

Montpellier SupAgro
Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques

THESE

présentée pour obtenir le grade de

Docteur du Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques

Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,
Géosciences, Hydrosociences et Environnement

Spécialité : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques et Paléontologie

Contribution à l'étude de l'histoire évolutive
de la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.)
par l'analyse de la diversité génétique neutre et de gènes d'intérêt

soutenue publiquement par

Thierry LACOMBE

le 18 décembre 2012 devant le jury composé de :

Mme. Catherine BASTIEN , Directrice de Recherche, INRA Orléans	Rapportrice
Mme. Frédérique PELS , Chargée de Recherche, INRA Colmar	Rapportrice
Mme. Maria MANZANARES-DAULEUX , Professeur AGROCAMPUS OUEST, Rennes	Examinatrice
M. Jean-Louis PHAM , Chargé de Recherche, IRD Montpellier	Examineur
M. Michel PITRAT , Directeur de Recherche, INRA Avignon	Président du jury
M. Patrice THIS , Directeur de Recherche, INRA Montpellier	Directeur de thèse
M. Jean-Michel BOURSIQUOT , Maître de Conférences, Montpellier SUPAGRO	co-Directeur de thèse
M. Jean-Pierre PEROS , Chargé de Recherche, INRA Montpellier	Invité

Contribution à l'étude de l'histoire évolutive de la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) par l'analyse de la diversité génétique neutre et de gènes d'intérêt

Résumé :

Vitis vinifera L. est l'une des premières espèces fruitières à avoir été domestiquées. Sous l'effet de la sélection humaine, cette espèce a suivi une évolution agro-morphologique conduisant à une importante diversité répartie en deux morphotypes principaux selon l'usage des raisins (cuve vs table). L'objectif de cette thèse a été de mieux comprendre la structuration et l'origine de la diversité génétique de la vigne domestique au travers de l'étude de marqueurs moléculaires neutres (nucléaires et chloroplastiques) et de gènes codant pour des caractères d'intérêt agronomique (couleur des baies et architecture des grappes). Une meilleure connaissance des ressources génétiques de la vigne est en effet nécessaire pour leur gestion optimisée et leur utilisation appropriée dans de nouveaux programmes d'amélioration. Une étude de parenté basée sur l'analyse de 20 microsatellites nucléaires a d'abord été menée sur 2344 cultivars de la collection INRA du Domaine de Vassal. Elle a permis de préciser l'ascendance directe de plus de 800 cultivars et de révéler les géniteurs clés. A l'aide de ces mêmes marqueurs, une étude de la structuration génétique du compartiment cultivé a ensuite mis en évidence quatre grands groupes de diversité reliés à l'usage des fruits, la géographie et l'histoire de la viticulture. Ces premiers résultats ont été utilisés pour constituer un échantillon de travail de 595 génotypes comprenant i) des cultivars (subsp. *vinifera*, syn. *sativa*) représentatifs de la diversité neutre et de catégories historiques préalablement définies et ii) des représentants du compartiment sauvage (subsp. *sylvestris*). Les résultats de l'étude de la diversité de l'ADN chloroplastique sont compatibles avec l'existence d'un centre primaire de domestication oriental et de centres secondaires répartis sur le pourtour méditerranéen. Le polymorphisme de séquence (SNP et INDEL) a ensuite été exploré pour trois gènes associés à des caractères d'intérêt agronomique. L'analyse de la diversité des gènes *VvMybA1* et *VvMybA3*, associés à la couleur des baies, a permis de préciser l'histoire de ce trait et sa diversification sous l'effet de la sélection artificielle. L'analyse du polymorphisme du gène *VvTFL1A*, associé à l'architecture des grappes, a montré une structuration différente principalement en relation avec l'usage des fruits. L'ensemble des résultats a permis de mettre en évidence certaines variétés ou groupes de variétés occupant une position originale dans l'histoire de la vigne cultivée depuis sa domestication.

Mots-clés :

Vitis vinifera ; histoire évolutive ; diversité génétique neutre ; caractère d'intérêt agronomique ; polymorphisme de séquence

Contribution to the study of grapevine (*Vitis vinifera* L.) evolutionary history through the analysis of genetic diversity of neutral markers and genes of interest

Abstract:

Vitis vinifera L. is one of the first fruit species ever domesticated. Under human selection, this species underwent a morphological and agronomical evolution leading to an extensive diversity and to two distinct morphotypes according to the use of grapes (wine vs. table). The objective of this PhD thesis was to better understand the structure and origin of cultivated grapevine genetic diversity studying neutral (nuclear and chloroplastial) molecular markers and genes encoding traits of agronomic interest (berry colour and bunch architecture). A better knowledge of grapevine genetic resources is indeed needed for their optimized management and appropriate use in new breeding programmes. A parentage study based on 20 nuclear microsatellites markers was first performed on 2344 cultivars held in the INRA “Domaine de Vassal” repository. This work allowed us to reveal the direct ascent of more than 800 cultivars and to uncover key genitors. Then, a study of the cultivated pool genetic structure was performed using the same markers. The four diversity groups found are related to use of fruits, geography and viticulture history. These first results were used to build a working sample of 595 genotypes that included i) cultivars (subsp. *vinifera*, syn. *sativa*) representative of both neutral markers diversity and previously defined historical categories and ii) representatives of the wild compartment (subsp. *sylvestris*). The results of chloroplastial DNA diversity study are consistent with the existence of an eastern primary domestication centre with secondary centres distributed on the periphery of the Mediterranean sea. Sequence polymorphism (SNP and INDEL) was then explored in three genes associated with traits of agronomic interest. Diversity analysis of *VvMybA1* and *VvMybA3* genes associated with berry colour allowed us to better understand the diversification of this trait under artificial selection. Analysis of *VvTFAL1A* polymorphism, associated to bunch architecture, showed a different structuration mainly related to the use of fruits. All these results highlighted specific cultivars or groups of cultivars which hold an original position in the history of cultivated grapevine since its domestication.

Keywords:

Vitis vinifera; evolutionary history; neutral genetic diversity; traits of agronomic interest; sequence polymorphism

Remerciements

Nombreuses sont les personnes qui m'ont apporté leur aide directe ou indirecte durant ces trois années et je leur en suis redevable. Je mesure pleinement ma chance d'avoir pu mener à bien ce projet à leur côté et au sein de l'Institut National de la Recherche Agronomique.

Je remercie tout d'abord les membres du jury de m'avoir fait l'honneur d'évaluer mon travail. Merci également à Stéphanie Mariette, Jacques David, Bouchaib Kadari, Jean-Louis Noyer et Yves Vigouroux pour leur participation aux comités de suivi de thèse et leurs conseils avisés, ainsi qu'à Martine Barraud.

Mes remerciements vont naturellement à Patrice This, directeur de thèse, qui de longue date m'a incité à m'engager dans cette direction. Sans la confiance qu'il m'a témoignée au moment de l'inscription en thèse, je n'aurais peut-être pas sauté le pas. Il m'a aussi aidé à concevoir ce projet et à le mener à terme, en m'offrant l'autonomie et les moyens nécessaires à son déroulement, au sein de l'équipe dont il a la responsabilité. Je le remercie enfin pour le temps précieux qu'il a ensuite pu consacrer au suivi de mon travail.

Jean-Michel Boursiquot m'a appris mon métier. Il a aussi assuré la co-direction de cette thèse avec constance et attention, continuant ainsi à me faire bénéficier de son expertise irremplaçable en matière d'ampélographie et, plus largement, de diversité génétique. Sa capacité de synthèse et l'acuité de ses raisonnements m'ont été très bénéfiques. De plus, son aide indirecte a été déterminante dans plusieurs dossiers étrangers à la thèse et auxquels il a fallu malgré tout faire face. Pour tout cela, je lui exprime aujourd'hui ma plus profonde reconnaissance.

Dès le début du projet, Jean-Pierre Péros a assuré une part importante de l'encadrement scientifique de ce doctorat. Son aide fut cruciale, tant par sa qualité que par sa proximité. Il s'est notamment rendu disponible pour me guider dans les analyses de données et pour m'orienter dans la jungle logicielle. Ses conseils méthodologiques avisés et ses encouragements m'ont aussi aidé à surmonter quelques inévitables moments de doute. Pour cette implication sans faille, je tiens à lui exprimer ici ma sincère gratitude.

Amandine Launay et Valérie Laucou ont produit la plupart des données moléculaires utilisées dans cette thèse. L'implication d'Amandine dans les travaux de séquençage, son sérieux et son dynamisme ont représenté une véritable chance pour la réalisation de mon projet et je lui adresse mes plus vifs remerciements. Valérie m'a toujours fait bénéficier de ses compétences en biologie moléculaire et a répondu avec efficacité à toutes mes sollicitations. Pour cela et pour les précédentes années de collaborations fructueuses, je la remercie sincèrement. Dans le bureau que nous partageons quotidiennement, je tiens aussi à saluer leur délicatesse et leur bonne humeur.

Au sein de mon collectif de travail, aujourd'hui dénommé « AGAP/DAVEM/Vigne » et « Géno-Vigne », je remercie Laurent Audeguin, Roberto Bacilieri, Gilles Berger, Yves Bertrand, Philippe Chatelet (Grand Prix), Alexis Dereeper, Agnès Doligez, Marc Farnos, Loïc Le Cunff (Palme d'Or), Delphine Legrand, Gilbert Lopez, Marie-Hélène Muller, Patrick Ortigosa, André Peyrière, Charles Romieu, Catherine Roux, Gautier Sarah, Christophe Séréno, Laurent Torregrosa ainsi que les autres membres de l'équipe. Mes remerciements vont aussi à Julien Barbe et à Pierre Bonnet, ainsi qu'aux stagiaires, thésards et post-doctorants du laboratoire qui m'ont apporté un soutien sympathique et appréciable : Catherine Breton, Pierre Bourguet, Grégory Carrier, Vincent Delbos, Manuel Di Vecchi-Staraz, Aicha El Oualkadi, Lucie Fernandez, Alexandre Fournier-Level, Pilar Gago-Montaña, Cléa Houel, Vincent Maillol, Sonia Garcia-Muñoz, Amidou N'Diaye, Stéphane Nicolas, Alice Piacibello, Sandrine Picq, Leila Riahi, Yung-Fen Wang. Et je souhaite courage et réussite à Ratthaphon Chatbanyong, Agota Fodor et Markus Rienth pour la fin de leur thèse.

Aujourd'hui, sans conservatoires de vignes, pas de diversité variétale, ni phénotypes, ni génotypes, ni chlorotypes, ni gènes, ni allèles, ni polymorphismes nucléotidiques, ni génomique, ni sélection. Vision simpliste, certes, mais sans véritable contre-argument. La collection ampélographique de Vassal-Montpellier n'est pas seulement l'outil de la présente étude, elle en est aussi l'objet (complexe). A l'heure des incertitudes, mes pensées reconnaissantes vont à tous ceux qui, hier comme aujourd'hui, ont contribué à enrichir et entretenir ce véritable trésor végétal ; parmi eux, je tiens à remercier plus particulièrement Blaise Genna, Sandrine Lalet, Stéphanie Pattier et Thierry Dessup.

