, comme c'est le cas pour le vignoble jurassien, apporter un complément

▼ Figure 31 : éboulis d'adret à *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, vallée du Doubs.



nutritionnel de qualité (Bichet & Campy, 2008). Il faut encore tenir compte de la variabilité spatiale de ces conditions (granulométrie, raideur des pentes, nature et épaisseur des colluvions, etc...) pour expliquer la répartition actuelle de la vigne sauvage dans les faisceaux jurassiens.

La vigne sauvage n'est pratiquement pas présente dans les premiers stades herbacés de colonisation des éboulis mobiles (de rares individus peuvent être éventuellement rattachés à cette catégorie). Par contre, tous les stades ultérieurs des séries de végétations qui conduisent aux groupements forestiers climaciques peuvent abriter la lambrusque autochtone. Dans la vallée moyenne du Doubs, on peut même considérer qu'elle constitue une constante de ces groupements forestiers de forte pente.

Soulignons enfin le caractère relictuel de certains de ces groupements, notamment des forêts hygrosclaphiles de ravins (Clot, 1990), qui constituaient, selon certains auteurs, la base du peuplement arboré de la chênaie mixte atlantique européenne à partir de -7000 ans BP et qui ne se trouvent actuellement que dans des situations marginales (Collaud *et al.*, 2010). L'hypothèse est donc posée de la présence très ancienne de *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* en Europe moyenne.

La vigne sauvage ne semble pas pénétrer dans les forêts des premiers plateaux jurassiens, ni dans les forêts d'éboulis de l'étage montagnard, se cantonnant sur la bordure externe de l'arc du massif jurassien. Cette observation, qui reste à confirmer, illustre le fait que le taxon est ici proche de la limite climatique nord du taxon (Bisson, 2003). Il est donc étonnant qu'en telle situation de limite climatique,

Tableau I : localisation des relevés phytosociologiques (tous les relevés n'ont pas été retenus pour construire les tableaux II et III).

N° de relevés	Communes	Auteurs	Dates
Vi0001	Nevy-sur-Seille-39	Thérèse Beaufile	1983
Vi0002	Busy-25	Pascale Guinchard	5/5/2010
Vi0003	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016
Vi0004	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016
Vi0005	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016
Vi0006	Vieille-25	Johann Keller	8/21/2014
Vi0007	Vieille-25	Johann Keller	8/21/2014
Vi0008	Vieille-25	Johann Keller	8/21/2014
Vi0009	Vieille-25	Johann Keller	6/25/2014
Vi0010	Vieille-25	Johann Keller	8/21/2014
Vi0011	Vieille-25	Johann Keller	6/25/2014
Vi0012	Vieille-25	Johann Keller	6/25/2014
Vi0013	Vieille-25	Johann Keller	6/25/2014
Vi0014	Laissey-25	Johann Keller	6/25/2015
Vi0015	Laissey-25	Johann Keller	7/15/2015
Vi0016	Laissey-25	Johann Keller	7/15/2015
Vi0017	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0018	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0019	Yvorne-Suisse	François Clot	5/27/1982
Vi0020	Besançon-25	Marc Vuilleminot	4/21/2004
Vi0021	Montfaucon-25	Marc Vuilleminot	5/24/2004
Vi0022	Montfaucon-25	Marc Vuilleminot	5/24/2004
Vi0023	Mandeure-25	Jean-Louis Richard	1975
Vi0024	Montfaucon-25	Marc Vuilleminot	5/24/2004
Vi0025	Montfaucon-25	Marc Vuilleminot	5/20/2004
Vi0026	Avanne-Aveney-25	Marc Vuilleminot	4/29/2004
Vi0027	Bonnay-25	Max André, Gilles André	7/10/2016
Vi0028	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/26/2016
Vi0029	Guillon-les-Bains-25	Max André, Gilles André	9/11/2016
Vi0030	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0031	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0032	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0033	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	5/15/2016
Vi0034	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	4/14/2016
Vi0035	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	4/14/2016
Vi0036	Arbois-39	Max André, Gilles André	6/29/2017
Vi0037	Arbois-39	Max André, Gilles André	6/29/2017
Vi0038	Besançon-25	Max André, Gilles André	5/21/2017
Vi0039	Bonnay-25	Max André, Gilles André	5/8/2017
Vi0040	Bonnay-25	Max André, Gilles André	5/8/2017
Vi0041	La Chapelle-sur-Furieuse-39	Max André, Gilles André	10/19/2017
Vi0042	Marchamp-01	Max André, Gilles André	4/21/2017
Vi0043	Thoraise-25	Max André, Gilles André	6/15/2017
Vi0044	Venise-25	Max André, Gilles André	5/8/2017
Vi0045	Vieille-25	Max André, Gilles André	5/8/2017
Vi0046	Ougney-Douvot-25	Max André, Gilles André	4/14/2016
Vi0047	Busy-25	Max André, Gilles André	8/24/2016
Vi0048	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016
Vi0049	Esnans-25	Max André, Gilles André	7/5/2016
Vi0050	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/24/2016
Vi0051	Montfaucon-25	Max André, Gilles André	6/19/2016
Vi0052	Scy-Maisières-25	Max André, Gilles André	8/4/2016
Vi0053	Deluz-25	Max André, Gilles André	4/15/2016
Vi0054	Montfaucon-25	Max André, Gilles André	6/19/2016
Vi0055	Deluz-25	Max André, Gilles André	4/15/2016
Vi0056	Montfaucon-25	Max André, Gilles André	6/19/2016
Vi0057	Deluz-25	Max André, Gilles André	4/15/2016
Vi0058	Deluz-25	Max André, Gilles André	4/15/2016
Vi0059	Esnans-25	Max André, Gilles André	7/5/2016
Vi0060	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/26/2016
Vi0061	Esnans-25	Max André, Gilles André	7/5/2016
Vi0062	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/26/2016
Vi0063	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/26/2016
Vi0064	Laissey-25	Max André, Gilles André	6/26/2016
Vi0065	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016
Vi0066	Deluz-25	Max André, Gilles André	6/12/2016

particulièrement dans les éboulis et ravins d'ubac ombragés, certaines stations observées soient encore aussi importantes.

Phytosociologie dans le massif jurassien

Soixante-six relevés ont été analysés afin d'appréhender le comportement phytosociologique de la vigne sauvage dans le massif jurassien. Leur provenance est indiquée dans le tableau I.

