

Les vignes sauvages comme sources de gènes pour l'amélioration

par

M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture (INRA), Pont-de-la-Maye, France

Wild growing vines as gene resources in breeding

S u m m a r y . — The genus "Vitis" is found growing spontaneously throughout the whole northern hemisphere from Japan to California, westwards, with but a few terrestrial gaps, approximately between the latitudes 10° and 55°.

The variety of environments that this huge domain encompasses implies a correspondingly important genetical variation within the genus. This is only increased by the variable prevalence of parasites according to the regions, and the correlative evolution of resistances.

The fact that, with the exception of Muscadinae, there seem to exist no genetic barriers between the "species" of Vitis should make it very easy to use this variation in breeding.

Examples will be given of traits that may be sought for in wild growing vines, with an attempt to look beyond the now classical search for disease resistance.

In a final section, interest will be focussed to the importance of wild-growing *Vitis vinifera* in Europe for the theory of the origin of varieties of grapes and for breeding.

1. Le genre Vitis dans le monde

La vigne européenne cultivée, *Vitis vinifera* L. n'est que l'un des multiples représentants du genre *Vitis*. A l'heure actuelle la plus complète présentation de ce genre est celle de GALET (1967). Par rapport aux monographies antérieures, celle-ci a le mérite de présenter les vignes asiatiques pour la première fois de manière étendue, sinon exhaustive. Son intérêt est surtout de montrer leur richesse, leur extension et leur variété, car les conditions d'observation, de récolte, de description de ces vignes laissent penser que beaucoup reste à faire pour démêler le genre de cette région du globe.

Elle renforce l'observation que j'ai faite (RIVES 1962) sur la singularité de la répartition des *Vites*: le genre existe sur l'ensemble de l'hémisphère nord, des régions subtropicales (Colombie, Caraïbes) au sud, à une limite fluctuant suivant les longitudes, au nord. Mais sur les deux grandes masses continentales on observe la même répartition, avec une espèce unique à l'ouest (*V. vinifera* en Eurasie, *V. californica* en Amérique) toutes deux sensibles au *Peronospora*, et une grande quantité d'espèces à l'est de ces continents, présentant des résistances aux parasites plus ou moins marquées aux parasites, si on en croit BOUBALS (1956, 1959) pour les espèces asiatiques (voir aussi VERDEREVSKY 1972).

Il faut mentionner que jusqu'à nouvel ordre, les Muscadinae n'ont été reconnues que pour l'Amérique; on ne sait si des espèces de l'Asie subtropicale peuvent être rattachées à ce groupe. GALET (1967) n'en cite aucune hors d'Amérique.

La répartition actuelle résulte probablement de l'action des avancées et des retraits successifs des glaces au cours du quaternaire, sur un ensemble de vignes tertiaires probablement moins hétérogène (LEVADOUX 1956, RIVES 1971).

2. Origine et répartition des *Vitis* actuels

KIRCHHEIMER (1939) a fait justice de beaucoup des fossiles attribués à *Vitis* ou aux *Vitaceae*, en montrant que seules les graines de la vigne ont une valeur taxonomique absolument sûre; les autres organes, en particulier les feuilles restent toujours d'identification ambiguë.

Depuis, les palynologues ont apporté une autre source de preuves de la présence des vignes, quand ils veulent bien mentionner le pollen de la vigne dans leurs diagrammes.

KIRCHHEIMER admet qu'il y avait deux grands groupes de vignes au tertiaire: ce sont les types *Vitis Ludwigi*, dont les graines ont la chalaze striée, et *Vitis teutonica*, où elle est lisse, respectivement. La liste des espèces de ces deux types qu'il a retenues est donnée au Tableau 1; elles y sont groupées par étage géologique, avec l'indication du type et l'origine géographique des graines fossiles.

DE LATTIN (1939), en s'inspirant de considérations de REINIG (1937), a décrit l'influence des glaciations successives, basée sur l'existence supposée de zones refuges (Fig. 2), où les conditions de climat restées relativement tempérées et humides ont permis la survie, pendant les périodes froides, d'espèces ayant ces exigences, même assez près du front des glaces. De là elles seraient reparties, à chaque période interglaciaire, à la conquête des territoires libérés par le retrait des glaces et l'amélioration du climat. Comme la distribution géographique des glaces a varié d'une glaciation à l'autre et pendant le cours de chaque période glaciaire, on conçoit que les différents groupes spécifiques ont pu être scindés, regroupés, redistribués, avec tout ce que cela peut impliquer de possibilités de spéciation due à l'isolement génétique et à la survie dans les milieux nouveaux des zones refuges, puis d'échanges génétiques par introgression réciproque, de nouveau dans des milieux nouveaux, lors des expansions interglaciaires.

D'une avance, la dernière, et d'un retrait subséquent, témoigne l'extension des populations spontanées de *Vitis vinifera* en Europe, en Amérique et jusqu'en Suède et au Danemark, attestée par des empreintes de graines dans l'argile de poteries néolithiques (SCHIEMAN 1953; FLORIN in LEVADOUX 1956), suivie de leur retour sur les bases moins septentrionales où on les trouve maintenant et dont la limite nord coïncide, sauf quelques exceptions, avec celle de la culture de la Vigne (cf. LEVADOUX 1954).