Au-delà des équipes montpelliéraines, je remercie Aurélie Bérard, Louis Bordenave, Pauline Guérin-Gere, Marie-Christine Le Paslier, Hélène Lucas, Nathalie Ollat, Erika Maul, Laurent Mayoux, Anna Schneider, Christophe Schneider et Olivier Yobregat.

Mes remerciements vont enfin à mes amis et à ma famille, pour leur bienveillance, leur patience et leur confiance. Proches ou lointains, ce sont eux qui m'ont donné l'envie et l'énergie de faire cette course toute personnelle. Jour après jour, Cécile, Alice, Fanny et Mathieu m'ont aidé, d'une si belle manière, à garder le cap sur l'essentiel. Myriam – surtout – m'a offert son soutien inconditionnel. Sans elle rien n'aurait été possible et ce document, aussi imparfait soit-il, n'aurait pas vu le jour. C'est à eux cinq que je dédie ce travail.

Table des matières

1	Introduction.....	1
1.1	La vigne domestique	1
1.1.1	L'espèce <i>Vitis vinifera</i> L.....	1
1.1.1.1	<i>Position systématique</i>	1
1.1.1.2	<i>Données biologiques</i>	4
1.1.1.3	<i>Données génomiques</i>	5
1.1.2	Lambrusques et domestication	6
1.1.2.1	<i>Typologie</i>	6
1.1.2.2	<i>Répartition et écologie</i>	7
1.1.2.3	<i>Diversité des lambrusques autochtones</i>	8
1.1.2.4	<i>Domestication</i>	10
1.1.3	Les cépages.....	13
1.1.3.1	<i>Généralités</i>	13
1.1.3.2	<i>Diffusion et amélioration : quelques jalons historiques</i>	15
1.1.3.3	<i>Diversité phénotypique</i>	18
1.1.3.4	<i>Diversité génétique</i>	20
1.2	Objectifs de la thèse	22
1.2.1	Problématique scientifique	22
1.2.2	Outils moléculaires.....	23
1.2.3	Questions de recherche.....	25
1.2.4	Hypothèses de travail	26
2	Etude multicritère pour la constitution de l'échantillon de travail... 27	
2.1	Provenance du matériel végétal.....	27
2.2	Echantillonnage des lambrusques	28
2.2.1	Critères géographiques	28
2.2.2	Critères phénotypiques.....	29
2.2.3	Critères moléculaires.....	29
2.2.4	Bilan du sous-échantillon de lambrusques	30
2.3	Echantillonnage des cépages.....	31
2.3.1	Critères géographiques	31

2.3.2	Critères phénotypiques.....	32
2.3.3	Critères moléculaires.....	32
2.3.3.1	<i>Génotypage des accessions de la collection de Vassal</i>	32
2.3.3.2	<i>Structuration de la diversité des cépages</i>	34
2.3.4	Critères historiques	38
2.3.4.1	<i>Dates d'obtention</i>	38
2.3.4.2	<i>Degré d'amélioration</i>	39
2.3.4.3	<i>Généalogie</i>	39
2.3.5	Bilan du sous-échantillon de cépages.....	40
2.4	Choix des espèces de <i>Vitis</i> hors-groupes.....	41
2.5	Description et valorisation de l'échantillon constitué.....	41

3 Différenciation des groupes de diversité

à l'aide de marqueurs moléculaires neutres..... 44

3.1	Etude des microsatellites chloroplastiques	44
3.1.1	Introduction.....	44
3.1.2	Méthodes.....	45
3.1.3	Résultats et discussion.....	45
3.2	Etude complémentaire des microsatellites nucléaires.....	48
3.2.1	Méthodes.....	48
3.2.2	Résultats et discussion.....	49
3.2.2.1	<i>Différenciation globale des groupes historiques</i>	49
3.2.2.2	<i>Différenciation globale des groupes de diversité neutre</i>	50
3.2.2.3	<i>Différenciation de séries historiques pour trois groupes neutres particuliers</i>	51
3.3	Conclusion.....	52

4 Etude du polymorphisme de séquence de gènes d'intérêt 54

4.1	Introduction	54
4.1.1	Gènes <i>VvMybA</i>	54
4.1.2	Gène <i>VvTFL1A</i>	55
4.2	Matériel et méthodes.....	56
4.2.1	Matériel végétal.....	56
4.2.2	Séquençages	56

4.2.3	Validation et traitement des polymorphismes de séquence.....	57
4.2.4	Structuration de la diversité et représentations graphiques.....	58
4.3	Résultats.....	58
4.3.1	Séquençages, polymorphismes et diversité nucléotidique.....	58
4.3.2	Structuration de la diversité du gène <i>VvMybA1</i>	59
4.3.2.1	<i>Polymorphisme de séquence</i>	59
4.3.2.2	<i>Dendrogramme</i>	61
4.3.2.3	<i>Réseaux d'haplotypes</i>	63
4.3.3	Structuration de la diversité du gène <i>VvMybA3</i>	64
4.3.3.1	<i>Polymorphisme de séquence</i>	64
4.3.3.2	<i>Dendrogramme</i>	64
4.3.3.3	<i>Réseau d'haplotypes</i>	65
4.3.4	Structuration de la diversité du gène <i>VvTFL1A</i>	66
4.3.4.1	<i>Polymorphisme de séquence</i>	66
4.3.4.2	<i>Dendrogramme</i>	67
4.3.4.3	<i>Réseau d'haplotypes</i>	68
4.4	Discussion	69

5 Conclusions et perspectives 72

Références bibliographiques

Annexes

Liste des figures

- Figure 1.1. Réseau d'haplotypes chloroplastiques des espèces de *Vitis* basé sur des substitutions et des INDEL.
- Figure 1.2. Schéma de la position taxinomique de l'espèce *Vitis vinifera* L.
- Figure 1.3. Comparaison du génome de la vigne avec ceux d'autres espèces de plantes cultivées.
- Figure 1.4. Classification des différents types de lambrusques.
- Figure 1.5. Aire de répartition de la vigne sauvage *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*.
- Figure 1.6. Différences morphologiques entre la vigne cultivée (subsp. *sativa*) et la vigne sauvage (subsp. *sylvestris*).
- Figure 1.7. Schéma des différents niveaux de classification chez *Vitis vinifera* subsp. *sativa*.
- Figure 1.8. Diffusion de la vigne cultivée depuis la domestication jusqu'à la fin de l'Antiquité.
- Figure 1.9. Les deux principaux morphotypes de grappes : raisin de table et raisin de cuve.
- Figure 1.10. Représentation des classes de caractères morphologiques sur le résultat d'une AFC réalisée sur un fichier de 5226 accessions de *V. vinifera*.
- Figure 1.11. Analyse de regroupement de 500 variétés de vigne cultivée réalisée à l'aide de 25 variables morphométriques.
- Figure 1.12. Structuration de la diversité de *V. vinifera* selon l'étude de Aradhya et al. (2003).
- Figure 1.13. Deux exemples de groupes de filiation centrés sur le 'Merlot' et le 'Sangiovese'.
- Figure 1.14. Succession théorique des groupes historiques de cépages
- Figure 2.1. Schéma physique simplifié de la base de données relationnelle de travail.
- Figure 2.2. Origines géographiques des cépages conservés dans la collection INRA du Domaine de Vassal.
- Figure 2.3. Origines géographiques des 380 lambrusques conservées dans la collection INRA du Domaine de Vassal.
- Figure 2.4. AFC réalisée avec les données de 20 marqueurs microsatellites nucléaires sur 2344 variétés de vignes cultivées et 224 accessions de lambrusques.
- Figure 2.5. AFC réalisée avec les données de 20 marqueurs microsatellites nucléaires sur

224 accessions de lambrusques.

- Figure 2.6. Détermination du nombre optimal de groupes de diversité suite à l'analyse avec le logiciel STRUCTURE.
- Figure 2.7. Regroupement hiérarchique réalisé selon la méthode de Ward sur les données de 20 marqueurs microsatellites nucléaires de 1493 cépages.
- Figure 2.8. Résultats de l'analyse DAPC sur les données de 20 marqueurs microsatellites analysés pour 1493 cépages.
- Figure 2.9. Représentation des 4 et 7 groupes de diversité neutre définis suite à trois analyses de regroupement (STRUCTURE, Ward et DAPC).
- Figure 2.10. Schéma du traitement de l'information lors de la constitution de l'échantillon de variétés cultivées.
- Figure 2.11. ACP des 595 génotypes de l'échantillon de thèse réalisée sur 20 marqueurs microsatellites nucléaires.
- Figure 3.1. Fréquences chlorotypiques des variétés cultivées en fonction des 4 et 7 groupes de diversité neutre.
- Figure 3.2. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N1B (cépages de cuve d'Europe atlantique et alpine).
- Figure 3.3. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N4 (variétés de table orientales).
- Figure 3.4. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N3B (variétés à double fin de Méditerranée orientale et du Caucase).
- Figure 3.5. Relations chronologiques possibles entre les groupes de diversité neutre définis chez la vigne cultivée.
- Figure 4.1. Représentation schématique des haplotypes répertoriés pour les gènes *VvMybA* de la vigne.
- Figure 4.2. Différences morphologiques entre le cépage 'Carignan' et le mutant 'Carignan RRM'.
- Figure 4.3. Schéma d'analyse des données de polymorphisme de séquence.
- Figure 4.4. Taille des contigs obtenus pour les gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.
- Figure 4.5. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvMybA1*.
- Figure 4.6. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VvMybA1*.

- Figure 4.7. Réseau d'haplotypes pour le gène *VvMybA1*.
- Figure 4.8. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvMybA3*.
- Figure 4.9. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VvMybA3*.
- Figure 4.10. Réseau d'haplotypes pour le gène *VvMybA3*.
- Figure 4.11. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvTFL1A*.
- Figure 4.12. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VvTFL1A*.
- Figure 4.13. Réseau d'haplotypes pour le gène *VvTFL1A*.
- Figure 4.14. Relations hypothétiques entre les principaux haplotypes du gène *VvMybA1*.
-
- Figure 5.1. Schéma des groupes historiques de *V. vinifera* validés sur des bases génétiques.
- Figure 5.2. Un scénario hypothétique de constitution des groupes de diversité actuels de la vigne cultivée (*V. vinifera*).