Certains ont été réalisés spécifiquement par M. et G. André dans les stations de vignes de même que ceux de J. Keller ; les autres proviennent d'auteurs divers et n'abritent pas forcément la vigne, mais sont situés à proximité immédiate de stations connues. L'ensemble des relevés ont été réalisés selon la méthode de la phytosociologie sigmatiste, dont les principes ont été maintes fois exposés (Gillet *et al.*, 1991). Une classification ascendante hiérarchique (CAH selon la méthode de Ward sur une matrice de distance de corde) a été réalisée en première approche pour trier les relevés, mais les résultats n'ont pas été concluants. Les communautés étudiées sont proches les unes des autres et incluent divers stades dynamiques finalement peu différenciés d'un point de vue floristique, mais bien individualisés d'un point de vue structurel et dynamique (fourrés et forêts). Les relevés ont donc été triés manuellement, mais plusieurs d'entre eux n'ont cependant pas pu être rattachés à un syntaxon précis car trop indifférenciés. Il est probable que ces relevés ont été réalisés sur des surfaces trop faibles et ne reflètent pas complètement la composition de la communauté en place, car leur premier objectif était de cerner le plus précisément possible l'écologie de la vigne sau-

vage. Quoiqu'il en soit, cette première approche permet d'identifier au moins sept groupements végétaux dans lesquels la vigne sauvage s'intègre.

Les relevés ciblant les stations de vigne sauvage, dont l'écologie est liée à des pentes fortes couvertes d'éboulis plus ou moins mobiles en exposition plutôt froide, il est évident de retrouver dans les résultats de l'analyse les associations végétales liées à ces conditions. Il apparaît que la vigne sauvage est principalement liée à trois associations forestières : *Phyllitido scolopendri – Aceretum pseudoplatani* Moor 1952, *Tilio platyphylli – Fagetum sylvaticae* Moor 1968 et dans différentes formes de pentes du *Carici flaccaae – Fagetum sylvaticae* Thill 1964 plus ou moins hygrosclaphiles à mésoxérophiles. Elle est aussi présente dans les stades juvéniles précédant les stades plus matures et particulièrement dans le *Sambuco nigrae – Coryletum avellanae* Rameau *ex* J.-M. Royer *et al.* 2006, fourrés colonisant les éboulis du *Scrophularion juratensis* Béguin *ex* J.L. Rich. 1971 pré-

cedant le *Phyllitido scolopendri – Aceretum pseudoplatani* et les formes les plus fraîches du *Tilio platyphylli – Fagetum sylvaticae*. Elle semble beaucoup plus rarement liée à la tiliaie thermophile, mésoxérophile de l'*Aceri opali – Tilietum platyphyllis* Rameau 1996 *nom. invalid.*, ainsi qu'aux fourrés thermophiles plus ou moins xérophiles relevant du *Tamo communis – Coryletum avellanae* (Moor) J.L. Rich. 1975 et d'une forme peu typique du *Coronillo emeri – Prunetum mahaieb* Gallandat 1972 précédant les formes sèches du *Carici flaccaae – Fagetum sylvaticae* dans le cas présent. À noter que très souvent c'est le noisetier qui structure les fourrés ; *Tilia platyphyllos* et *Fagus sylvatica* sont également très présents. De nombreux relevés de fourrés correspondant à des corylaies ou à des corylaies-tiliaies (plus rarement des tiliaies) ne sont pas rapportables à une association car ils sont trop indifférenciés et correspondent soit à des relevés fragmentaires, soit à des communautés basales ou encore à des communautés liées à la régénération naturelle de ces milieux. La composi-

Figure 32 : corylaie de pente, Esnans, 25.



Tableau II : composition floristique des groupements de fourrés intégrant *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*.

n° de colonnes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	24	26	25	23	22	
n° de relevés	Vi0032	Vi0049	Vi0064	Vi0052	Vi0060	Vi0062	Vi0031	Vi0018	Vi0030	Vi0059	Vi0047	Vi0054	Vi0023	Vi0042	Vi0065	Vi0041	Vi0048	Vi0051	Vi0034	Vi0035	Vi0056	Vi0029	Vi0063	Vi0055	Vi0039	Vi0036	
surface (m ²)	70	50	50	100	50	50	50	50	70	50	50	50	100	100	100	200	50	50	100	100	50	100	40	150	100	80	
b <i>Vitis vinifera</i>	2	1	2	+	1	1	2	.	2	1	+	+	1	1	+	1	2	+	1	1	1	1	2	1	1	3	
h <i>Vitis vinifera</i>	
Espèces du <i>Sambuco nigrae</i> – <i>Coryletum avellanae</i>																											
b <i>Sambucus nigra</i>	1	+	+	+	2
h <i>Geranium robertianum</i>	1	2	1	+	+	1	2	+	+	.	1	+
<i>Moehringia muscosa</i>	1	2	.	1	.	1	.	+	+	+	.	+
<i>Galium aparine</i>	+	1	.	.	+
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	+	+	3
Espèces du <i>Tamo communis</i> – <i>Coryletum avellanae</i>																											
b <i>Viburnum lantana</i>	+
<i>Clematis vitalba</i>	.	.	.	+	1
<i>Dioscorea communis</i>	1	.	.	.	1	+
h <i>Helleborus foetidus</i>	.	.	1	+	2
Espèces du <i>Berberidion vulgaris</i>																											
<i>Prunus mahaleb</i>	2	1	.	1	3
Espèces de <i>l'Amelanchiero ovalis</i> – <i>Buxion sempervirentis</i> (cf. <i>Coronillo emeri</i> – <i>Prunetum mahaleb</i>)																											
b <i>Sorbus aria</i>	+	1	+	+	2	1	1
<i>Acer opalus</i> subsp. <i>opalus</i>	.	.	1
<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Hippocrepis emerus</i> subsp. <i>emerus</i>
h <i>Melittis melissophyllum</i> subsp. <i>melissophyllum</i>
Espèces des <i>Prunetalia spinosae</i> et des <i>Rhamno carthaticae</i> – <i>Prunetea spinosae</i>																											
b <i>Corylus avellana</i>	2	4	3	2	.	3	2	3	3	5	3	5	3	1	2	2	4	4	4	3	3	3	4	2	1	.	.
<i>Cornus sanguinea</i>	.	.	+	1
<i>Lonicera xylosteum</i>	1	+
<i>Ilex aquifolium</i>
<i>Euonymus europaeus</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>
h <i>Sambucus nigra</i>
<i>Lonicera xylosteum</i>
Espèces du <i>Tilio platyphylli</i> – <i>Acerion pseudoplatani</i>																											
b <i>Tilia platyphyllos</i>	.	.	1	.	2	2	.	.	.	2	.	.	1	1	4	+	2	2	4	3	4	4	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	.	3	.	1	2	.	2	+	.	2	3	.	1
<i>Ulmus glabra</i>
h <i>Asplenium scolopendrium</i>	3	2	1	1	2	1	4	2	3	+	1	1
<i>Mercurialis perennis</i>	+	.	.	3	+
<i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Tilia platyphyllos</i>
Autres espèces des <i>Quercu</i> – <i>Fagetea sylvaticae</i>																											
b <i>Fraxinus excelsior</i>	.	.	.	3	1	2	.	.	.	2	2	4	.	2
<i>Acer campestre</i>	2	.	3
<i>Ribes alpinum</i>	.	.	.	+
<i>Daphne laureola</i>
<i>Carpinus betulus</i>	.	.	.	1	2	2
<i>Quercus robur</i>	1
<i>Ruscus aculeatus</i>
<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Taxus baccata</i>	.	.	.	1
h <i>Galium odoratum</i>	1	2	.	2	+	.	+	1	1	+
<i>Arum maculatum</i>	+
<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Convallaria majalis</i>
<i>Buglossoides purpureoacerulea</i>
<i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>
<i>Cardamine heptaphylla</i>
<i>Allium ursinum</i>
<i>Lathraea squamaria</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>
<i>Ribes alpinum</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+
<i>Rosa arvensis</i>
<i>Acer platanoides</i>	+
<i>Fagus sylvatica</i>