Les vignes qui vivaient sur un même territoire, en se réfugiant, se sont fragmentées; le phénomène de spéciation des isolats à l'abri des barrières géographiques a pu alors jouer pour diversifier, ou continuer de diversifier des populations tertiaires holarctiques; puis la recolonisation s'est faite, en présence des populations d'origines diverses, qui ont pu échanger des gènes par introgression mutuelle tout en subissant les effets d'une sélection pour le nouveau type de milieu qu'elles colonisaient, aggravée par la sélection disruptive pour les types d'habitats que j'ai signalée ailleurs (RIVES 1971, p. 453). On s'explique ainsi l'existence et la survie des si nombreux types spécifiques décrits par les botanistes et les ampélographes.

J'emploie à dessein l'expression «types spécifiques»: car la notion d'espèce peut ici faire l'objet d'une discussion: en effet, si on laisse de côté les *Muscadinia*, les types d'*Euvites* se caractérisent par leur homogénéité morphologique assez grande, tout en n'excluant pas une certaine variabilité, et par le fait que les descendants par semis des vignes d'un type appartiennent au type (voir AGNEL 1945, PLANCHON 1883—87, p. 354 en ce qui concerne par exemple le «*V. Solonis*»).

Cependant, dans la nature, ces vignes peuvent se rencontrer poussant très près les unes des autres, et on sait qu'elles sont interfertiles, que leurs hybrides sont

morphologiquement intermédiaires entre leurs parents, et sont eux-mêmes fertiles. J'ai monté (RIVES 1971) que c'est la sélection disruptive qui maintient probable-

Tableau 1
Fossiles certains (graines) d'après KIRCHHEIMER
Certain fossils (seeds) according to KIRCHHEIMER

Eocene	T ¹⁾	<i>V. praetunica</i>	Ile de Wight, Angleterre
	?	<i>V. arctica</i>	Groenland
	T	<i>V. minuta</i>	Suffolk, Angleterre
	T	<i>V. semen labruscoides</i>	Kent, Angleterre
	T	<i>V. subglobosa</i>	Kent, Angleterre
	L	<i>V. uncinata</i>	Hampshire, Angleterre
Oligocene	T	<i>V. Hookeri</i>	Devonshire, Angleterre
	T	<i>V. silvestris</i>	Hesse; Pologne
	T	<i>V. teutonica</i>	Devonshire; Allemagne; Tchécoslovaquie
Miocene	T	<i>V. Bonseri</i>	Grand Coulee (Etat de Washington, USA)
	T	<i>V. teutonica</i>	Allemagne; Tchécoslovaquie; Pologne
Pliocene	T	<i>V. cf. flexuosa</i>	Kobe, Japon
	T	<i>V. lanata</i>	Cantal, France
	L	<i>V. Ludwigii</i>	Wetterau, Hesse; Neumarkt, Pologne
	L	<i>V. nodulosa</i>	Cantal, France
	L	<i>V. cf. orientalis</i>	Limbouurg, Belgique
	L	<i>V. pliocencia</i>	Frankfort, Allemagne
	L	<i>V. cf. rotundifolia</i>	Frankfort, Allemagne
	T	<i>V. silvestris</i>	cf. <i>V. Ludwigii</i>
	T	<i>V. sphaerocarpa</i>	Frankfort, Allemagne
	T	<i>V. Thumbergii</i>	Cantal, France
		<i>V. species</i>	Alabama, U.S.A.

1) T = type teutonica, L = type Ludwigii.

ment cette diversité spécifique en éliminant les hybrides de manière précoce et en favorisant les systèmes génétiques qui tendent à isoler les types spécifiques, par exemple l'écart entre les époques de floraison, mais sans favoriser, semble-t-il, les barrières de stérilité d'origine génétique.

Enfin ces «espèces» ont souvent une grande extension géographique. Leur homogénéité morphologique recouvre donc nécessairement une variabilité physiologique importante, ne serait-ce que pour l'adaptation à la photopériode, au climat. Quelque fois cette variabilité se traduit dans la morphologie: *Vitis Berlandieri*, dont la pillosité très abondante le fait souvent confondre avec *V. cinerea* au nord de son aire, devient de plus en plus glabre vers le sud et prend des formes presque voisines de certains *V. monticola*.

L'histoire du genre *Vitis*, ainsi décrite, permet de comprendre et de pressentir l'importance des phénomènes d'adaptation au milieu qui distinguent les différents types spécifiques de *Vitis*. L'examen sur le terrain montre aussi la prodigieuse faculté d'adaptation de ce genre, qui a pu développer en un nombre d'années, donc de générations, assez faible (tout au moins au regard du temps géologique et de l'évolution) des caractères très variées et très spécifiques des milieux où vivent ses espèces.

Ce sont, en fait, ces qualités que nous mettons à profit pour l'amélioration génétique de la vigne et c'est ce qui fait la valeur du fond génétique des vignes sauvages pour notre travail.

3. L'origine de *Vitis vinifera* et de ses variétés cultivées

Comme introduction à son utilisation raisonnée par le sélectionneur je pense qu'on ne peut mieux faire que de développer l'histoire de l'origine des variétés cultivées de l'Europe occidentale, telle qu'elle résulte des réflexions de LEVADOUX.