Liste des tableaux

- Tableau 1.1. Distribution des chlorotypes de *V. vinifera* sauvages et cultivés selon différentes publications.
- Tableau 1.2. Définition et codifications des chlorotypes de la vigne.
- Tableau 1.3. Différences morphologiques entre la vigne sauvage et la vigne cultivée.
- Tableau 1.4. Estimation du nombre de cépages existant dans le monde.
- Tableau 1.5. Chronologie du début de la présence de la vigne domestique dans différentes régions d'Asie occidentale et d'Europe.
- Tableau 1.6. Caractéristiques des groupes de diversité définis par Negrul (1946).
- Tableau 1.7. Caractéristiques théoriques des groupes historiques de cépages.
-
- Tableau 2.1. Nombre d'accessions et de variétés de vigne de la collection INRA du Domaine de Vassal.
- Tableau 2.2. Définition des zones géographiques viticoles utilisées.
- Tableau 2.3. Correspondance entre les groupes obtenus avec une méthode bayésienne et un regroupement hiérarchique.
- Tableau 2.4. Correspondance entre les groupes obtenus avec les analyses STRUCTURE, Ward et DAPC.
- Tableau 2.5. Définition des groupes neutres chez 1493 cépages à l'aide de trois méthodes d'étude de la structuration de la diversité.
- Tableau 2.6. Liste des 11 espèces de *Vitis* hors-groupe retenues dans l'échantillon de travail.
- Tableau 2.7. Composition du sous-échantillon de lambrusques (*V. vinifera* subsp. *sylvestris*).
- Tableau 2.8. Composition du sous-échantillon de cépages (*V. vinifera* subsp. *sativa*).
- Tableau 2.9. Nombre de cépages retenus dans l'échantillon de travail en fonction des groupes historiques et neutres définis.
-
- Tableau 3.1. Fréquences et diversité allélique des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10.
- Tableau 3.2. Exemples de cépages pour lesquels les haplotypes chloroplastiques publiés ont été infirmés.

- Tableau 3.3 Fréquence et diversité des chlorotypes pour les différents pools génétiques.
- Tableau 3.4 Fréquence et diversité des chlorotypes pour les lambrusques analysées.
- Tableau 3.5 Fréquence et diversité des chlorotypes pour les variétés cultivées analysées.
- Tableau 3.6 Estimation de la diversité génétique pour chaque groupe historique de l'échantillon.
- Tableau 3.7 Indices de différenciation entre les groupes historiques.
- Tableau 3.8 Estimation de la diversité génétique pour chaque groupe neutre de l'échantillon.
- Tableau 3.9 Indices de différenciation entre les groupes neutres.
-
- Tableau 4.1 Couleurs des baies de *V. vinifera* en fonction des haplotypes et génotypes répertoriés pour les gènes *VvMybA1* et *VvMybA2*.
- Tableau 4.2 Liste des mutants retenus pour les caractères cibles étudiés.
- Tableau 4.3 Liste des amorces utilisées pour séquencer les gènes *VvMybA1*, *VvMybA2*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.
- Tableau 4.4 Bilan général des polymorphismes mis en évidence dans les gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.
- Tableau 4.5 Diversité nucléotidique et haplotypique des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.
- Tableau 4.6 Polymorphismes de séquence du gène *VvMybA1* pour des mutants de couleur des baies du 'Grenache', 'Muscat à petits grains' et 'Pinot'.
- Tableau 4.7 Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvMybA1*.
- Tableau 4.8 Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvMybA3*.
- Tableau 4.9 Correspondance entre la structuration de la diversité des gènes *VvMybA1* et *VvMybA3*.
- Tableau 4.10 Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvTFL1A*.
- Tableau 4.11 Correspondance entre les groupes de polymorphisme de séquence des gènes *VvMybA1*, *VvMybA2* et *VvTFL1A* et les groupes historiques et neutres.

Abréviations

acc.	accession, introduction, entrée en collection
ACP	(<i>PCA</i>) analyse en composantes principales
AFC	(<i>FCA</i>) analyse factorielle des correspondances
ADN	(<i>DNA</i>) acide désoxyribonucléique
BDT	base de données relationnelle de travail durant la thèse
BIC	(<i>bayesian information criterion</i>) critère d'information bayésien
DAPC	(<i>discriminant analysis of principal components</i>) analyse discriminante en composantes principales
coll.	collection
cpSSR	(<i>chloroplastic simple sequence repeat</i>) microsatellite chloroplastique
cv.	cultivar, variété cultivée, cépage
INDEL	insertion-délétion de courtes séquences d'ADN
nSSR	(<i>nuclear simple sequence repeat</i>) microsatellite nucléaire
pb	(<i>bp, base pair</i>) paire de bases
<i>sativa</i>	sous-espèce <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> (syn. <i>sativa</i>)
SNP	(<i>single nucleotide polymorphism</i>) polymorphisme nucléotidique unique
<i>sp.</i>	(<i>species</i>) espèce
SSR	(<i>simple sequence repeat</i>) courte séquence répétée ou microsatellite
subg.	(<i>subgenus</i>) sous-genre
subsp.	(<i>subspecies</i>) sous-espèce
<i>sylvestris</i>	sous-espèce <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> (syn. <i>silvestris</i>)
syn.	synonyme
UTR	(<i>untranslated region</i>) région non traduite
<i>V.</i>	genre <i>Vitis</i>
<i>V.v.</i>	espèce <i>Vitis vinifera</i> L.
var.	(<i>varietas</i>) variété botanique

Remarque : les noms des variétés cultivées de *V. vinifera* (cépages) sont écrits selon les règles du Code International de Nomenclature des Plantes Cultivées, c'est-à-dire avec une majuscule et entre guillemets simples, exemples : 'Tourbat' ; 'Trousseau'.

Chapitre 1

Introduction

1 Introduction

1.1 La vigne domestique

1.1.1 L'espèce *Vitis vinifera* L.

1.1.1.1 Position systématique

Les vignes cultivées appartiennent à la **famille des Vitaceae** qui compte 17 genres et regroupe plus d'un millier d'espèces présentes en Afrique, Asie, Amérique et Océanie. Ce sont des plantes pérennes, lianescentes ou herbacées, adaptées à des environnements variés et qui vivent principalement en zone intertropicale (Levadoux et al. 1962; Galet 1988). Dans la nouvelle classification des plantes à fleurs proposée par les botanistes du collectif *Angiosperm Phylogeny Group* (2009) basée sur l'analyse cladistique de séquences d'ADN nucléaire, chloroplastique et ribosomal, la famille des *Vitaceae* se positionne dans la division des *Magnoliophyta* (ou Angiospermes), clade des Eudicotylédones supérieures (anglais *Core eudicots*), clade des Rosidées (anglais *Rosids*), ordre des Vitales dont elle est la seule famille. D'après des travaux portant sur l'ADN chloroplastique, les *Vitaceae* auraient été la première lignée à avoir divergé des Rosidées il y a environ 100 Ma, à la fin du Crétacé (Ingrouille et al. 2002; Jansen et al. 2006). En se basant sur des données morphologiques, anatomiques, caryologiques et moléculaires, plusieurs auteurs convergent pour dire qu'*Ampelopsis* serait le plus ancien genre au sein de la famille et *Vitis* le plus récent (Negrul 1946; Lavie 1970; Soejima et Wen 2006). Selon Wen et al. (2007), les genres *Ampelocissus* et *Pterisanthes* seraient les plus proches de *Vitis*. Partout dans le monde les espèces de la famille des *Vitaceae* sont menacées à cause de la destruction de leurs habitats naturels. Quelques espèces sont commercialisées à des fins ornementales (ex. *Ampelopsis* sp., *Cyphostema* sp., *Parthenocissus* sp., *Rhoicissus* sp.) mais seul le genre *Vitis* est utilisé en agriculture car il est le seul à produire des fruits consommables par l'Homme (Galet 1988).

Le **genre *Vitis*** est composé d'environ 80 d'espèces réparties presque exclusivement dans l'hémisphère Nord, sous climat tempéré (Galet 1988). Il est composé de lianes caducifoliées dioïques, à vrilles ou inflorescence oppositifoliées, à fleurs pentamères dont la corolle forme un calypstre (capuchon), à baies noires sphériques généralement petites (Viala et Vermorel 1910; Negrul 1946). Il se divise en deux sous-genres : subg. *Muscadinia* et subg. *Vitis*.

Le sous-genre *Muscadinia* possède $2n=40$ chromosomes et n'est représenté que par 2 à 3 espèces localisées du Sud-Est des Etats-Unis jusqu'en Amérique Centrale (Wen et al. 2007). Outre l'aspect caryotypique, il diffère de subg. *Vitis* par plusieurs caractères anatomiques, morphologiques et biologiques (Mullins et al. 1992). L'espèce *M. rotundifolia* représente une source majeure de gènes de résistance aux maladies affectant *V. vinifera* et joue ainsi un rôle essentiel dans les programmes de sélection actuels (Bouquet 2008). Bien que très difficiles, des croisements avec *Vitis vinifera* ont pu être réalisés, illustrant la proximité phylogénétique des deux sous-genres (Levadoux et al. 1962; Bouquet 2008).

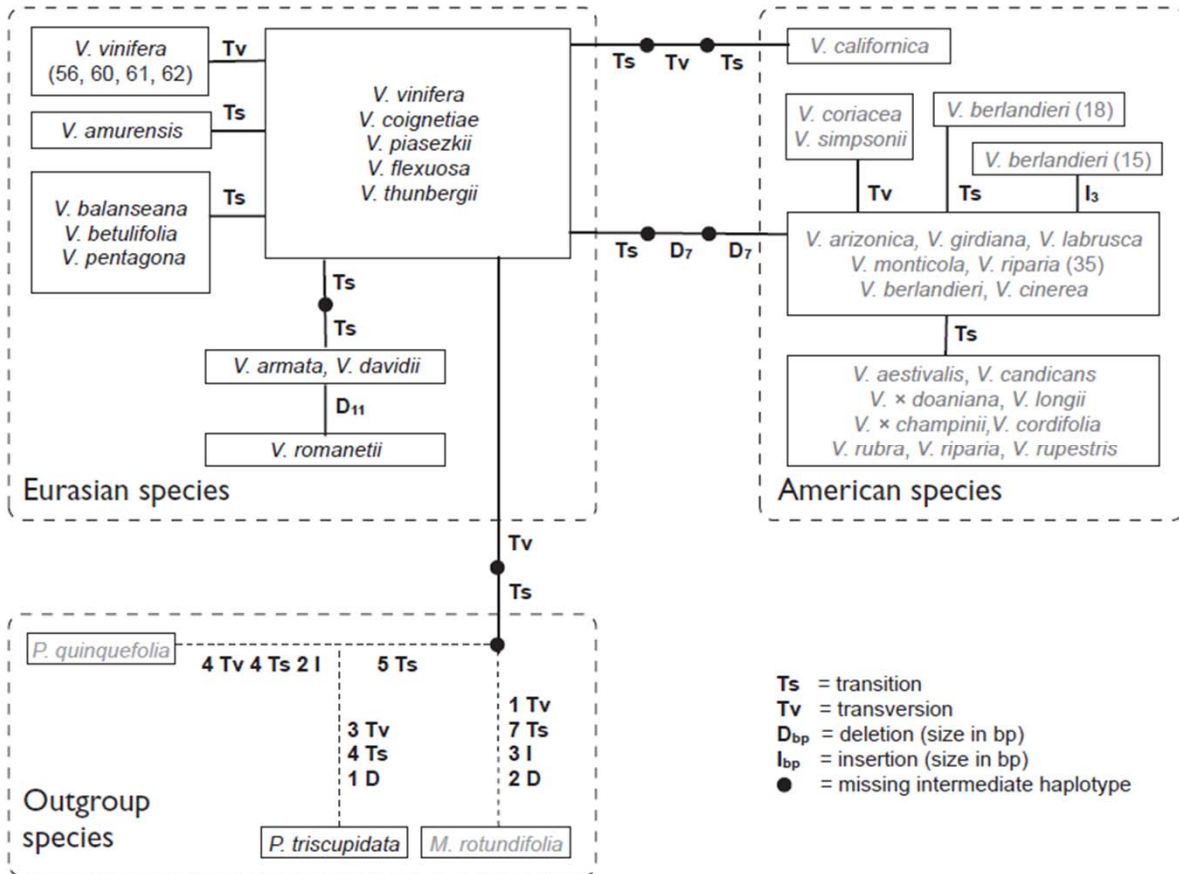


Figure 1.1. Réseau d'haplotypes chloroplastiques des espèces de *Vitis* basé sur des substitutions et des INDEL. Les taxons eurasiatiques sont en noirs et les américains en gris (extrait de Pérois et al. 2010).