Tableau II (suite).

n° de colonnes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	24	26	25	23	22	
n° de relevés	Vi0032	Vi0049	Vi0064	Vi0052	Vi0060	Vi0062	Vi0031	Vi0018	Vi0030	Vi0059	Vi0047	Vi0054	Vi0023	Vi0042	Vi0065	Vi0041	Vi0048	Vi0051	Vi0034	Vi0035	Vi0056	Vi0029	Vi0063	Vi0055	Vi0039	Vi0036	
surface (m ²)	70	50	50	100	50	50	50	50	70	50	-	50	100	100	100	200	50	50	100	100	50	100	40	150	100	80	
<i>Lathyrus vernus</i>
<i>Lamium galeobdolon</i> subsp. <i>montanum</i>	.	.	.	+	+
<i>Paris quadrifolia</i>	.	.	.	1
Autres espèces																											
b <i>Hedera helix</i>	1	.	.	.	+	.	.	1	2	1	
h <i>Hedera helix</i>	.	.	.	+	+	1	1	3	.	.	2	+	
<i>Rubus fruticosus</i> groupe	+	+	+	.	.	+	+	+
<i>Asplenium trichomanes</i> subsp. <i>quadrivalens</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+
<i>Rumex scutatus</i>	.	3	+	+	2	1
<i>Teucrium scorodonia</i>	+	1	+
<i>Sedum album</i>	.	.	1	.	.	2	.	+	+
<i>Knautia dipsacifolia</i>	3	.	.	.	1
<i>Polypodium vulgare</i>	+
<i>Campanula rotundifolia</i> subsp. <i>rotundifolia</i>	1	+
<i>Primula elatior</i> subsp. <i>elatior</i>	+
<i>Galium album</i>	1
<i>Glechoma hederacea</i>	+
<i>Urtica dioica</i>	1
<i>Campanula trachelium</i>	.	.	.	+
<i>Eupatorium cannabinum</i> subsp. <i>cannabinum</i>	.	3

Figure 33 : éboulis à *Buxus sempervirens* (sans feuillage suite aux attaques de la pyrale du buis, *Cydalima perspectalis*), La Chapelle-sur-Furieuse, 39.



tion floristique de ces corylaies est présentée pour mémoire dans le tableau II, colonnes 17 à 22.

Le *Sambuco nigrae* – *Coryletum avellanae*

Les colonnes 1 à 5 du tableau II donnent sa composition floristique. Il se présente comme une corylaie plus ou moins riche en tilleul et en sycomore avec *Sambucus nigra* et *Prunus mahaleb* plus ou moins dispersés. *Geranium robertianum*, *Moehringia muscosa*, *Galium aparine* et *Gymnocarpium robertianum* semblent assez caractéristiques de l'association dans le Jura (figure 32).

Les colonnes 6 à 12 du tableau II montrent probablement la même association, mais sous une forme appauvrie sans *Sambucus nigra*. Ce groupement constitue une phase pionnière de colonisation des éboulis du *Scrophularion juratensis* s'inscrivant dans la dynamique des éboulis sur blocs à scolopendre (*Phyllitido scolopendri* – *Aceretum*

pseudoplatani) et probablement des formes les plus extrêmes de tiliaie-hêtraie à dentaire (*Tilio platyphylli – Fagetum sylvaticae*). Il a été initialement décrit de Bourgogne et de Champagne, mais il a été assez peu relevé en Franche-Comté jusqu'à présent, essentiellement dans les gorges du Doubs, dans la vallée du Dessoubre et en Petite Montagne. Cependant, compte tenu de sa nature, sa répartition suit celle du *Phyllitido scolopendri – Aceretum pseudoplatani*. C'est un fourré mésoxérophile calcicole de station froide (pentes exposées au nord), sous climat plutôt continental, qui semble constituer un habitat favorable pour l'implantation de la vigne sauvage.

Le *Tamo communis – Coryletum avellanae*

La colonne 13 du tableau II présente sa composition floristique. Il s'agit également d'une corylaie assez riche en cornouiller sanguin. La présence de *Viburnum lantana*, *Clematis vitalba*, *Dioscorea communis* et *Helleborus foetidus* est caractéristique de l'association. Elle s'inscrit dans la dynamique naturelle des éboulis conduisant à l'éra-blière-tiliaie (*Aceri – Tilietum*) ou à la hêtraie (*Cephalanthero – Fagion*). Il s'agit d'un fourré mésoxérophile thermophile calcicole, sous climat de montagne continentale. Le relevé réalisé à la côte de Champvermol abrite la vigne sauvage, mais ce type de situation semble rarement lui convenir.

Le *Coronillo emeri – Prunetum mahaleb*

Les colonnes 14 à 16 du tableau II présentent sa composition floristique. Il s'agit d'une forme peu représentative de l'association, hétérogène d'un point de vue physiologique. Nous avons regroupé

des buxaiies (figure 33), des érableaiies (*Acer campestre*) à tilleul et des corylaies à tilleul. La présence de *Sorbus aria*, *Acer opalus*, *Buxus sempervirens*, *Hippocrepis emerus*, *Prunus mahaleb* et *Melittis melissophyllum* rapprochent ces relevés du *Coronillo emeri – Prunetum mahaleb*. Ce fourré xérophile thermophile calcicole s'inscrit dans la dynamique des formes thermophiles de pente des hêtraies du *Carici flaccae – Fagetum sylvaticae*. Il constitue un habitat assez favorable à l'installation des populations de vignes sauvages.