Comme nous avons déjà dit, à la suite de l'avant dernière glaciation, la vigne a recolonisé l'espace Ouest-Européen. Son point de départ, son centre d'origine au sens de VAVILOV, se situe dans l'extrémité occidentale de la chaîne himalayenne, et également dans le Caucase. La richesse des formes de ces régions a été rapportée entre autres par BOUBALS (1966), RUBAN et RIABOVA (1969), NEUBAUER (1952), BARANOV (1927 in LEVADOUX 1956), NEGRUL (1957).

Dans cette zone, par ailleurs, on rencontre apparemment avec une fréquence notable des types hermaphrodites ou intermédiaires (NEGRUL 1936) alors que, dans sa poussée vers l'ouest, la vigne a évolué résolument vers la dioécie, (sans doute plus propice à la colonisation et à l'adaptation parce qu'elle entretient l'hétérogénéité et assure l'apparition constante de nouveaux génotypes) au point que certains auteurs font de ce caractère trivialement mendélien le critère de distinction entre deux soi-disant espèces *V. vinifera* et *V. silvestris* (voir LEVADOUX 1956).

De là, la vigne a progressé vers l'ouest, puis le nord-ouest, en investissant probablement la Méditerranée par les deux rives. Comme nous l'avons vu, les restes de pépins attestent qu'elle a atteint des latitudes beaucoup plus septentrionales que celle de sa limite actuelle, après la dernière glaciation (cf. p. ex. TURNER 1968).

De nombreuses populations spontanées ont été signalées en Europe de l'Ouest (LEVADOUX 1954).

L'étude plus particulière de la population du Pays-Basque nous a permis d'en confirmer le caractère spontané par la simple considération de la répartition des sexes: on sait en effet que les variétés cultivées de *V. vinifera* sont soit hermaphrodites, soit (rarement) femelles, et le déterminisme génétique du sexe (DOAZAN et RIVES 1967) est tel qu'elles ne peuvent donner naissance par semis qu'à des hermaphrodites ou des femelles. Or les vignes que nous avons récoltées se répartissent ainsi: mâles: 37; femelles: 42; hermaphrodites: 2.

D'autre part, les observations d'OLDFIELD (1968) sur le quaternaire du Pays-Basque confirment, grâce à des restes de graines et de pollen, que la vigne a existé

dans la région depuis la fin de l'avant-dernière glaciation, donc largement avant l'introduction de la viticulture dans cette partie de l'Europe, cette zone ayant apparemment été épargnée, comme zone refuge, par la dernière glaciation.

La culture de la vigne a été importée en Gaule par des Grecs environ 100 ans avant Jésus-Christ. L'occupation romaine l'a généralisée vers l'ouest et le nord-ouest. Par la suite, les fluctuations de la surface cultivée et de la situation de l'agriculture ont fait que la viticulture a eu plusieurs vagues successives d'expansion et de retrait.

La vigne introduite de Grèce ou d'Italie l'était assurément sous la forme de variétés locales importées avec eux par les marchands ou les colonisateurs. Plus à l'ouest, plus au nord, leur précocité était sans doute, et sauf exception, insuffisante pour permettre une maturité satisfaisante.

Les vigneronnes de ces expansions successives ont donc certainement dû rechercher sur place, dans les populations spontanées, les vignes mères de nos actuelles variétés. C'est ce que semblent attester un certain nombre de textes cités par DION (1959).

D'autre part, LEVADOUX (1948) a montré que les variétés françaises pouvaient se regrouper, d'après leur aspect ampélographique, en groupes ou familles de cépages, et que leur répartition géographique, comme les hypothèses que l'étude linguistique de leurs noms et de leurs synonymes suggèrent sur leur région d'origine, permettent de supposer que ces groupements morphologiques correspondent en fait à une communauté d'origine géographique.

La structure de l'habitat des vignes spontanées est telle que l'on doit envisager les populations sauvages comme une série d'isolats: la vigne spontanée est en effet cantonnée aux vallées humides et tempérées; associée à la végétation du buis et du noisetier, elle ne s'éloigne cependant jamais beaucoup du voisinage immédiat des rivières et des ruisseaux le long desquels elle pousse. Ainsi l'aire des vignes du Pays-Basque est-elle fragmentée en autant de sous-populations que de vallées séparées par des zones montagneuses. Un premier essai de discrimination biométrique dans notre échantillon montre par exemple que la sous-population espagnole et la sous-population française se distinguent relativement bien, malgré le faible pouvoir discriminant des caractères utilisés dans cette première étape (mesures de feuilles).

Notre hypothèse sur l'origine des variétés cultivées en France explique donc leur apparition en supposant que ce sont des plantes trouvées à l'état sauvages que nos ancêtres vigneronnes utilisèrent comme source de matériel de propagation au moment de l'une ou l'autre des expansions de la viticulture entre le premier et le 18^e siècle. Il faut cependant expliquer alors comment on a pu trouver des génotypes hermaphrodites et à baies relativement grosses dans des populations dioïques et à petites baies. Nous pensons que c'est par introgression de gènes des variétés tardives d'origine orientales qui avaient été introduites par les colonisateurs, dans les populations locales, qu'ont été obtenues par semis naturel des génotypes réunissant l'hermaphroditisme et les caractères des baies des variétés orientales, et l'adaptation de ces populations par une meilleure précocité au milieu occidental moins favorable.