Le sous-genre *Vitis* (anciennement *Euvitis*) se présente comme un complexe d'espèces inter-fertiles¹ (*ecospecies*) à $2n=38$ chromosomes, morphologiquement et écologiquement variées, réparties environ pour un tiers en Amérique du Nord et pour deux tiers en Eurasie. Les barrières reproductives semblent d'ordres écologique et phénologique (Galet 1988). Le nombre d'espèces composant ce taxon n'est pas connu avec exactitude du fait de cette interfertilité potentielle (parfois réalisée *in situ*), des variations intra-spécifiques qui masquent parfois les limites entre espèces et de l'intérêt seulement récent pour la caractérisation des riches ressources génétiques chinoises (Levadoux et al. 1962; Wan et al. 2008).

De récentes études moléculaires ont permis de préciser les relations phylogénétiques au sein du genre *Vitis* et notamment : i) la confirmation du caractère monophylétique du sous-genre *Vitis*, ii) la position basale de subg. *Muscadinia* dans ce clade, iii) la variation génétique relativement limitée entre espèces de *Vitis*, iv) la séparation des espèces selon leur origine américaine, asiatique ou européenne, v) la proximité de *V. vinifera* avec les espèces asiatiques, vi) l'origine asiatique du genre *Vitis* et sa disjonction récente vers l'Amérique (deux événements) via le pont terrestre de Béringie et vers l'Europe à la fin du Tertiaire² et vii) la différenciation ultérieure des espèces de *Vitis* dans l'hémisphère Nord, notamment en Amérique, accompagnée d'un flux de gènes entre espèces qui persiste jusqu'à aujourd'hui (Di Gaspero et al. 2000; Pelsy 2007; Aradhya et al. 2008; Troendle et al. 2010; Péros et al. 2011; Zecca et al. 2012).

Depuis 150 ans, plusieurs espèces de *Vitis* américaines ont joué un rôle primordial dans l'amélioration génétique de la vigne, avec pour objectif de sélection la résistance à de multiples maladies et ravageurs au premier rang desquels le phylloxéra (Pouget 1990; This et al. 2011). Plusieurs milliers d'hybrides interspécifiques ont ainsi été créés (variétés à fruit³ et porte-greffes). Dans une moindre mesure l'espèce asiatique *V. amurensis* a également été utilisée dans certains programmes de sélection. Durant des millénaires, *V. vinifera* fut la seule espèce de vigne à avoir été domestiquée et ce n'est que récemment que d'autres espèces ont fait l'objet de néodomestications : *V. labrusca* et *M. rotundifolia* à partir du XIX^e siècle aux Etats-Unis (Levadoux et al. 1962; Bouquet 2008) et dans la seconde moitié du XX^e siècle, des espèces asiatiques comme *V. amurensis* (Negrul 1946), *V. pentagona* ou *V. coignetiae* (Okamoto et al. 2002).

Il n'en demeure pas moins que la grande majorité de la production viticole repose sur l'exploitation de la seule espèce *Vitis vinifera* L. (étymologiquement la *vigne donnant du vin*). Au niveau mondial, la viticulture représente, selon les différents calculs, la deuxième ou la troisième production fruitière derrière les agrumes et les bananes y compris plantains (faostat3.fao.org) avec une moyenne de 69 millions de tonnes de raisins frais produits par an pour une moyenne de 7,6 millions d'hectares (faostat3.fao.org et www.oiv.int/oiv/info, 2011).

¹ A propos de l'interfertilité des espèces du sous-genre *Vitis*, il serait plus juste de dire que tous les croisements artificiels réalisés ont donné des descendances viables et fertiles ; mais toutes les combinaisons possibles ($80^2 / 2 = 3200$) n'ont pas été tentées à ce jour.

² En 1946, Negrul avait déjà souligné le rôle des glaciations dans le processus de spéciation ayant abouti à la séparation des *Vitis sp.* en trois groupes : américain, asiatique et européen. Il avait également avancé le caractère monophylétique du genre.

³ Ce sont les « hybrides producteurs directs » (HPD) ou simplement « hybrides » dans le vocabulaire viticole.

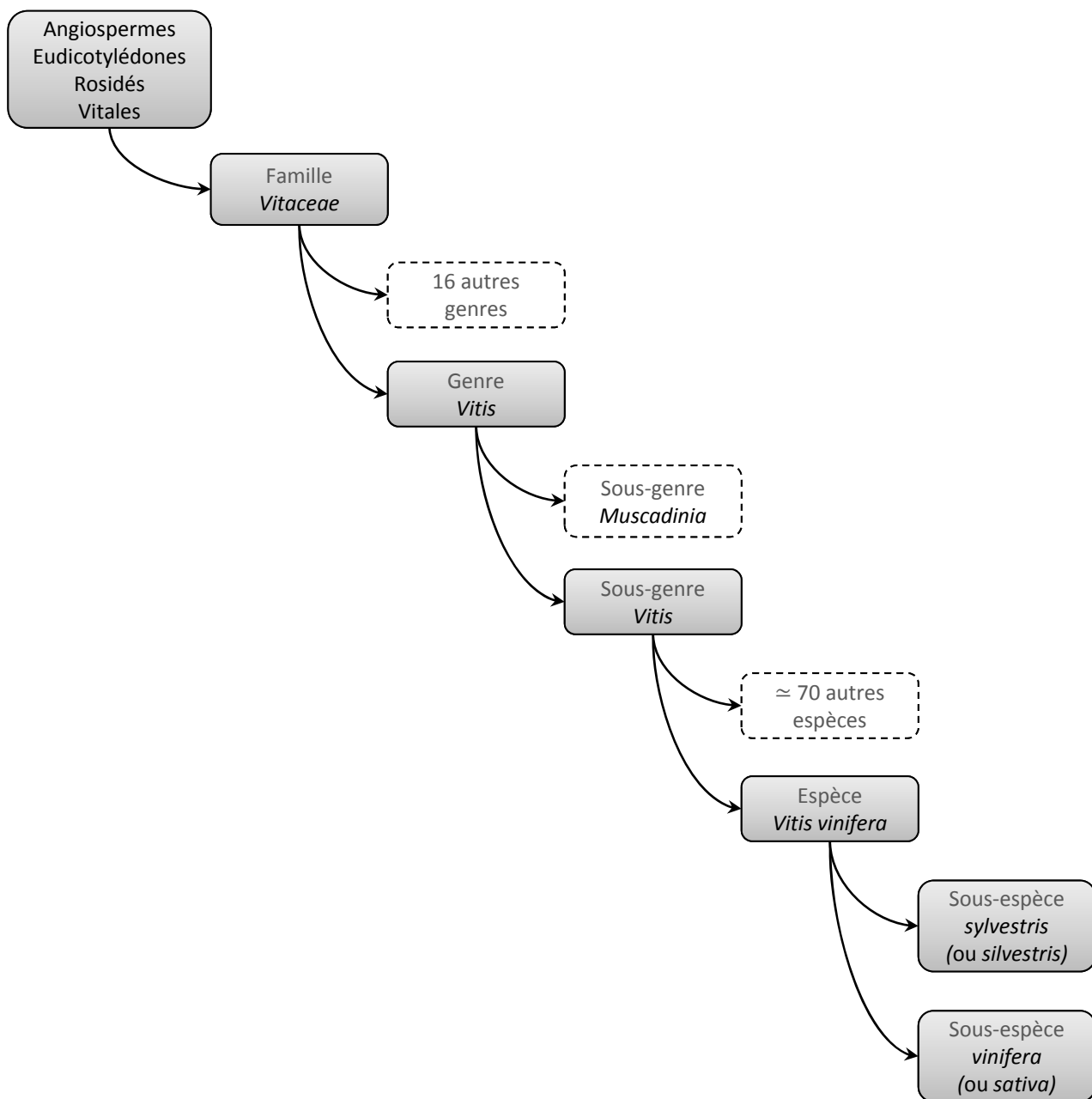


Figure 1.2. Schéma de la position taxinomique de l'espèce *Vitis vinifera* L.

Les produits de la vigne occuperaient cependant la première place mondiale au niveau économique (Vivier et Pretorius 2002). L'Europe est à la première place pour la production de vins dont 80 % environ est assuré par cinq pays (dans l'ordre Italie, France, Espagne, Allemagne et Portugal) ; 19 % du vin mondial est français. En France, la filière viticole représente la première contributrice à la valeur agricole du pays : 15 % de la valeur de la production agricole totale ; 774 000 ha de vignobles (3 % des terres arables) ; 50 millions d'hl de vins produits ; 7,17 milliards d'euros d'exportations de vins (1^{er} secteur exportateur agroalimentaire et 3^{ème} secteur économique exportateur derrière l'aéronautique et la parfumerie) ; 250 000 emplois directs, ainsi que d'importantes retombées touristiques (FranceAgriMer, 2011, www.franceagrimer.fr).

Au niveau botanique, l'espèce se distingue par l'apex ouvert de son rameau, ses vrilles intermittentes, l'absence de pubescence sur ses rameaux et aussi par sa sensibilité à de nombreux pathogènes et à des froids excessifs (Galet 1988). Ces sensibilités concerneraient aussi bien les formes cultivées que les apparentés sauvages (Rives 1974).