Le *Phyllitido scolopendri – Aceretum pseudoplatani*

Les colonnes 1 à 9 du tableau III présentent sa composition floristique. La strate arborée est nettement dominée et structurée par *Acer pseudoplatanus* et *Tilia platyphyllos* avec plus ou moins de frêne. Le hêtre peut se rencontrer à l'état juvénile ou dispersé dans la strate arborée, mais il n'est jamais dominant. On retrouve ces espèces plus ou moins structurantes dans la strate buissonnante. Le sous-bois

herbacé est généralement dominé par *Asplenium scolopendrium* et *Mercurialis perennis*. Le *Phyllitido – Aceretum* est strictement lié aux éboulis grossiers rencontrés sur les pentes fortes d'ubac surplombées par des dérochoirs actifs, aux étages collinéens et montagnards. L'ambiance interne est hygrosclaphile. Cet habitat très particulier est peu commun dans la région, où les conditions nécessaires à son expression ne sont réunies qu'en de rares endroits, comme par exemple les bordures de plateaux au niveau des reculées et des vallées. Il s'agit d'un habitat prioritaire de la directive Habitats (9180 - forêts de pentes, éboulis, ravins du *Tilio – Acerion*) hautement patrimonial. Bien que cela n'apparaisse pas forcément dans les relevés pour des raisons techniques, il constitue un habitat de prédilection de la vigne sauvage, ce qui renforce encore son intérêt. L'intégralité des sites abritant cet habitat devrait donc bénéficier au moins d'une gestion forestière adaptée pour sa conservation, voire même systématiquement d'un statut de protection, comme celui

Figure 34 : hêtraie à *Allium ursinum* au printemps, Vieilleville, 25.





Figure 35 : forêt de pente à forte naturalité, Thoraise, 25.

de Réserve biologique intégrale (figure 18).

Le *Tilio platyphylli* – *Fagetum sylvaticae*

Les colonnes 10 à 16 du tableau III présentent sa composition floristique. Selon l'état de maturité, diverses essences dominent la strate arborée. Les relevés montrent des stades assez juvéniles très structurés par des post-pionnières comme *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Ulmus glabra*, *Fraxinus excelsior* et *Carpinus betulus*. Les stades âgés sont maturés par *Fagus sylvatica*. Le sous-bois herbacé est souvent riche en *Asplenium scolopendrium* dans les formes sur pente d'éboulis grossier. *Cardamine heptaphylla*, *Actaea spicata* et *Polystichum aculeatum* constituent des bons marqueurs de l'association. Cette hêtraie se rencontre fréquemment en contact avec le *Phyllitido–Aceretum*, où elle le remplace dans les situations un peu moins contraignantes sur des éboulis moins grossiers et moins mobiles, mais toujours préférentiellement sur les versants d'ubac ou en situation confinée (figure 34). Elle est plus courante que le *Phyllitido–*

Aceretum, mais reste un habitat localisé à l'échelle de la région. Il s'agit d'un habitat d'intérêt communautaire (9130 - hêtraies de l'*Asperulo – Fagetum*). Il constitue aussi un habitat favorable pour la vigne sauvage et les stations dans lesquelles elle est présente devraient aussi bénéficier, *a minima*, d'une gestion forestière adaptée et d'un statut de protection comme celui de Réserve biologique intégrale.

Le *Carici flaccae* – *Fagetum sylvaticae*

Les colonnes 17 à 20 du tableau III présentent sa composition floristique. Elle est proche de celle du *Tilio – Fagetum* présentée précédemment ; *Fagus sylvatica* y est structurant. La strate herbacée est dépourvue d'*Asplenium scolopendrium*, de *Cardamine heptaphylla*, d'*Actaea spicata* et de *Polystichum aculeatum*. On y observe *Ajuga reptans*, *Milium effusum* et *Carex sylvatica*. Il s'agit d'une forme de *Carici flaccae – Fagetum sylvaticae* sur pente remplaçant le *Tilio platyphylli – Fagetum sylvaticae* en situation un peu plus chaude ou sur des pentes moins accusées et moins ébouleuses.

Les différences restent ténues entre ces deux types de végétation. Le *Carici – Fagetum* relève par ailleurs de la même typologie d'habitat que le *Tilio – Fagetum* (9130 - hêtraies de l'*Asperulo – Fagetum*) et, lorsqu'il abrite la vigne sauvage, il devrait bénéficier d'une gestion forestière adaptée et d'un statut de protection comme celui de Réserve biologique intégrale.

L'*Aceri opali* – *Tilietum platyphyllis*

La colonne 21 du tableau III présente sa composition floristique. La strate arborée est dominée par *Acer opalus* et *Fraxinus excelsior*. La présence de *Dioscorea communis* et *Viola alba* est assez typique de l'*Aceri opali – Tilietum platyphyllis*. Le relevé, par ailleurs assez pauvre floristiquement, provient d'Yverne dans la partie valaisanne du canton de Vaud (Suisse) et montre la possibilité pour la vigne sauvage de s'implanter dans ce type de forêt de pente sur blocs plus sèche et thermophile que les groupements décrits précédemment.

En conclusion, cette première approche phytosociologique montre que la vigne sauvage peut s'implanter dans différents types forestiers liés aux pentes couvertes d'éboulis, y compris dans les phases juvéniles, les fourrés de colonisation qui les précèdent et dans les phases de régénération engendrées par les chablis. L'érablaie à scolopendre (*Phyllitido scolopendri – Aceretum pseudoplatani*) constitue vraisemblablement l'habitat le plus favorable pour la vigne sauvage en Franche-Comté et la présence de cette espèce renforce encore son intérêt patrimonial.

Indigénat

La question de l'indigénat des stations jurassiennes de *Vitis vinifera*

Tableau III : composition floristique des groupements forestiers intégrant *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*.