Il y a beaucoup d'hypothèse dans notre reconstruction de l'histoire des vignes cultivées, et il ne faut la prendre que pour ce qu'elle vaut.

Nous étudions en ce moment le lien génétique qu'il peut y avoir entre la population spontanée que nous avons échantillonnée dans le Pays-Basque et les variétés locales des vignobles de ces régions, qui sont très archaïques et dont l'encépagement a été peu modifié par les suites de la crise phylloxérique.

Il nous semble que cette histoire constitue une bonne introduction à notre exposé, en montrant qu'il est bien possible que ce soit effectivement à partir de vignes sauvages que ce soit constitué pour une bonne part notre assortiment variétal actuel et que l'apport génétique des vignes locales spontanées a été déterminant pour l'extension de la viticulture dans nos régions.

Dès maintenant, cette histoire suggère que quand on veut croiser des *V. vinifera* entre eux dans le but d'obtenir de nouvelles variétés vigoureuses ou productives, ou une grande variabilité, c'est en utilisant des variétés appartenant à des groupes différents, donc ayant probablement leur origine génétique dans des isolats peu apparentés que l'on obtiendra l'hétérosis le plus grand.

4. Les vignes sauvages et la recherche des résistances

Les mésaventures de la vigne au XIXe siècle ont été à l'origine de la phytopathologie. Par voie de conséquence elles sont aussi à l'origine d'au moins cette partie importante de l'amélioration des plantes (sinon de la discipline elle-même) qu'est la recherche de facteurs de résistance aux parasites des plantes cultivées chez les espèces sauvages voisines.

J'ai cherché vainement, à ma surprise, la trace du moment où cette idée simple aurait été émise et mise en pratique, qui consiste à recourir au croisement entre *V. vinifera* et d'autres espèces sauvages pour obtenir des hybrides résistants.

L'idée du greffage est bien datée, encore qu'il soit difficile de savoir si c'est LALIMAN ou BAZILLE (FOËX 1898, LALIMAN 1871 in LOUIS RIVES 1937) qui l'a eue de premier en 1871. J'espère que les généticiens m'accorderont que c'est là une manière de recourir aux gènes sauvages pour l'amélioration.

L'idée de la vraie manière, celle qui consiste à les utiliser en croisement, est déjà présente dans le livre de PLANCHON (1875), mais comme si elle allait de soi et avait toujours existé: c'est qu'en fait le recours à l'hybridation avec les espèces sauvages s'était déjà fait de manière spontanée, à la suite des introductions malheureuses de *V. vinifera* dans l'est des Etats-Unis, puis de la découverte d'hybrides naturels: «Delaware», «Catawba», etc. . . Si on en croit LOUIS RIVES (1937) «le premier hybride volontairement créé paraît être dû, d'après BUSH et MEISSNER, à J. F. ALLEN qui l'obtint vers 1860 du croisement de l'Isabelle et du Chasselas doré», bien que l'édition de BUSH et MEISSNER (1885) traduit par BAZILLE me semble moins affirmative que mon homonyme.

Ce qui importe c'est qu'en fait le recours aux espèces sauvages comme source de gènes de résistance pour l'amélioration émergea comme une donnée empirique et non comme une découverte scientifique.

En France, et toujours d'après LOUIS RIVES (1937) c'est sans doute FOËX en 1875, suivi de près par MILLARDET en 1880, qui ont entrepris les premiers une telle tentative de manière systématique.

L'entreprise a été un succès pratique considérable pour les porte-greffes; elle se solde par un échec pour les «hybrides producteurs directs».

On pourrait rechercher les sources de cette contradiction dans la diversité des connaissances scientifiques des obtenteurs des uns ou des autres, mais les élucubrations de M. MILLARDET (1877) sur le «principe d'hérédité» montrent que l'ignorance des savants n'était pas compensée par le solide bon sens de praticiens comme MM. COUDERC et SEIBEL, premiers «hybrideurs» français.

Il faut je pense avouer que la difficulté du second objectif était d'une autre calibre que celle du premier.

On peut penser qu'ont manqué à ces hybrideurs des notions qui sont maintenant connues de tous et qui ont une grande importance en amélioration des plantes: la notion d'hérédité qui traduit l'imperfection de l'information sur le génotype fournie par le phénotype; les notions de disjonction et de recombinaison qui auraient permis à CONTASSOT (qui obtint les pépins d'où sont issus les Seibel et les Couderc) d'éviter de choisir les hybrides de YAEGER pour leurs grosses baies, ce qui a communiqué le goût foxé à une bonne partie des «hybrides»; la conscience de l'énormité de la tâche et des moyens qui apparaissent aujourd'hui nécessaires à une telle entreprise.

5. Principes pour l'utilisation des espèces sauvages pour l'amélioration

Cependant, c'est probablement aussi en partie la manie de croire à l'homogénéité des espèces sauvages qui a entravé le travail. La littérature foisonnante de cette époque (et l'on en trouve des traces jusqu'à nos jours) parle du *Berlandieri*, du *riparia*, du *rupestris* comme si tous les génotypes de chacune de ces espèces se comportaient de la même manière.