D'un point de vue phylogénétique, nous avons vu précédemment que l'origine de *V. vinifera* se trouverait dans le clade asiatique du genre *Vitis*, avec une division de celui-ci à la fin du Miocène aboutissant à cette lignée bien individualisée (Péros et al. 2011; Zecca et al. 2012). Selon Péros et al. (2011), les quatre chlorotypes présents chez *V. vinifera* représenteraient deux origines asiatiques différentes : un premier événement correspondrait à la dispersion de l'haplotype A (représenté par *V. piasezkii*) duquel les haplotypes B et C auraient ensuite divergé et un second événement concernerait l'haplotype D (représenté par *V. amurensis* et *V. thunbergii*). L'espèce *V. vinifera* aurait alors émergé de la population hybride composée par ces deux lignées (figure 1.1). Dans cette étude, les haplotypes B et C n'ont pas été retrouvés en Asie.

Sur la base de différences écologiques, biologiques et morphologiques, on subdivise traditionnellement *Vitis vinifera* en deux sous-espèces (Levadoux 1956) :

- ***Vitis vinifera* subsp. *silvestris*** (C.C. Gmel.) Hegi (ou subsp. *silvestris* selon les auteurs⁴), dénommée « lambrusque » en français, correspond au compartiment sauvage de l'espèce (cf. §1.1.2) ;
- ***Vitis vinifera* subsp. *vinifera*** (ou subsp. *sativa* D.C. selon les auteurs⁵) qui est la vigne cultivée ou domestique (cf. §1.1.3) et constitue l'objet de cette thèse.

La différenciation de ces deux taxons est aujourd'hui confirmée par les travaux de biologie moléculaire. Les différences ne seraient toutefois pas suffisantes pour établir une séparation d'ordre spécifique entre les représentants des deux pools (Viala et Vermorel 1910; Levadoux 1956; Bouquet 1982), ce que confirment également les études moléculaires actuelles (This et al. 2011). La figure 1.2 résume la taxinomie de *V. vinifera* exposée dans ce paragraphe.

⁴ Autant d'arguments s'affrontent en faveur de l'une ou de l'autre orthographe qui doivent être considérées comme des synonymes. Nous opterons ici pour l'orthographe *silvestris* en accord avec Viala et Vermorel (1910), le groupe européen GrapeGen06 et le NCBI.

⁵ Bien que n'étant pas le nom officiellement retenu, nous utiliserons comme Levadoux (1956) et De Candolle (1886) le synonyme *sativa* pour éviter la confusion entre les noms d'espèce et de sous-espèce.

1.1.1.2 Données biologiques

Dans l'hémisphère nord et en milieu tempéré, la période végétative des représentants de *V. vinifera*, sauvages ou cultivés, s'étale généralement du mois de mars (débourrement) au mois de novembre (défeuillaison), avec une maturité des fruits en fin d'été (Galet 1993), à l'exception des cas minoritaires de viticulture en zone tropicale. La longévité des individus est généralement de plusieurs décennies. Dans les vignobles, des souches peuvent rarement dépasser le siècle. En milieu naturel, si l'habitat forestier n'est pas trop perturbé, certains individus peuvent exceptionnellement devenir pluri-centenaires (Boursiquot et al. 2010). Au cours de leur cycle de vie, les vignes se propagent en combinant des phases de multiplication végétative et de reproduction sexuée.

La **multiplication végétative** se montre très efficace chez les *V. vinifera* sauvages et cultivés. En conditions naturelles, le marcottage et dans une moindre mesure le bouturage sont généralisés (Levadoux et al. 1962). Dans le compartiment cultivé, cette aptitude a été conservée et même étendue avec la technique antique du greffage qui est aujourd'hui le mode quasi-exclusif de multiplication des cépages (Huglin et Schneider 1998). Certains d'entre eux seraient ainsi propagés végétativement depuis plus de 1000 ans, comme le 'Pinot' dont l'existence serait attestée depuis l'an 884 (Ambrosi et al. 1997).

La **reproduction sexuée** intervient annuellement, une fois passée la phase de juvénilité qui dure 2 à 5 ans en conditions viticoles (Huglin et Schneider 1998) mais peut être plus longue en milieu naturel (observations personnelles). Les inflorescences comptent jusqu'à plusieurs centaines de fleurs qui évoluent en grappes composées de nombreuses baies. Toute sélection naturelle ou artificielle du fruit de la vigne (ou raisin) porte donc aussi bien sur les fruits unitaires (baies) que sur l'inflorescence dans sa globalité (grappe).

Vitis vinifera compte **trois sexes** (mâle, femelle et hermaphrodite) ainsi que quelques rares formes intermédiaires. Les lambrusques sont dioïques comme toutes les autres espèces sauvages de *Vitis*, alors que les cépages sont principalement hermaphrodites et parfois femelles (8% in Boursiquot et al. 1995). Chez les variétés femelles, la stérilité mâle requiert l'implantation d'autres variétés pollinisatrices à proximité (Branties 1978); elles sont en régression dans les vignobles modernes. Dans les populations naturelles de *sylvestris*, le sex-ratio est équilibré (Doazan et Rives 1967) même si dans les actions de prospection on peut compter un excès relatif de mâles dû au fait que la floribondité des mâles est plus importante et que les individus femelles ne fleurissent pas chaque année (observations personnelles). Par ailleurs, on notera que la phase de juvénilité des individus mâles est plus courte que celle des femelles (Doazan, communication personnelle).

Pour les **lambrusques dioïques** et pour les cépages femelles, l'allogamie est évidemment stricte alors que pour les **cépages hermaphrodites** l'autogamie est fréquente, qu'elle se produise entre différentes souches du même cépage, entre inflorescences de la même souche, entre fleurs de la même inflorescence ou sur la même fleur (parfois même avant anthèse) (Levadoux 1951). En régime autogame, la vigne se montre généralement affectée par la dépression de consanguinité (Alleweldt et Possingham 1988), en relation avec son hétérozygotie importante (This et al. 2006), mais sans qu'il y ait de répercussion sur le développement du fruit.

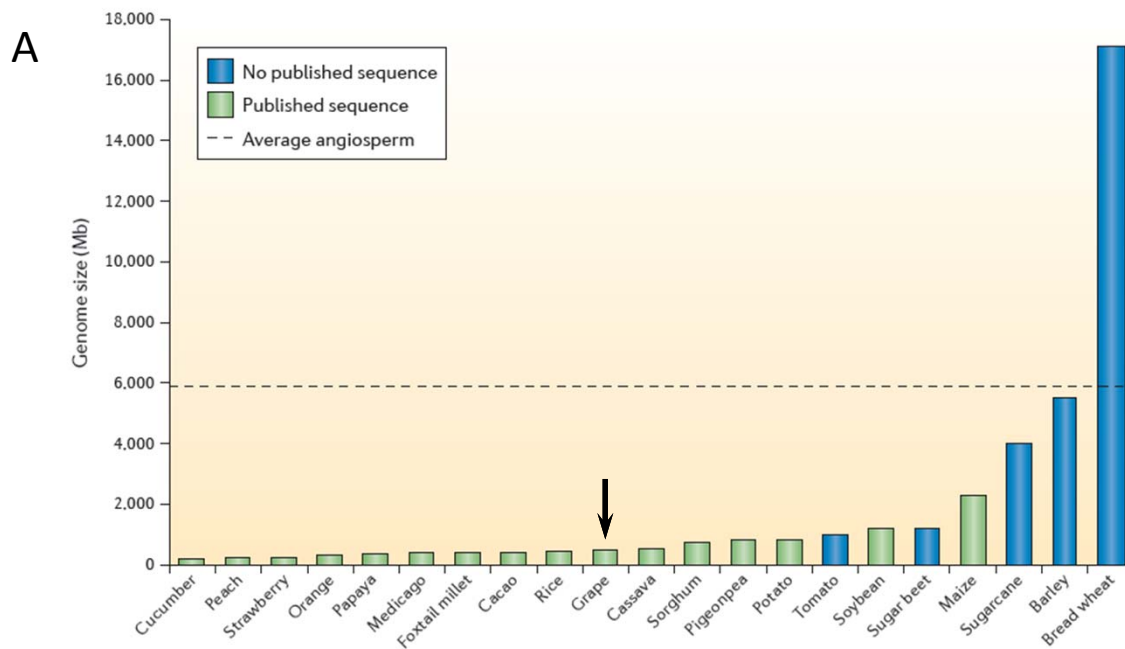


Figure 1 | **Crop genome size.** Genome size of all published crop genomes (shown in green) and the five most important production crops with unpublished genome sequences (shown in blue). The average angiosperm genome size of ~6 Gb is shown by the dotted line for comparison.

B

Table 1 | **Crop genome characteristics**

Crop	Genome size (Mb)	Gene number	Transposable element content (%)	Refs
Cucumber	200	21,000		Phytozome
Peach	230	28,000		Phytozome
Strawberry*	240	35,000	22	16
Orange	320	25,000		Phytozome
Papaya	370	29,000	52	149
Medicago*	375	48,000	30	15
Foxtail millet	410	35,000		Phytozome
Cacao	430	29,000	24	150
Rice	450	41,000	25	151
Grape	490	30,000	41	24
Cassava	530	31,000		Phytozome
Sorghum	730	28,000	63	109
Pigeonpea	833	49,000	52	152
Potato	840	39,000	62	17
Tomato	1,000			Kew
Soybean	1,200	46,000	59	153
Sugar beet	1,200			Kew
Maize	2,300	33,000	85	154
Sugarcane	4,000			Kew
Barley	5,500			Kew
Bread wheat	17,100			Kew
Average angiosperm	5,900			Kew

The table shows the genome size, gene and transposable element content for the world's ten top production crops and all other crops with sequenced genomes. In the 'Refs' column, 'Phytozome' refers to <http://www.phytozome.net> and 'Kew' refers to <http://data.kew.org/cvalues>. *Sequence of a species related to the main crop.

Figure 1.3. Comparaison du génome de la vigne avec ceux d'autres espèces de plantes cultivées : taille des génomes (A) et principales caractéristiques (B). Extrait de Morrell PL, Buckler ES, Ross-Ibarra J (2012) Crop genomics: advances and applications. Nature Reviews Genetics 13 (2):85-96.

Le **pollen** est principalement transporté par le vent (anémophilie) mais sur de courtes distances (Mullins et al. 1992; Turner et Brown 2004). L'entomophilie existe mais jouerait un rôle moins important (Levadoux 1956).

Les raisins sont des grappes composés de **baies** (fruits simples charnus) non climactériques qui, à maturité, sont attractifs pour certains mammifères et surtout pour les oiseaux frugivores qui représentent le principal vecteur de dissémination naturelle de la vigne (Hardie 2000). Les flux de gènes peuvent ainsi se produire sur de grandes distances.