n° de colonnes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
n° de relevés	Vi0001	Vi0020	Vi0021	Vi0022	Vi0002	Vi0033	Vi0009	Vi0027	Vi0015	Vi0026	Vi0013	Vi0011	Vi0024	Vi0016	Vi0025	Vi0010	Vi0007	Vi0008	Vi0006	Vi0014	Vi0019
surface (m²)	1	400	800	800	100	400	100	400	100	600	400	800	400	400	700	400	400	400	400	400	2500
a <i>Vitis vinifera</i>	1	r	.	1	.	1	1	.	.
b <i>Vitis vinifera</i>	r	.	.	.	1	1
h <i>Vitis vinifera</i>
Espèces du <i>Phyllitido scolopendri</i> – <i>Aceretum pseudoplatani</i> et du <i>Tilio platyphylli</i> – <i>Acerion pseudoplatani</i>																					
a <i>Acer pseudoplatanus</i>	1	3	2	2	3	3	3	1	2	+	.	.	2	3	1	2	.	1	2	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i>	2	4	4	4	3	3	3	3	4	4	2	.	3	2	4	.	.	1	.	2	1
<i>Ulmus glabra</i>	.	.	+	1	1	2	2	1	2
b <i>Tilia platyphyllos</i>	1	1	2	.	1	1	1
<i>Ulmus glabra</i>	.	.	.	1	1	.	r	.	.	1	.	.	.	r
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	1	3	.	.	.
h <i>Asplenium scolopendrium</i>	+	3	2	2	2	1	3	3	2	1	+	2	2	.	.	+	2
<i>Polystichum setiferum</i>	1	r	.	.	.
<i>Leucocjum vernum</i>
Espèces du <i>Tilio platyphylli</i> – <i>Fagetum sylvaticae</i> et du <i>Fagion sylvaticae</i>																					
h <i>Cardamine heptaphylla</i>	.	3	2	.	+
<i>Actaea spicata</i>	1
<i>Polystichum aculeatum</i>	+
Espèces du <i>Carici flaccae</i> – <i>Fagetum sylvaticae</i> et du <i>Carpino</i> – <i>Fagion</i>																					
a <i>Carpinus betulus</i>	+	2	.	.	2	1	2	.	.	.	3	1	.
<i>Acer campestre</i>	+	1	+	.	1	.	1	.
<i>Quercus petraea</i> subsp. <i>petraea</i>	+	2
b <i>Rosa arvensis</i>	.	+
<i>Acer campestre</i>	1
<i>Carpinus betulus</i>
h <i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>
<i>Circaea lutetiana</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	1
<i>Daphne laureola</i>	1	+	1
<i>Carex sylvatica</i> subsp. <i>sylvatica</i>
<i>Milium effusum</i>
<i>Ajuga reptans</i>
Espèces de <i>l'aceri opali</i> – <i>Tilietum platyphylli</i> et du <i>Tilion platyphylli</i>																					
a <i>Acer opalus</i> subsp. <i>opalus</i>	+	2	4
<i>Sorbus aria</i>	+	2	.	1	1	.	r	1
h <i>Dioscorea communis</i>	.	.	.	+	r	.	.	1
<i>Viola alba</i>
Autres espèces des <i>Querco</i> – <i>Fagetea sylvaticae</i>																					
a <i>Fraxinus excelsior</i>	2	3	2	2	.	.	.	1	1	2	2	2	2	.	2	.	1	.	.	2	4
<i>Fagus sylvatica</i>	1	1	3	3	2	.
<i>Acer platanoides</i>	+	2	1	.	1
b <i>Carpinus betulus</i>	+
<i>Fagus sylvatica</i>	2	.	+	2	+	1	.
<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Ribes alpinum</i>	.	1	.	2	.	1
<i>Taxus baccata</i>
<i>Acer platanoides</i>
<i>Sorbus aria</i>	+
h <i>Mercurialis perennis</i>	3	3	1	1	1	1	1	.	1	+	2	3	+	2	.	4	2
<i>Lamium galeobdolon</i> subsp. <i>montanum</i>	.	2	1	.	.	1
<i>Galium odoratum</i>	.	2	.	.	.	+	1	1	.	+	2
<i>Arum maculatum</i>	.	1	1	1	1
<i>Fraxinus excelsior</i>	+
<i>Dryopteris filix-mas</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Acer platanoides</i>
<i>Ribes alpinum</i>	.	1	2	2	1	.	1
<i>Lathyrus vernus</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	.	1
<i>Allium ursinum</i>
Espèces des <i>Rhamno carthaticae</i> – <i>Prunetea spinosae</i>																					
b <i>Corylus avellana</i>	+	2	2	3	1	2	.	.	.	1	+	4	2	2	3	.	2
<i>Ilex aquifolium</i>	.	2	+

Tableau III (suite).

n° de colonnes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
n° de relevés	Vi0001	Vi0020	Vi0021	Vi0022	Vi0002	Vi0033	Vi0009	Vi0027	Vi0015	Vi0026	Vi0013	Vi0011	Vi0024	Vi0016	Vi0025	Vi0010	Vi0007	Vi0008	Vi0006	Vi0014	Vi0019	
surface (m²)	400	800	800	800	100	400	100	400	400	600	400	800	400	400	700	400	400	400	400	400	2500	
<i>Sambucus nigra</i>	.	+	.	1	.	.	r	.	1	.	1	1	+	.	.	1	
<i>Clematis vitalba</i>	1	+	+	.	.	+	
<i>Cornus sanguinea</i>	+	.	.	+	
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	+	1	2	1	
<i>Ligustrum vulgare</i>	+	.	.	+	+	
<i>Viburnum lantana</i>	+	+	
<i>Ruscus aculeatus</i>	1	1	.	
<i>Buxus sempervirens</i>	1	5	
<i>Crataegus laevigata</i>	+	r	+	.	.	
<i>Euonymus europaeus</i>	+	+	
<i>Crataegus monogyna</i>	+	.	.	+	
h <i>Corylus avellana</i>	.	.	+	+	+	+	1	
<i>Sambucus nigra</i>	.	.	.	+	r	+	r	+	.	
<i>Cornus sanguinea</i>	+	+	+	
<i>Ligustrum vulgare</i>	+	+	
<i>Prunus spinosa</i>	+	1
<i>Lonicera xylosteum</i>	1	.	.	.	+	r	.	.	.	
Autres espèces																						
a <i>Hedera helix</i>	+	1	
b <i>Hedera helix</i>	
h <i>Hedera helix</i>	3	+	1	+	1	
<i>Rubus fruticosus</i> groupe	.	.	+	+	1	1	1	
<i>Polypodium vulgare</i>	+	1	.	+	1	1	
<i>Helleborus foetidus</i>	
<i>Viola reichenbachiana</i>	
<i>Glechoma hederacea</i>	
<i>Ilex aquifolium</i>	
<i>Geranium robertianum</i>	
<i>Asplenium trichomanes</i> subsp. <i>quadrivalens</i>	
<i>Salix caprea</i>	
<i>Acer campestre</i>	
<i>Tilia platyphyllos</i>	
<i>Torilis japonica</i>	
<i>Lilium martagon</i>	
<i>Moehringia muscosa</i>	
<i>Galium aparine</i>	
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	
<i>Convallaria majalis</i>	
<i>Paris quadrifolia</i>	
<i>Daphne mezereum</i>	
<i>Primula elatior</i> subsp. <i>elatior</i>	
<i>Urtica dioica</i>	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	
<i>Loncomelos pyrenaicus</i> subsp. <i>pyrenaicus</i>	
<i>Juglans regia</i>	
<i>Campanula trachelium</i>	
<i>Atropa belladonna</i>	
<i>Eupatorium cannabinum</i> subsp. <i>cannabinum</i>	

subsp. *sylvestris*, confirmée par les analyses moléculaires, est importante mais difficile. Notre étude, notamment sur la base de la consultation des cadastres napoléoniens (1820-1845), a permis d'établir que de nombreuses stations sont établies dans des sites forestiers accidentés, historiquement jamais mis en culture, au moins dans les deux der-

niers siècles (figure 35) ; ces forêts particulières correspondent exactement à la définition de « forêts anciennes » proposée par l'ONF¹⁶.