On peut *a priori* affirmer le contraire: si on considère l'aire de *V. riparia*, on est bien obligé de penser qu'entre le Québec, le Mississippi et le Montana, les génotypes doivent présenter quelque variation d'adaptation à la photopériode et au froid.

L'observation *in situ* révèle immédiatement des variations morphologiques: c'est le cas déjà cité du véritable cline, au sens de HALDANE (1948), que l'on trouve entre les *V. Berlandieri* du nord de l'aire, à la pillosité abondante et aux sarments canelés, et ceux du sud du Texas, qui présentent souvent des formes presque glabres, à feuilles luisantes et rameaux presque lisses.

Dans une expérience où nous avons inoculé systématiquement à un certain nombre de génotypes de *V. rupestris* les mêmes origines du virus du court-noué, nous avons constaté une variation très nette dans les symptômes provoqués sur les différents génotypes. Je pense donc que les règles de l'utilisation des espèces sauvages comme source de gènes pour l'amélioration consistent:

a) dans la nécessité de prospecter toute l'aire de l'espèce et de l'échantillonner dans son ensemble,

b) à réunir un nombre assez grand de génotypes pour pouvoir étudier la variabilité de l'espèce pour le ou les caractères étudiés.

c) à soumettre ces génotypes, non seulement à une évaluation de leur valeur phénotypique pour chaque caractère étudié, mais encore de leur aptitude à transmettre ce caractère, au moyen de tests de descendance pratiqués sur des top-crosses.

Par exemple, nous utilisons les nombreux génotypes de *V. Berlandieri* que j'ai (RIVES 1963) récoltés au Texas, pour obtenir des porte-greffes résistants à la chlorose. Mais une variété de porte-greffe doit être résistante au mildiou, comme le prouvent les déboires du 41B. Il faut donc connaître l'aptitude de chaque génotype à transmettre à la fois en proportion et en intensité la résistance au mildiou à sa descendance, qu'il soit lui-même très résistant ou peu résistant. La résistance de chaque génotype peut être éprouvée grâce aux techniques classiques de BREBION (1951, 1955) et de BOUBALS (1956, 1959). Chaque génotype sera ensuite éprouvé pour sa capacité à transmettre la résistance à sa descendance: on réalisera un top-cross c'est-à-dire le croisement de chaque génotype par un (ou plusieurs) génotype (s) sensible (s), commun (s) à tout l'essai; la résistance des descendants sera éprouvée de manière à savoir à la fois le niveau moyen de résistance et la répartition des différentes classes en proportion du total.

Ce type d'étude peut, bien évidemment, être pratiqué pour plusieurs caractéristiques, de résistance ou autre. Il apparaît indispensable pour réduire la part de la chance et augmenter l'efficacité du travail.

d) enfin, on peut suppléer aux difficultés d'introduction en organisant des croisements entre les différents génotypes réunis en collection. Cela devrait permettre de dépasser la variation naturelle: j'ai insisté sur la variation intraspécifique liée à l'étendue de l'aire. En organisant un plan de croisement en fonction de l'origine géographique des génotypes pour croiser systématiquement des génotypes d'origine éloignée, on a toute chance d'obtenir une variabilité plus grande que la variation naturelle, qui résulte de croisements entre génotypes voisins. C'est ce que nous sommes en train de faire pour *V. Berlandieri*.

6. Les grands exemples d'utilisation

a) La résistance à la chlorose

Parmi les exemples qu'on peut citer en dehors de ceux classiques du phylloxéra et du mildiou et de l'oidium, le plus exemplaire est en effet celui de la résistance à la chlorose calcaire.

Rappelons qu'après l'invasion phylloxérique, le greffage ayant été préconisé et adopté, certains hybrides, puis *V. rupestris* et *V. riparia* furent d'abord utilisés. Mais quand le phylloxéra eut atteint les vignobles à sol calcaire, Champagne et surtout Cognac, la chlorose se manifesta. Cet accident qui est une carence en fer due à la présence dans la solution du sol, d'ions bicarbonates qui bloquent l'assimilation du fer par un mécanisme non encore connu, est aggravé par un manque réel de fer assimilable, comme l'ont montré POUGET et JUSTE (1972).

C'est la clairvoyance des viticulteurs charentais, qui postulèrent l'existence de vignes américaines résistantes au phylloxéra et croissant sur des terrains calcaires, qui envoya alors VIALA (1889) aux Etats-Unis pour chercher ce Graal alors parfaitement utopique.

Il faut avoir lu, comme j'ai eu la chance de le faire, les carnets personnels de VIALA, pour réaliser les obstacles et les désespoirs qu'il eut à surmonter: à Washington les géologues de l'U.S. Geological Survey ignoraient tout de zones calcaires répondant aux caractéristiques décrites par VIALA et encore plus de vignes qui y poussaient. C'est finalement MUNSON qui, recevant VIALA à Dennison (Texas), lui révéla l'existence et de la bande de calcaires du crétacé inférieur qui prend le Texas en écharpe au sud de Dallas, et du *V. Berlandieri* qui y pousse et résiste au calcaire, dans une région qui venait tout juste d'être arrachée aux Indiens par la colonisation américaine (VIALA 1889).