Chaque baie contient un maximum de quatre graines (ou **pépins**) dont la dormance est facilement levée par un froid modéré. La bonne capacité de germination des pépins de lambrusques a été conservée durant la domestication de l'espèce. A l'exception de quelques variétés particulières (ex. variétés très précoces, à faible pouvoir germinatif), la vigne domestique peut donc être propagée efficacement par le semis et il n'est pas rare de voir des plantules pousser spontanément dans les vignobles ou dans le marc en sortie de cave. En revanche, bien que les pépins de lambrusques aient une bonne aptitude germinative en conditions expérimentales, il est relativement rare de nos jours d'observer des plantules au sein des populations naturelles relictuelles (observations personnelles), ce qui pose problème pour la conservation *in situ* de ce taxon menacé.

1.1.1.3 Données génomiques

La vigne cultivée possède un génome nucléaire diploïde ($2n=38$ chromosomes) de petite **taille** par rapport à d'autres plantes cultivées (Morrell et al. 2012) (figure 1.3). Les deux séquences complètes (8X et 6,4X) du génome de *Vitis vinifera*, publiées la même année (Jaillon et al. 2007; Velasco et al. 2007), donnent respectivement une taille de 487 Mpb et 489 Mpb, confirmant une étude en cytométrie de flux qui estimait le génome à 475 Mpb (Lodhi et Reisch 1995). La nouvelle version 12X de la séquence de référence (www.genoscope.cns.fr/externe/GenomeBrowser/Vitis) donnerait une taille de 470 Mpb (Carrier 2011).

La première publication du génome (Jaillon et al. 2007) mettait l'accent sur le fait que, d'après son organisation, le génome de la vigne proviendrait de l'association de trois génomes de base et serait donc un paléo-allohexaploïde. Bouquet (2007) souligne avec justesse que ce résultat venait confirmer une hypothèse émise dès 1951 par Patel et Olmo sur la base du comportement méiotique d'hybrides *V. vinifera* × *M. rotundifolia*. L'étude de cette première séquence suggère également que le génome de la vigne serait proche du génome ancestral des dicotylédones (Jaillon et al. 2007; Abrouk et al. 2010).

Le **nombre de gènes** de *V. vinifera* a d'abord été estimé à 30 434 (Jaillon et al. 2007) puis, grâce aux progrès d'annotation à 26 346 sur la séquence de référence 12X (octobre 2012, <http://www.genoscope.cns.fr/externe/GenomeBrowser/Vitis>). Les régions codantes sont estimées à 6,3 %, les éléments répétés à 41 %, les éléments transposables à 17 % et la fréquence des microsatellites à 480/Mpb.

La seconde publication du génome de la vigne (Velasco et al. 2007) a permis d'estimer l'**hétérozygotie** globale : les deux haplotypes formant le Pinot noir séquencé diffèrent par 1,7 million de SNP (1 SNP/250 pb) et par plus d'un million d'INDEL, soit une moyenne de 11 % de variation entre les deux chromosomes homologues. Ce niveau d'hétérozygotie, calculé sur des données microsatellites, a aussi été décrit comme important chez *V. vinifera*, notamment

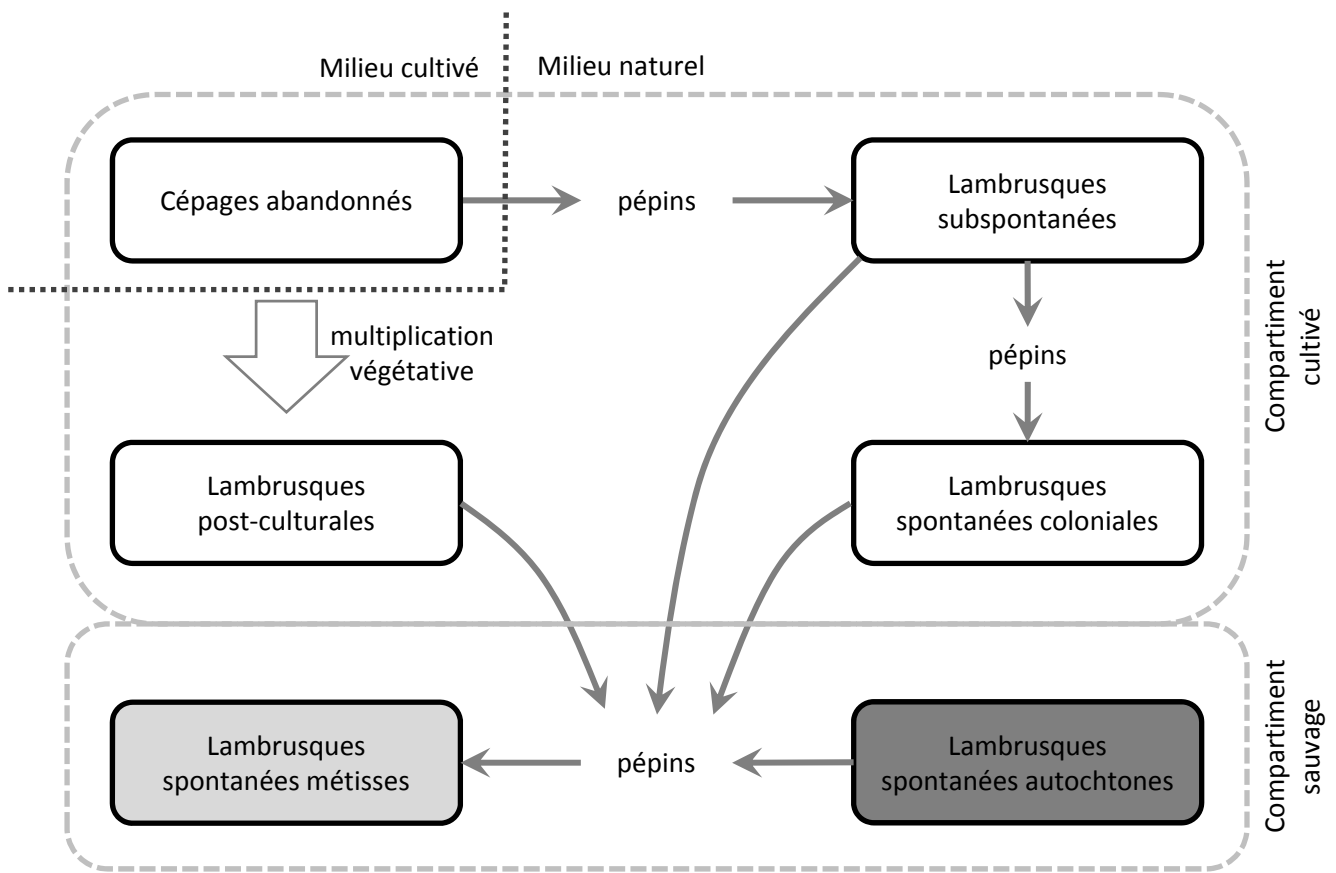


Figure 1.4. Classification des différents types de lambrusques (d'après Levadoux 1956).

chez les variétés cultivées où les valeurs moyennes sont de 0,82 (Sefc et al. 2000), 0,81 (Aradhya et al. 2003) ou 0,75 (Le Cunff et al. 2008). Ces valeurs sont généralement inférieures chez les lambrusques analysées : 0,68 (Aradhya et al. 2003), 0,58 (Arrigo et Arnold 2007), 0,67 (Grassi et al. 2008), 0,60 (Di Vecchi-Staraz et al. 2009c) ou 0,62 (Laucou et al. 2011).

Concernant le **génomome chloroplastique**, il a été démontré que son mode de transmission était maternel chez la vigne (Strefeler et al. 1992; Arroyo-Garcia et al. 2002). Son séquençage a été réalisé par Jansen et al. (2006) ; ce génome a une taille de 160 900 pb.

1.1.2 Lambrusques et domestication

1.1.2.1 Typologie

Au sens strict, le terme « lambrusque » désigne des représentants de la sous-espèce *sylvestris* de *Vitis vinifera* dont ils forment le compartiment sauvage et ancestral. Toutefois, des flux de gènes existent entre les compartiments sauvage et cultivé de l'espèce (Arnold 1998; Di Vecchi-Staraz et al. 2009c; De Andres et al. 2012). Même si ces flux restent faibles du fait des décalages de période de floraison et des distances géographiques entre les compartiments (Di Vecchi-Staraz et al. 2009a; Zecca et al. 2010), ils sont suffisants pour créer *in situ* une réalité complexe (Planchon 1887), dans laquelle le mot lambrusque ne désigne qu'une vigne vivant en milieu naturel. C'est ainsi que Levadoux (1956), prenant en compte les possibilités d'allofécondations et de multiplications végétatives combinées dans le temps, a distingué (figure 1.4) :

- les lambrusques spontanées autochtones (i.e. véritables) sont des individus génétiquement sauvages, n'ayant jamais connu la culture. Elles représentent la forme ancestrale de la vigne cultivée et correspondent aux *sylvestris* var. *typica* définies par Negrul (1946).
- les lambrusques spontanées métisses sont issues de croisements plus ou moins complexes et anciens entre des représentants des compartiments sauvages et cultivés de *V. vinifera*.
- les lambrusques post-culturelles, les lambrusques subspontanées et les lambrusques spontanées coloniales correspondent à des individus échappés de culture (par voie végétative et/ou par semis) et font donc génétiquement partie du compartiment cultivé de *V. vinifera*, voire d'autres espèces américaines rentrant dans la composition de porte-greffes (Arrigo et Arnold 2007).