Il est peu vraisemblable que les éboulis à gros blocs en particulier aient

16. « Une forêt ancienne est définie comme ayant été continuellement boisée, quels que soient l'âge des peuplements, leur composition ou la gestion qui a été pratiquée, et ce depuis au moins 200 ans » (Lathuillière & Gironde-Ducher, 2014).

eu une autre vocation que forestière, et ce même dans un passé lointain. La « redécouverte » de plusieurs stations historiques citées par nos anciens botanistes comtois vers 1830-1860 va dans le sens du caractère pérenne de ces stations et d'une ancienneté très probable de ces stations d'éboulis, qui plus est, localisées dans des groupements cli-

maciques relictuels. Nous n'avons, comme d'autres auteurs (Arrigo & Arnold, 2007), jamais rencontré dans ces milieux primaires spécialisés d'éboulis la subsp. *vinifera*.

Nous savons également qu'avant toute trace de viticulture, des vignes sauvages existaient sur le massif jurassien grâce aux pépins de lambrusques trouvés dans des fouilles archéologiques conduites sur les sites palafittiques (Jacquat, 1988).

Par ailleurs, les débuts de la viticulture jurassienne semblent dater seulement des premiers siècles de l'ère chrétienne (Gauthier & Joly, 2003) ; cette proximité temporelle paraît difficilement compatible avec un retour à « l'état sauvage » de proto-cépages jurassiens, sachant que certains auteurs ont estimé à 80-100 cycles biologiques sexués la durée nécessaire pour domestiquer la vigne sauvage (extrait de Lacombe, 2012).

Nombreux sont les ampélographes qui pensent que plusieurs anciens cépages (ex. 'Savagnin' pour la Franche-Comté) ont bénéficié d'un apport génétique de ces lambrusques sauvages (Boursiquot, 2013), permettant ainsi l'adaptation de cépages initialement méditerranéens à des conditions plus septentrionales. Cette hypothèse suggère la présence de vigne sauvage dans les environs des premiers vignobles, solution envisageable, tout au moins dans le massif jurassien, puisque nous venons de montrer que les deux sous-espèces y affectionnent les mêmes niveaux géologiques.

Des travaux récents (Bouby *et al.*, 2010) ont montré qu'en Narbonnaise (I-II^e siècles après J.-C.) l'utilisation simultanée des fruits de vignes sauvages et de vignes cultivées était effective et a certainement accéléré l'introggression de matériel sauvage

local dans les cépages anciens. Des écrits du milieu du XVI^e siècle suggèrent que cette pratique a certainement persisté longtemps en France (Estienne, 1572).

Nos premières analyses génétiques concordent aussi avec un indigénat ancien en montrant bien le caractère différencié des populations jurassiennes par rapport à celles des autres régions françaises ou étrangères. Seule une étude génétique plus poussée sur la diversité génétique des populations comtoises de vigne sauvage, comparée à celle d'un échantillon plus vaste de lambrusques d'autres régions françaises et européennes, ainsi qu'aux anciens cépages comtois, permettrait d'aller plus loin.

Menaces et protection des populations du massif jurassien

La situation actuelle de la vigne sauvage est préoccupante dans la plupart des pays européens, même si elle est souvent mal connue, faute de données récentes fiables (Arnold, 2002). En France, elle bénéficie, depuis 1995, du statut de plante protégée.

Les populations de vignes sauvages sont maintenant mieux connues en Franche-Comté et les effectifs conséquents observés dans certains secteurs peuvent laisser supposer que le degré de menaces est certainement moins important que redouté ou que dans d'autres régions françaises. Toutefois, comme nous l'avons vu, les populations apparaissent comme morcelées et vieillissantes et nous n'avons jamais observé de semis pendant ces deux années intenses de prospection. De nombreux points restent encore dans l'ombre quant à certains aspects de la biologie de l'espèce, comme la distance et les modes de pollinisation dans les

milieux colluviaux forestiers et la capacité de la plante à produire de nouveaux pieds.

Un peu plus de 80 % des pieds sont localisés dans des forêts publiques, ce qui peut permettre un suivi par les agents ONF. La présence de 88 % des pieds dans des ZNIEFF actuelles démontre la pertinence de la création de ces zones naturelles et renforce, par la présence d'une plante protégée nationalement, leur statut de milieu naturel patrimonial. Au niveau réglementaire, en se basant sur les données publiques accessibles, au moins 270 pieds bénéficient d'un statut de protection important, étant intégrés à des espaces bénéficiant d'un arrêté de biotope (50 %) ou d'un statut de Réserve Biologique Intégrale ou Dirigée (50 %).

Les forêts de pente ou de ravin hygrosclaphiles qui l'abritent sont relativement rares et sont déjà reconnues comme d'intérêt prioritaire au niveau européen. Elles sont considérées en Franche-Comté comme déterminantes pour la définition des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (Ferrez, 2004).

L'inaccessibilité fréquente de ces milieux assure un premier niveau de protection et devrait conduire à la non gestion sylvicole permettant le maintien de ces conditions hygrosclaphiles. La conservation des bois morts est par ailleurs très utile aux communautés animales et végétales qui en dépendent. Les corylaies de pente au voisinage des parties les plus mobiles des éboulis ne bénéficient pas d'un statut de protection particulier, mais l'absence de bois exploitables fait que ces milieux ne sont que peu menacés par une exploitation forestière éventuelle.



Figure 36 : grosse lambrusque en bordure de chemin forestier, Esnans, 25.

Par contre, dans les bas de pente, où un prélèvement est encore très souvent pratiqué, il serait recommandé d'avoir une gestion conservatoire par bouquets ou pied par pied pour préserver notamment la vigne sauvage. Assez souvent, la vigne occupe des endroits qui bénéficient naturellement ou artificiellement d'un surplus de lumière (bord de route, chemin, piste forestière) ; tout aménagement conduisant à la création et à l'élargissement de pistes, chemins et sentiers de randonnée peut être très préjudiciable à la vigne sauvage (figure 36).

L'influence de l'omniprésence récente du chamois dans ces groupements d'éboulis est inquiétante. Nous avons constaté l'abrutissement de rejets herbacés sur des pieds adultes et le risque que de jeunes pieds soient complètement

détruits est à envisager en cas de germination.

La chalarose du frêne, un des arbres-support de la vigne, arrivée en France en 2008, constitue également une menace dont, aujourd'hui, il est difficile d'apprécier l'importance. Signalons également quelques menaces locales de décharges non autorisées notamment sur les stations situées sous des falaises avec points de vue ou en talus de bords de routes et chemins.