C'est ainsi que fut sauvée une bonne part, et des meilleures, de la viticulture française.

Le *Vitis Berlandieri* confirma en effet très vite ses qualités dans le vignoble de Cognac. Son défaut majeur, la mauvaise reprise de ses boutures en pépinière, trouva rapidement un remède dans l'hybridation. De là sont sortis les variétés de porte-greffes couramment utilisées dans les vignobles calcaires et même ailleurs.

Je rappellerai que, passé le début du 20e siècle, le problème fut considéré comme résolu. Mais l'évolution de la viticulture, surtout dans les dernières années a montré les limites et les imperfections des porte-greffes actuels, en particulier du 41B.

Nous avons donc repris ce travail suivant les principes énoncés plus haut. Une collection de génotypes, récoltés depuis la rivière Brazos qui constitue sa limite nord, jusqu'au Comté de Uvalde, à la hauteur de San Antonia (Texas) a été établie à

Bordeaux. Elle est utilisée pour créer de nouveaux génotypes, en croisant systématiquement des génotypes d'origine géographique éloignée pour accroître la variabilité. Elle est soumise au contrôle de son comportement vis-à-vis du mildiou et de sa faculté de transmettre celui-ci. Bien entendu elle est également étudiée et éprouvée pour la faculté de reprise de bouture et pour la résistance à la chlorose et la transmission de celle-ci. En même temps, une étude du mécanisme physiologique de la chlorose est poursuivie par les chercheurs mêmes qui font la sélection, afin de préciser les critères de choix des géniteurs et de mettre au point des tests efficaces de résistance à la chlorose des génotypes en tant que porte-greffes (POUGET et OTTENWALTER 1973).

En effet, le recours aux espèces sauvages ne suffit pas, même si leur comportement phénotypique et génétique est bien étudié: dans la plupart des cas, l'amélioration ne serait qu'une pêche à la ligne, si on n'étudiait pas les mécanismes physiologiques qui conditionnent les caractères recherchés afin d'utiliser les résultats de cette étude pour améliorer le travail d'amélioration lui-même, en fournissant des bases réellement scientifiques objectives et sûres aux critères de sélection utilisés.

Il est amusant de constater que, ni pour la création des variétés de *V. vinifera* de l'Europe de l'Ouest, ni pour celles de l'est des Etats-Unis, ni pour la recherche du *V. Berlandieri*, le recours aux espèces sauvages comme sources de gènes pour l'amélioration n'a été le fait de «savants», comme on disait à l'époque, mais que ce sont, consciemment ou non, les vigneron praticiens aidés par la nature, qui ont dans les trois cas été les agents du progrès.

Les savants ont bien pris leur revanche depuis: ils ont dégagé les principes et bâti la théorie de cette pratique suivant les meilleurs principes de la dialectique et, dans l'ensemble, l'épreuve de la pratique leur donne raison.

b) L'utilisation de *Vitis rotundifolia*

Parmi les grandes expériences de cette nature sur la vigne il faut encore citer celle de DUNSTAN (1962) et d'OLMO (1971), c'est-à-dire le recours à *V. rotundifolia*, la vigne (presque) parfaite pour sa résistance aux parasites. C'est une voie plus ambitieuse, peut-être, mais peut-être aussi susceptible de plus de succès que celle des hybrides entre *Euvites*. En effet, la faible homologie des chromosomes des deux parents permet d'envisager une voie analogue à celle de SEARS pour le blé, qui consisterait à essayer d'introduire des fragments de chromosomes de *V. rotundifolia* dans le génome de *V. vinifera* sans risquer le vaste mélange incontrôlable et désastreux qui a lieu (apparemment) entre les chromosomes homologues des *Euvites* quand on les croise entre eux.

c) *Vitis Amurensis* et la résistance au froid

On sait que *V. Amurensis* a été l'objet d'études poussées de la part des chercheurs soviétiques. VERDEREVSKY (1972) a résumé récemment cette expérience. D'après lui il semble que la résistance au mildiou constatée par BOUBALS (1959) ait une origine relativement récente chez cette espèce, ce qui accroît encore son intérêt comme source de résistance au froid. C'est donc ces deux caractères que l'on peut espérer introduire à partir de *V. Amurensis*.

Pour terminer j'envisagerai deux applications qui me semblent moins classiques.

d) Création de variabilité pour des études physiologiques

Dans la première, c'est dans un but non pas d'amélioration immédiate que l'on fait appel aux espèces sauvages, mais pour se donner du matériel d'étude.

L'élucidation des mécanismes physiologiques nécessite en effet de pouvoir comparer au moins deux fonctionnements différents et si possible plus, pour pouvoir mettre en corrélation telle différence dans le métabolisme, dans la présence ou l'absence d'une substance, etc. . . , et une différence de comportement. Cela exige de surcroît une certaine homogénéité de fonctionnement par ailleurs: en comparant un lupin sensible à la chlorose et un *Berlandieri* résistant, on risque de trouver des différences, mais il est hasardeux de les mettre en corrélation avec la résistance à la chlorose, qui est loin d'être la seule différence entre les deux génotypes.