Si la distinction des porte-greffes ensauvagés ne pose pas de problème aux spécialistes, il est en revanche parfois délicat de distinguer *in situ* les formes férales de *V. vinifera* des vraies lambrusques autochtones (Planchon 1887). En effet, aucun caractère phénotypique pris séparément n'est suffisant pour la diagnose du taxon *sylvestris* (Levadoux 1956) et il n'est pas rare que des publications scientifiques portant sur ce taxon incluent par mégarde des représentants de *sativa* (voire d'autres espèces de *Vitis*). Pour identifier correctement une lambrusque, la plantation dans une collection ampélographique est d'une grande aide car elle permet des comparaisons avec les cultivars en milieu homogène (sol, climat, pratiques culturales). De même les marqueurs moléculaires représentent aujourd'hui un outil précieux et complémentaire pour distinguer les véritables *sylvestris* des formes adventices au travers de

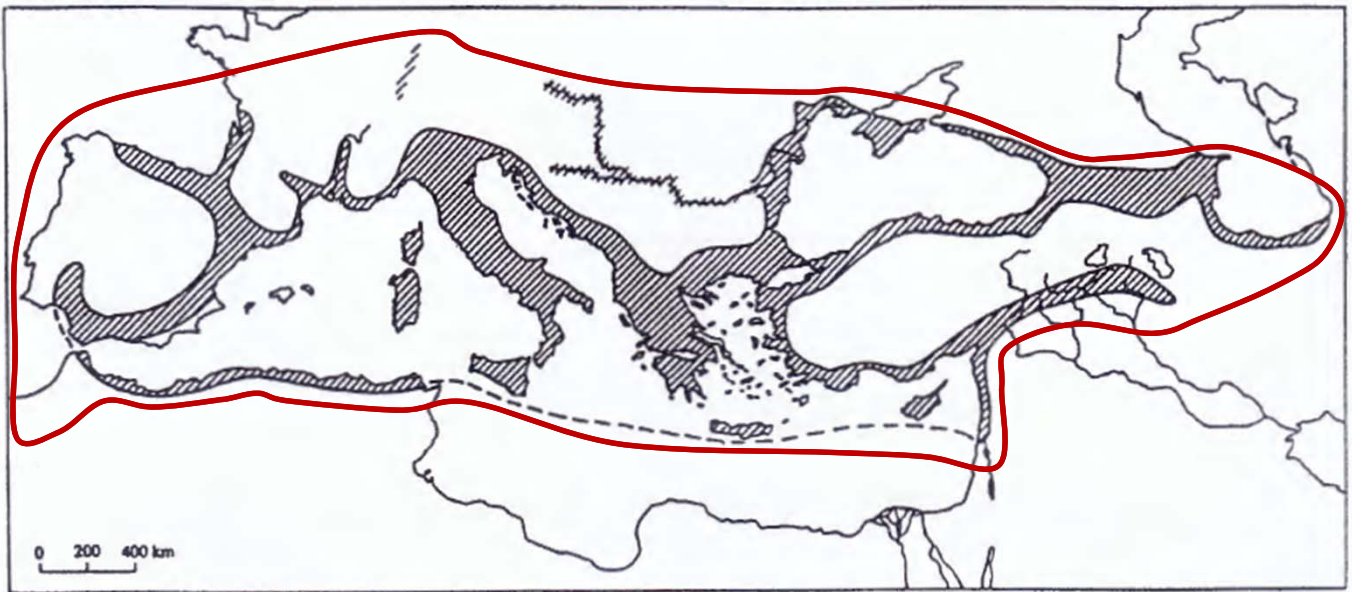


Figure 1.5. Aire de répartition de la vigne sauvage *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (extrait de Zohary 1996, modifié).

l'analyse des apparentements (Di Vecchi-Staraz et al. 2009c) et d'études globales de diversité entre les compartiments sauvage et cultivé (Lacombe et al. 2004; De Andres et al. 2012). Malgré tout, quels que soient les catégories et les outils utilisés pour étudier les populations de vignes sauvages, il faut garder à l'esprit qu'un continuum entre les deux pools existe (Levadoux 1956; Negrul 1959).

1.1.2.2 Répartition et écologie

Durant les périodes glaciaires, il est admis que les populations de vignes sauvages se sont repliées dans des **zones refuges** méridionales où elles se sont différenciées et d'où elles ont recolonisé les régions plus septentrionales lors des périodes de réchauffement ultérieures (Negrul 1946; Levadoux 1956). Ce sont donc des vignes diversifiées qu'ont exploitées nos ancêtres du Paléolithique (Rives 1974). Pour *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, les zones de refuges durant la dernière glaciation (12 000 à -100 000 ans) semblent avoir été localisées au sud du bassin méditerranéen et au sud du Caucase (Levadoux 1956; Grassi et al. 2008).

Les populations de *sylvestris* se sont ensuite déployées dans une **aire de distribution** qui va des rives du Rhin au Nord au pays du Maghreb au Sud et du Portugal à l'Ouest au Turkménistan à l'Est (Levadoux 1956) (figure 1.5). Plus à l'Est, les populations d'Afghanistan mentionnées par Heywood et Zohary (1995) correspondent vraisemblablement à des échappées de culture (Negrul 1959; Lazic et al. 1968). La répartition actuelle du taxon résulte du morcellement de l'aire de distribution initiale. Les populations isolées et souvent de tailles limitées se rencontrent depuis le niveau de la mer jusqu'à 1000 m (Arnold 1998; Lacombe et al. 2005a). Quelques auteurs mentionnent des altitudes supérieures : 1800 m (Hardie 2000) voire 2000 m en Azerbaïdjan (Salayeva et al. 2010). L'ambiance thermique optimale correspond toutefois à l'étage de végétation méso-méditerranéen (Rameau et al. 2008).

Les lambrusques autochtones sont des plantes héliophiles dont l'**habitat** préférentiel est constitué par des clairières et des lisières de forêts mésophiles décidues et semi-décidues (Levadoux 1956; Arnold 1998). Si elles ne manifestent pas de préférence quant à la nature calcaire ou siliceuse du substrat (Scienza et al. 1985; Lacombe et al. 2003), elles montrent en revanche une préférence marquée pour les sols frais et humides des zones alluviales (ripisylves) ou colluviales (torrents, éboulis), voire des tourbières (Rives 1974; Lacombe et al. 2003; Rameau et al. 2008). Elles diffèrent en cela du compartiment cultivé qui est adapté à des conditions hydriques plus diversifiées.

Les populations de *sylvestris*, dont le maintien reste fortement tributaire de la dynamique des peuplements forestiers qui les hébergent, sont devenues rares (Arnold 1998). Elles ont subi au cours des siècles de nombreux dommages souvent dus à l'action des hommes : incendies, déforestation, extensification de l'agriculture et aménagement des cours d'eau. Elles ont aussi subi, depuis la fin du XIX^e siècle, d'importants dégâts suite à l'introduction de ravageurs (phylloxéra) et de maladies (oïdium, mildiou, black rot) en provenance d'Amérique (This et al. 2006). Cette **érosion génétique** était déjà signalée par Viala (1910). Aujourd'hui la sous-espèce est considérée comme en voie de disparition (Arnold 1998). De ce fait, elle est réglementairement protégée dans plusieurs pays européens, dont la France depuis 1995 (Arnold et al. 2005; Grassi et al. 2006; Rameau et al. 2008; De Andres et al. 2012).

1.1.2.3 Diversité des lambrusques autochtones

Si on considère seulement les lambrusques autochtones (i.e. les véritables représentants de *sylvestris*) qui sont parvenues jusqu'à nous, la **diversité phénotypique** des populations est faible par rapport aux vignes domestiques (Negrul 1946; Levadoux 1956). Ce constat concerne d'abord les fruits (taille, couleur, équilibre sucre/acide), vraisemblablement soumis à une forte sélection naturelle en coévolution avec les oiseaux frugivores. Il s'applique également à l'appareil végétatif (ramification, vigueur, port) et à la morphologie foliaire dont les faibles variations concernent principalement la découpe (Levadoux 1956; Rives 1974). Toutefois, Negrul (1946) a distingué de ces populations majoritaires de *sylvestris* « typiques » une seconde variété *aberrans*, issue de la précédente, aux feuilles plus glabres et dont les représentants sont localisés sur les bords de la Mer Caspienne. Les *sylvestris* var. *typica* auraient par la suite donné naissance aux variétés de cuve et les *sylvestris* var. *aberrans* aux variétés de raisin de table. Dans cette hypothèse, les deux principaux morphotypes de vigne cultivée auraient pour origine deux pools sauvages distincts.

Au niveau génétique, plusieurs études de diversité basées sur l'analyse de **marqueurs microsatellites nucléaires** (*nuclear Short Sequence Repeat* ou nSSR) ont montré la séparation globale des *sylvestris* et des *sativa*, justifiant leur classification en deux sous-espèces de *V. vinifera* (This et al. 2001; Salayeva et al. 2010; De Andres et al. 2012). Cette différenciation génétique, qui est moins marquée que celle existant entre *V. vinifera* et d'autres espèces de *Vitis*, résulterait de la domestication (Aradhya et al. 2003; Péros et al. 2011).

La plupart de ces études (6 à 25 nSSR utilisés) décrivent une **diversité génétique** globale des *sylvestris* actuelles inférieure à celle des *sativa* (Aradhya et al. 2003; Barnaud et al. 2010). C'est en particulier le cas pour les populations du Portugal (Lopes et al. 2009), de Tunisie (Riahi et al. 2010), de France (Di Vecchi-Staraz et al. 2009c) ou d'Italie (Grassi et al. 2003). D'autres études concluent toutefois à une diversité comparable en Espagne (De Andres et al. 2012), voire supérieure en Turquie (Ergul et al. 2011) et en Azerbaïdjan, (Salayeva et al. 2010).

Le niveau d'**hétérozygotie** observée (Ho) des populations occidentales et du Maghreb est généralement décrit comme inférieur à celui des *sativa* (Cunha et al. 2009; Di Vecchi-Staraz et al. 2009c; Zinelabidine et al. 2010; De Andres et al. 2012) ce qui résulterait de la consanguinité régnant dans des populations sauvages de taille réduite suite aux activités humaines (Aradhya et al. 2003). En revanche, cette réduction n'est pas notée dans les populations anatoliennes (Ergul et al. 2011), ni d'Azerbaïdjan (Salayeva et al. 2010).

La **structuration génétique** des *sylvestris* obtenue par l'étude des nSSR montre généralement une tendance géographique faible à l'échelle d'un pays. Quelques exceptions ont été rapportées pour des populations bien différenciées d'Azerbaïdjan, (Salayeva et al. 2010), ou pour les populations corses en comparaison avec celles de la France continentale (Lacombe et al. 2003). En revanche, une structuration génétique plus nette apparaît dans les études incorporant des populations de différents pays (Cuisset 1998; Di Vecchi-Staraz 2007).

Les études portant sur l'analyse des nSSR ont également cherché à préciser les **relations existant localement** entre les lambrusques autochtones et les cultivars traditionnels. Les résultats se révèlent différents selon les marqueurs utilisés et/ou selon la région considérée : certains auteurs montrent une contribution possible des pools sauvages locaux à la genèse des cépages des mêmes régions (Grassi et al. 2003; Sefc et al. 2003; Zecca et al. 2010; De Andres

Tableau 1.1. Distribution des chlorotypes de *V. vinifera* sauvages (subsp. *sylvestris*) et cultivés (subsp. *sativa*) selon différentes publications. Zones géographiques : *BRG* Bulgarie, *DZA* Algérie, *ESP* Espagne, *GRC* Grèce, *ITA* Italie, *MAR* Maroc, *PRT* Portugal, *TUN* Tunisie, *WW* international.