Enfin, les risques de pollution génétique par *Vitis vinifera* subsp. *vini-fera* sont faibles, du fait du décalage phénologique constaté entre les dates de floraison de la vigne cultivée et de la vigne sauvage. Par ailleurs, aujourd'hui plus qu'hier, ces stations sont éloignées des principaux vignobles jurassiens, à l'exception de certaines stations du départe-

ment du Jura. Ce risque de pollution est certainement plus important avec tous les porte-greffes et hybrides producteurs directs que l'on rencontre encore dans les anciens petits vignobles autour de bien des villages de la vallée du Doubs ou des reculées.

Les résultats des analyses génétiques sur nos échantillons, avec seulement deux pieds métissés sur 62, nous semblent montrer que ce risque de pollution génétique est présent mais reste mesuré, confirmant des études génétiques détaillées récentes sur d'autres populations (Di Vecchi *et al.*, 2009).

Conclusion

Des prospections intensives, couplées à des analyses ADN, ont permis la découverte de nombreuses nou-

velles stations de vigne sauvage dans le massif jurassien. Cette métapopulation est répartie sur une vaste portion du rebord occidental du massif jurassien dans des éboulis forestiers spécifiques à très forte naturalité. Elle est certainement de nature relictuelle, comme l'attestent l'écologie même de ces milieux et l'ancienneté historique de certaines stations. Notre étude met en évidence une aire morcelée, avec des populations plutôt vieillissantes, contenant cependant localement de très belles stations.

L'avenir de la vigne sauvage, notamment en France, tient certainement davantage à ces forêts colluviales qu'aux ripisylves des grands fleuves, dans la mesure où les dynamiques alluviales actuelles ne permettent qu'exceptionnellement de répondre aux exigences nécessaires à la régénération naturelle de la vigne sauvage.

La Franche-Comté a la chance d'abriter, à notre connaissance, les plus importantes populations connues de vigne sauvage en France et en Europe. Nous ne pouvons qu'encourager les communes concernées à mettre en place, en partenariat avec les services de l'ONF, sur ces forêts publiques patrimoniales, des RBI (Réserve Biologique Intégrale) ou RBD (Réserve Biologique Dirigée) ou au minimum des îlots de senescence ou de vieillissement permettant d'inscrire, sur le long terme, la protection de milieux exceptionnels abritant une plante remarquable et dont l'intérêt patrimonial et génétique est évident.

Bien d'autres études peuvent être envisagées à partir de ces éléments et de futures études génétiques pourraient permettre de travailler à une échelle plus fine et d'étudier les flux génétiques entre les populations ou en leur sein même et

d'estimer les éventuelles relations avec les anciens cépages jurassiens.

☞ Remerciements : à Pierre Millet, Michel Lassus, Alain Carbonneau, Marc Philippe et Maëlle Ritou pour les informations transmises, les élèves de l'atelier scientifique « Génome à l'école », années 2016-2017 du lycée Xavier Marmier de Pontarlier et les personnels (Nicolas Esseiva, Marie-Noëlle Mouge) pour les extractions d'ADN, le personnel du Muséum de la Citadelle de Besançon, le MNHN, la DREAL de Bourgogne Franche-Comté, le réseau ONF-Biodiversité du programme Vitis pour l'obtention de l'autorisation de prélèvement, Valérie Laucou (INRA, Montpellier) pour les données génétiques concernant *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Maryline Roques de l'IFV pour le séquençage des échantillons et Johann Keller (ONF) pour des échanges fructueux.

Bibliographie

- André G. & André 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.
- Arnal G. & Zanre F., 1990. Une station de *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C.C. Gmelin) Hegi découverte dans la Bassée. Caractérisations, menaces et protection. *Bull. Assoc. Naturalistes Vallée du Loing* **66** (4) : 205-211.
- Arnold C., Gillet F. & Gobat J.-M., 1998. Situation de la vigne sauvage *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* en Europe. *Vitis (Siebeldingen)* **37** (4) : 159-170.
- 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., 2002. *Écologie de la vigne sauvage en Europe (Vitis vinifera ssp. sylvestris). Matér. Levé Géobot. Suisse* **76**, 256 p. + annexe.
- 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.
- Arnold C., Schnitzler A., Petitpierre B., Vouillamoz J. & Gobat J.-M., 2011. *Écologie, génétique et modélisation des populations de vignes en milieux naturels en Europe. In Origini de la Viticoltura, Actes du Colloque, Podere Forte (Italie)* : 205-215.
- Arnold C., Bachmann O. & Schnitzler A., 2017. Insights into the *Vitis* complex in the Danube floodplain (Austria). *Ecology and Evolution* **7** : 7796-7806.
- Arroyo-Garcia R., Cantos M., Lara M., Lopez M.-A., Gallardo A., Ocete C. A., Perez A., Banati H., Garcia J. L. & Ocete R., 2016. Characterization of the largest relic Eurasian wild grapevine reservoir in Southern Iberian Peninsula. *Spanish journal of Agricultural Research* **14** (3) : e0708.
- Babey C. M. P., 1840. *Voyages pittoresques et botaniques dans les montagnes du Jura*. Manuscrit cote I121501, non paginé, numérisé sur le site internet de la Médiathèque de Salins-les-Bains.
- Bichet V. & Campy M., 2008. *Montagnes du Jura, Géologie et paysages*. Néo-édition, Besançon, 303 p.
- Bisson J., 2003. Sur les lambrusques ou vignes sauvages. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **37** (4) : 261-266.
- Bouby L., Terral J.-F., Figueiral I., Ivorra S., Lacombe T., Pastor T., Picq S., Bouffat L., Fabre L., Jung C., Marinval P., Petitot H. & Tardy Ch., 2010. La vigne sauvage (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*): une plante cultivée dans les établissements viticoles de la Narbonnaise ? *In Delphon C., Thiery-Parisot I., Thiebault S. (dir). Des hommes et des plantes, exploitation du milieu et gestion des ressources végétales de la préhistoire à nos jours*,