Un bon moyen pour réaliser cette variation dans l'homogénéité est évidemment d'étudier la descendance d'un croisement entre deux génotypes extrêmes dans un groupe (espèce ou genre) relativement homogène par ailleurs, comme le démontre le fait qu'ils se croisent et que les descendants sont fertiles.

Ce système peut être appliqué à tous les caractères possibles; nous l'utilisons spécialement pour la chlorose et pour la dormance: en croisant des types extrêmes, *V. Berlandieri* et la variété de porte-greffe *Vialla* pour la résistance à la chlorose, *V. Amurensis* et *V. Caribe* pour la dormance des bourgeons, on se donne une gamme de génotypes où le caractère varie dans un même contexte génétique. On peut alors étudier cette variabilité en corrélation avec celle d'autres caractères physiologiques ou biochimiques, et trouver là la voie pour élucider les mécanismes.

Dans la seconde, il s'agit de l'utilisation de *V. vinifera* sauvages ou presque sauvages.

e) Prospection de *V. vinifera* exotiques

Comme nous l'avons vu, l'examen des Lambrusques que nous avons récoltées dans le Pays-Basque suggère des parentés avec les vignes cultivées locales. Dans certains cas il peut être utile de refaire ce qui a eu lieu (si nous sommes dans le vrai) pour la création des variétés cultivées, pour utiliser par exemple la rusticité des Lambrusques, en les croisant avec nos variétés cultivées.

Il est bien tentant par exemple, de tenter de redonner au «Cot» une nouaison plus régulière et plus sûre, en le croisant avec des types de Lambrusques très voisins et dont le pollen est très fertile, ou dont la nouaison est meilleure.

Dans le même ordre d'idée, notre collègue SAMSON (comm. pers.) a trouvé dans les oasis du Sud-Tunisien des vignes qu'on hésite à classer dans les vignes cultivées ou dans les subspontanées, étant donné la belle liberté où on les laisse pousser dans les haies. La plupart sont couvertes d'oidium (*Uncinula necator*) mais certaines en sont exemptes ce qui, dans ce milieu éminemment favorable au parasite, semble bien indiquer qu'elles possèdent une résistance génétique. Il y a là évidemment une source de gènes précieuse pour l'amélioration, que nous tentons actuellement de mettre en oeuvre.

Conclusion

J'ai insisté à dessein sur le caractère empirique qu'a revêtu à l'origine l'utilisation des vignes sauvages dans l'amélioration.

C'est probablement à l'ancienneté de la culture de notre plante, et au fait qu'elle a été la première à subir l'attaque de parasites graves, jointe à la valeur que lui attachent les hommes qu'est dû cet état de choses.

Par contre-coup, on ne peut pas s'empêcher de penser, quand on considère l'amélioration de la vigne depuis 100 ans, que l'empirisme a dominé souvent plus à cause des difficultés matérielles imposées par la plante et le manque d'intérêt des utilisateurs que par la négligence ou l'incompétence de ceux qui la faisaient.

On peut penser que cette ère est terminée. Il était donc opportun de jeter quelques idées et d'énoncer quelques principes, en même temps que de rappeler quelques exemples, de l'utilisation des espèces sauvages pour l'amélioration de la vigne et de la viticulture.

Résumé

Le genre *Vitis* existe et croît spontanément dans tout l'hémisphère nord, du Japon à la Californie, vers l'ouest, avec seulement quelques lacunes sur les continents et entre les latitudes de 10 à 55°.

La diversité des milieux compris dans ce vaste domaine implique une variation génétique importante dans le genre *Vitis*. Ceci est renforcé par l'incidence variable des parasites suivant les régions et le développement corrélatif des résistances.

Le fait que, sauf pour les Muscadiniées, il semble n'exister aucune barrière génétique entre les «espèces» de *Vitis* devrait rendre facile l'utilisation de cette variation pour l'amélioration.

On donnera des exemples de caractères qui peuvent être recherchés chez les vignes sauvages, en essayant de sortir du cadre classique des résistances aux maladies.

Une section finale sera consacrée à l'importance des *V. vinifera* sauvages en Europe pour la théorie de l'origine des variétés de vigne et pour l'amélioration.

Références Bibliographiques

- AGNEL, H., 1945: Origine du Solonis et de ses hybrides. *Progr. Agric. Vitic.* 123, 227—230; 124, 33—36; 124, 51—55.
- BOUBALS, D., 1956: Amélioration de la résistance de la vigne au mildiou (*Plasmopara viticola* (B. et C.) BERLÈSE et DE TONI). Recherche de géniteurs de résistance. *Ann. Amélior. Plantes* 6, 481—525.
- — —, 1959: Contribution à l'étude des causes de la résistance des Vitacées au mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* (B. et C.) BERLÈSE et DE TONI) et de leur mode de transmission héréditaire. *Ann. Amélior. Plantes* 9, 5—233.
- — — et NAZEMILLE, A., 1966: La viticulture de l'Azerbaïdjan iranien. *Ann. Ecole Natl. Sup. Agron. Montpellier* 31, 1—104.
- BREHON, G., 1951: La culture de l'*Uncinula necator* sur feuilles isolées de vigne. *Bull. Soc. Bot. France* 98, 161—165.
- — —, 1955: Méthode d'évaluation directe sur feuille de vigne isolée de la valeur fongicide de produits. *Phytoma* 71, 7—10.
- BUSH et MEISSNER, 1885: Catalogue illustré et descriptif des vignes américaines. 2. Edit. Franç. Montpellier, Ed. Coulet, 233 p.
- DION, R., 1959: Histoire de la vigne et du vin en France des origines au XIXe siècle. Paris.
- DOZAN, J. P. et RIVES, M., 1967: Sur le déterminisme génétique du sexe dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes* 17, 106—111.
- DUNSTAN, R. T., 1962: Some fertile hybrids of bunch and muscadine grape. *J. Hered.* 53, 299—303.
- FOËX, G., 1898: Producteurs directs et porte-greffes. *Rev. Vitic.* 9, 331—334.
- GALET, P., 1967: Recherches sur les méthodes d'identification et de classification des Vitacées des zones tempérées. Thèse Montpellier, 2 vol., 526 p.
- HALDANE, J. B. S., 1948: The theory of a cline. *J. Genet.* 48, 277—284.
- KIRCHHEIMER, F., 1939: *Rhamnales I. Vitaceae* in: JONGMANN, W.: *Fossilium Catalogus II Plantae* 24. G. Faller Neubrandenburg, 2—153.
- LATTIN, G. DE, 1939: Über den Ursprung und die Verbreitung der Reben. *Züchter* 11, 217—225.
- LEVADOUX, L., 1948: Les cépages à raisin de cuve. *Progr. Agric. Vitic.* 129, 6—14.
- — —, 1954: Les Lambrusques. *Bull. Soc. Hort. des B. de R.* 10, 12—15; 11, 9—12.
- — —, 1956: Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann. Amélior. Plantes* 1, 59—117.
- MILLARDET, A., 1877: La question des vignes américaines au point de vue théorique et pratique. Ed. Féret, Bordeaux.
- NEGRUL, A. M., 1936: Variabilität und Vererbung des Geschlechts bei der Rebe. *Gartenbauwissenschaft* 10, 215—231.

- 1957: La vigne euro-asiatique en tant que matériel servant de point de départ à la sélection. Bull. OIV 318, 44—55.
- NEUBAUER, H. F., 1952: Über ein ursprüngliches Vorkommen der wilden *Vitis vinifera* L. in Ost-Afghanistan. Mitt. Klosterneuburg A 2, 139—146.
- OLDFIELD, 1968: The quaternary vegetational history of the French Pays Basque. I: Stratigraphy and pollen analysis. New Phytol. 67, 677—731.
- OLMO, H. P., 1971: *Vinifera* × *rotundifolia* hybrids as wine grapes. Amer. J. Enol. Vitic. 22, 87—91.
- PLANCHON, J. E., 1875: Les vignes américaines, leur culture, leur résistance au phylloxéra, et leur avenir en Europe. Ed. Coulet, Montpellier, 240 p.
- — , 1883—1887: Monographie des *Ampelideae* vraies in Monographia Phanerogamarum A et C de Candolle 5, 305—648.
- POUGET, R. et JUSTE, C., 1972: Le choix des porte-greffes de la vigne pour les sols calcaires. Conn. Vigne Vin 4, 357—364.
- — et OTTENWALTER, M., 1973: Etude méthodologique de la résistance à la chlorose calcaire des porte-greffes de vigne: utilisation de la méthode des greffages réciproques. Ann. Amélior. Plantes (sous presse).
- REINIG, W. F., 1937: Die Holarktis. Jena.
- RIVES, L., 1937: Contribution à l'étude des hybrides de vignes. Toulouse.
- — , 1962: Centre d'origine et diversification spécifique dans le genre *Vitis*. 3e Congrès Eucarpia, Paris, 197—201.
- — , 1963: Prospection préliminaire des espèces américaines du genre *Vitis*. Ann. Amélior. Plantes 13, 51—82.
- — , 1971: Ampélographie. In: RIBÉREAU-GAYON, J. et PEYNA D, E.: Science et Technique de la Vigne, Ed. Dunod, Vol. 1, 131—170.
- RUBAN, N. G. and RYABOVA, N. I., 1969: The grape of southern Tajikistan. Trudy Prikl. Bot. Genet. Selek. 40, 70—80.
- SCHIEHMANN, E., 1953: *Vitis* im Neolithicum der Mark Brandenburg. Züchter 23, 318—327.
- TURNER, C., 1968: A note on the occurrence of *Vitis* and other new plant records from the pleistocene deposits at Hoxne, Suffolk. New Phytol. 67, 333—334.
- VERDEREVSKY, D. D., 1972: The genofund of immune species, variations and biotypes of grapes (in russ.). Sel'skokhoz. Biol. (Moskau) 7, 895—903.
- VIALA, P., 1889: Une mission viticole en Amérique. Ed. Coulet, Montpellier, 387 p.

M. RIVES
 Dépt. de Génétique et
 d'Amélioration des Plantes
 (INRA)
 33140 Pont-de-la-Maye
 France