- XXX^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, APDCA, Antibes 2010 : 129-139.
- Boursiquot J.-M., 2013. Le Savagnin blanc. In Roulière-Lambert & Jean Berthet-Bondet, 2013. *Le Château-Chalon : un vin, son terroir et ses hommes*. Lons-le-Saunier, 272 p.
- Cambrolle J., Garcia J. L., Figueroa M. E. & Cantos M., 2014. Physiological responses to soil lime in wild grapevine (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*). *Environm. Exp. Bot.* **105** : 25-31.
- Clot F., 1990. Les érablaies européennes : essai de synthèse. *Phytocoenologia* **18** : 408-564.
- Collaud R., 2010. Contribution à l'étude des forêts hygrosclaphiles de ravins à affinités atlantiques en Franche-Comté. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France* **8** : 87-122.
- Contejean C., 1853 (éd. 1854). Énumération des plantes vasculaires des environs de Montbéliard, 1^{re} partie. *Mém. Soc. Émul. Doubs* 2^e série, **Volume 4** : 1-112.
- Delarze R., 2009. *Plan d'action pour Vitis vinifera subsp. sylvestris (C.C. Gmel) Hegi (Vigne sauvage)*, version No 1b-1302-2009, 25 p.
- Didier B. & Royer J.-M., 2002. Étude botanique et phytosociologique de la forêt du Chesnay à Possesse (Marne). *Bulletin de la Société de sciences naturelles et d'archéologie de la Haute-Marne*, NS, **1** : 30-42.
- 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. *sylvestris*. *Journal of Heredity* **100** (1) : 66-75.
- ECPGR, « InWiGrape », <http://www.ecpgr.cgiar.org/working-groups/vitis/inwigrape/>.
- Estienne Ch., 1572. *L'agriculture et maison rustique*, de M. Charles Estienne, docteur en médecine ; parachevée premièrement, puis augmentée par Jean Liebault, docteur en médecine. Paris, 570 p.
- Ferrez Y., Prost J.-F., André M., Carteron M., Millet P., Piguet A. & Vadam J.-C., 2001. *Atlas des plantes rares et protégées de Franche-Comté*. Besançon, Société d'horticulture du Doubs et des amis du jardin botanique / Turriers, Naturalia Publications, p. 282.
- Ferrez Y., 2004. *Connaissance des habitats naturels et semi-naturels de Franche-Comté, référentiels et valeur patrimoniale*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, DIREN Franche-Comté, Conseil régional de Franche-Comté, 57 p.
- Galet P., 1993. *Précis de viticulture*, 6^e éd. Déhan, Montpellier, 575 p.
- Garfi G., Mercati F., Fontana I., Collesano G., Pasta S., Vendranim G. G., De Michele R. & Carimi F., 2013. Habitat features and genetic integrity of wild grapevine *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C.C. Gmel.) Hegi populations: A case study from Sicily. *Flora* **208** : 538-548.
- Gauthier E. & Joly M., 2003. Vignoble et viticulture dans le Centre-Est de la Gaule. In *Actes du Colloque international AGER V*, septembre 2000, Besançon. Presses Universitaires Franc-Comtoises 2003 : 191-208.
- Gillet F., Foucault B. (de) & Julve P., 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea* **46** : 315-340.
- Gmelin K. C., 1805. *Flora Badensis Alsatica*. Karlsruhe, Mülleriana, Tome 1 : 543-545.
- Jacquat C. 1988. Les plantes de l'âge du Bronze : catalogue des fruits et graines, Hauterive-Champréveyres 1. *Archéologie neuchâteloise* **7**, Saint-Blaise (Suisse), 168 p.
- Katerov K., Doncev A., Kondarev M., Getov G., Nachev T., Herschkovic E., Valchev E., Markova M., Braikov D., Todorov H., Zankov Z., Tzankov B., Ivanov J., Zankov Z., Radulov L. M. I. & Jekova M. 1990. *Ampelographie bulgare*, Acad. Bulg. des Sciences, Sofia, 296 p.
- 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., Boursiquot J.-M., Bronner A., Merdinoglu D. & This P., 2003. Contribution à la caractérisation et à la protection *in situ* de *Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi, en France. *Les Actes du BRG (Bureau des ressources génétiques)* **4** : 381-404.
- 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 Montpellier SupAgro, 94 p. + annexes.
- Lathuilliere L. & Gironde-Ducher M., 2014. *Sémantique autour des forêts anciennes*. Réseau Habitats-Flore, ONF Agence Montagnes d'Auvergne, 35 p.
- Laucou V., Lacombe T., Dechesne F., Siret R., Bruno J.-P., Dessup M., Dessup T., Ortigosa P., Parra P., Roux C., Santoni S., Varès D., Péros J.-P., Boursiquot J.-M. & This P., 2011. High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management. *Theor. Appl. Genet.* **122** (6) : 1233-1245.
- Levadoux L., 1956. Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann. Inst. Rech. Agron.*, Sér. B, Ann. Amélior. Pl. **6** (1) : 59-118.
- Moser D., Gygax A., Baumler B., Wyler N. & Palese R., 2002. *Liste rouge des espèces menacées de Suisse : Fougères et plantes à fleurs*. Office fédéral de l'environnement, des forêts et des paysages, 120 p.
- 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** (1 3) : 95-98.

- Ocete R., Arnold C., Failla O., Lovicu G., Biagini B., Imazio S., Lara M., Maghradze D. & Angeles Lopez M., 2011. Considerations on the European wild grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi) and Phylloxera infestation. *Vitis (Siebeldingen)* **50** (2) : 97-98.
- Parent G.-H., 1988. La vigne sauvage dans le Perthois (51). *Bulletin de la Société de sciences naturelles et d'archéologie de la Haute-Marne* **23** (2) : 17-29.
- Parisot C., 1999. Étude sommaire de deux espèces de la forêt alluviale dans la Bassée : la Vigne sauvage, *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* et l'Orme lisse, *Ulmus laevis*. *Bull. Assoc. Naturalistes Vallée du Loing* **75** (4) : 112-123.
- Richard J.-L., 1971. *Iberis Contejeani* et *Silene glareosa*, deux plantes d'éboulis peu connues dans le Jura. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* **94** : 41-54.
- Sagot P., 1878. Sur une vigne sauvage à fleurs polygames croissant en abondance dans les bois autour de Belley (Ain). *Ann. Sci. Nat., Bot., Série 6, Tome 7* : 164-172.
- This P., Roux C., Parra P., Siret R., Bourse T., Adam A. F., Yvon M., Lacombe T., David J. & Boursiquot J.-M., 2001. Characterization of genetic diversity in a population of wild grapes from Pic Saint Loup area and its relationship with the cultivated grapes. *Genet. Select. Evol.*, **33** : S289-S304.
- Tison J.-M. & de Foucault B., 2014. *Flora gallica. Flore de France*. Biotope, Mèze, xx + 1196 p.
- Zdunic G., Maul E., Dias J. E. E., Organero G. M., Carka F., Maletic E., Savvides S., Jahnke G.G., Nagy Z. A., Nikolic D., Ivanisevic D., Beleski K., Maras V., Mugosa M., Kodzulovic V., Radic T., Hancevic K., Mucalo A., Luksic K., Butorac L., Maggioni L., Schneider A., Schreiber T. & Lacombe T., 2017. Guiding principles for identification, evaluation and conservation of *Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris*. *Vitis (Siebeldingen)*, **56** (3) : 127-131.
- Zito P., Serraino F., Carimi F., Tavella F., & Sajeva M., 2018. Inflorescence-visiting insects of a functionally dioecious wild grapevine. Genetic resources and crop evolution : <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0616-7>.