Référence bibliographique	Nb. cpSSR*	Effectif analysé		Chlorotype A		Chlorotype B		Chlorotype C		Chlorotype D		Autres chlorotypes	
		<i>sativa</i> (cv.)	<i>sylvestris</i> (acc.)	sati.	sylv.	sati.	sylv.	sati.	sylv.	sati.	sylv.	sati.	sylv.
International :													
Arroyo-Garcia et al. 2006	54 (9)	513 WW	688 WW	19%	62%	8%	12%	33%	3%	37%	16%	E: 2% ; G: <1%	E: <1% ; F: <1% ; G: 6% ; H: <1%
De Mattia et al. 2008	6 (2)	193 cv. WW	387 acc. WW	8%	57%	17%	23%	18%	3%	42%	14%	E: 9% ; III: 6%	III: 2%
Grassi et al. 2006	15 (2)	-	418 WW	-	73%	-	16%	-	3%	-	6%	-	III: 3%
Imazio et al. 2006	8 (2)	141 WW	-	5%	-	19%	-	4%	-	35%	-	E: 27% ; III: 10%	
Italie :													
Grassi et al. 2003	8 (2)	-	156 ITA+ESP	-	65%	-	15%	-	6%	-	10%	-	III: 3%
Rossoni et al. 2003	5 (2)	47 ITA local	-	13%	-	4%	-	-	-	47%	-	E: 35%	
Salmasso et al. 2003	3 (3)	13 ITA local	-	15%	-	0%	-	0%	-	54%	-	E: 8% ; F: 8% ; - V: 8% ; VI: 8%	
Péninsule ibérique													
Arroyo-Garcia et al. 2002 pp	10 (3)	53 ESP	-	72%	-	7%	-	6%	-	15%	-	0%	-
Cunha et al. 2009	4 (3)	57 cv. PRT	53 acc. PRT	75%	66%	2%	34%	4%	0%	19%	0%	0%	0%
Santana et al. 2010	3 (3)	117 ESP	(4 ESP)	58%	-	8%	-	11%	-	22%	-	G: 1%	0%
Péninsule balkanique													
Arroyo-Garcia et al. 2002 pp	10 (3)	39 GRC	-	8%	-	0%	-	18%	-	74%	-	0%	-
Dzhambazova et al. 2009	5 (5)	19 cv. BGR	51 acc. BRG	5%	47%	5%	2%	74%	22%	16%	29%	0%	0%
Magrheb													
El Oualkadi et al. 2011	3 (3)	38(?)MAR	128 MAR	32%	83%	15%	4%	40%	8%	13%	5%	0%	0%
Laiadi et al. 2009	4 (4)	36 DZA	-	20%	-	6%	-	63%	-	11%	-	0%	-
Riahi et al. 2011	3 (3)	43 TUN	18 TUN	16%	44%	28%	0%	44%	28%	12%	28%	0%	0%
Snoussi et al. 2004	3 (3)	55 TUN	29 TUN	22%	66%	28%	4%	32%	15%	18%	15%	0%	0%
Zinelabidine et al. 2010	3 (3)	37 MAR	34 MAR	27%	67%	11%	4%	57%	29%	5%	0%	0%	0%
			Moyenne	28%	64%	10%	10%	29%	14%	26%	12%		

* nombre cpSSR analysés / (polymorphes)

Tableau 1.2. Définition et codifications des chlorotypes de la vigne d'après les tailles d'allèles de marqueurs microsatellites chloroplastiques (cpSSR).

Codification haplotypes	Taille allèles par locus cpSSR	ccmp3				Remarques
		ccmp3	ccmp5	ccSSR-9	ccmp10	
Principale ¹	Alternatives					d'après les travaux de Péros et al. (2011)
A	IV ² ; II ⁴	106	105	166	114	spécifique de <i>V. vinifera</i>
B	II ² ; VIII ⁴	106	105	165	115	présence chez 12 espèces américaines et <i>V. vinifera</i> mais d'autres marqueurs permettent de distinguer les deux pools
C	V ² ; III ⁴	106	105	165	116	spécifique de <i>V. vinifera</i>
D	I ² ; E ³ ; I ⁴	107	104	165	115	spécifique de <i>V. vinifera</i>
E	VI ² ; F ³ ; IV ⁴	107	104	165	116	(non retrouvé)
F	VII ⁴	107	105	165	115	(non retrouvé)
G	ARZ ⁵	106	105	165	114	présence chez 4 espèces américaines et 2 asiatiques ; absence chez <i>V. vinifera</i>
H	-	106	105	166	115	(non retrouvé)
-	III ² ; AMU ⁵	107	105 ⁵	165	114	présence chez 4 espèces asiatiques ; absence chez <i>V. vinifera</i>
-	V ⁴	106	104	165	115	(non retrouvé)
-	VI ⁴ ; CAL ⁵	105	105	165 ⁵	114	spécifique de <i>V. californica</i>
-	DAV ⁵	106	105	165	113	spécifique de <i>V. davidii</i>
-	ARM ⁵	107	106	165	113	spécifique de <i>V. armata</i>
-	ROM ⁵	107	105	165	113	spécifique de <i>V. romanetii</i> et <i>V. coignetiae</i>
-	BER3 ⁵	106	105	165	117	spécifique de l'accession Berlandieri Chiendent
-	MUS ⁵	105	105	161	125	spécifique de <i>M. rotundifolia</i>

¹ codification proposée par Arroyo et al. (2003 et 2006) et adoptée par Cunha et al. (2009), Dzhambazova et al. (2009), el Oualkadi et al. (2009), Laiadi et al. (2009), Péros et al. (2011), Riahi et al. (2011), Santana et al. (2010), Snoussi et al. (2004), Zinelabidine et al. (2010)

² codification proposée par Grassi et al. (2003, 2006) et adoptée par De Mattia et al. (2008) et Imazio et al. (2006)

³ codification proposée par Rossoni et al. (2003)

⁴ codification proposée par Salmasso et al. (2008)

⁵ codification utilisée par Péros et al. (2011)

et al. 2012) alors que d'autres concluent à une absence de liaison entre les compartiments au niveau local (Perret et al. 1998; This et al. 2001; Aradhya et al. 2003; Lacombe et al. 2003; Carreno et al. 2004; Snoussi et al. 2004; Dzhambazova et al. 2009; Riahi et al. 2010; Santana et al. 2010; Zinelabidine et al. 2010; El Oualkadi et al. 2011a; Ergul et al. 2011).

A un niveau plus global, l'étude de diversité de Myles et al. (2011) utilisant des polymorphismes nucléotidiques uniques (*single nucleotide polymorphism* ou SNP), a mis en évidence que le pool *sativa* était plus proche des *sylvestris* orientaux que des *sylvestris* occidentaux, ce que ces auteurs interprètent comme un argument en faveur d'une domestication intervenue à l'Est. D'après ce travail, il semblerait que la réduction de diversité liée à la domestication (i.e. goulot d'étranglement génétique) ait été relativement faible.

Les lambrusques ont aussi été étudiées à l'aide de **marqueurs microsatellites chloroplastiques** (cpSSR) qui sont intéressants pour étudier des événements évolutifs plus anciens à l'échelle des espèces (Arroyo-Garcia et al. 2006). Depuis les premiers travaux de Arroyo-Garcia et al. (2002) chez la vigne, plusieurs études du polymorphisme des cpSSR chez *Vitis vinifera* ont été publiées (cf. tableau 1.1 pour revue).

Au total, 11 haplotypes chloroplastiques ont été décrits chez *V. vinifera* (tableau 1.2)⁶. Les principaux chlorotypes A, B, C et D ont été retrouvés dans toutes les études de *V. vinifera* sauvages ou cultivées. A l'opposé, des haplotypes mineurs n'ont été mis en évidence que par certains auteurs (tableau 1.1) et plusieurs arguments nous amènent à douter de leur existence chez *V. vinifera* (cf. §3.1). Selon Péros et al. (2011), les chlorotypes proches de A et D ne sont présents que chez les espèces de *Vitis* eurasiatiques et sont considérés comme ancestraux chez *Vitis*, alors que pour Arroyo-Garcia et al. (2002 ; 2006) le chlorotype « B » serait le plus ancien. Rappelons toutefois que grâce à un nombre plus important de marqueurs Péros et al. (2011) ont montré que le chlorotype B n'était présent que chez *V. vinifera* et était distinct de celui décrit sous ce nom erroné chez des espèces américaines par Arroyo-Garcia et al. (2002 ; 2006). Péros et al (2011) ont aussi montré que le véritable haplotype B dérivait de l'haplotype A. L'haplotype C est spécifique de *V. vinifera* et dériverait également de A.

Aucun des principaux chlorotypes A, B, C et D n'est spécifique du compartiment sauvage ou cultivé de *V. vinifera* ; seules des variations de fréquences entre les compartiments ont été notées (tableau 1.1). Chez les *sylvestris*, ces mêmes études donnent la distribution géographique suivante :

- chlorotype A : dominant dans toutes les populations des pays européens et maghrébins, à l'exception de la Bulgarie. En Tunisie, les fréquences sont contradictoires (Snoussi et al. 2004; Riahi et al. 2011). Ce chlorotype serait absent au Proche et Moyen-Orient.
- chlorotype B : relativement bien représenté au Portugal et en Italie alors qu'il est très peu fréquent au Maghreb et en Bulgarie ; il serait absent chez les lambrusques françaises.
- chlorotype C : il serait le moins fréquent au niveau global. Ce serait le cas en Europe occidentale et notamment au Portugal où il est absent. En revanche il a été noté relativement fréquent dans les populations du Proche Orient, du Caucase, de Bulgarie et du Maghreb. Pour cette dernière région, des contradictions notables existent entre

⁶ On s'étonnera au passage du manque de standardisation dans les codifications adoptées par certains auteurs.

Tableau 1.3. Différences morphologiques entre la vigne sauvage et la vigne cultivée (d'après Levadoux 1956, Fregoni 1989, Olmo 1996 et This 2006, modifié).

Organes et Caractères	Lambrusques (<i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i>)	Variétés cultivées (<i>V. vinifera</i> subsp. <i>sativa</i>)
Sexe		
Fleurs - Sexe	plantes dioïques (sexes séparés)	plantes hermaphrodites, rarement femelles
Phénologie		
Période de végétation	plus brève	longue
Photopériodisme	à jour long	à jour moyen ou bref
Grappe et baie		
Grappe	petites, lâches	moyenne à très grande
Coulure	importante	généralement réduite
Couleur de la baie	noire (rarement blanche)	noire, rosée, grise, rouge, blanche
Dimension et forme de la baie	petite, arrondie	grande, très variable
Saveur de la baie	simple, acide	simple ou parfois muscatée, sucrée
Forme du pépin	allongée	arrondie
Dimension et forme du pépin	petite, arrondie	grande, allongée (pyriforme)
Rameau et feuille		
Rameau	fin avec long entre-nœuds, importante ramification secondaire et gourmands	épais, variable, ramification secondaire réduite
Comportement du rameau	grim pant (liane)	plus érigé, variable
Feuille adulte	1 ou 3 lobes	de 1 à 9 lobes, très variable
Sinus pétiolaire de la feuille	ouvert	peu ouvert à chevauchant
Nombre de dents de la feuille	limité	variable, souvent grand
Adaptation au milieu		
Tolérance au stress hydrique	inférieure	variable
Résistance au froid	élevée	variable
Tolérance aux maladies	plus élevée (?)	faible

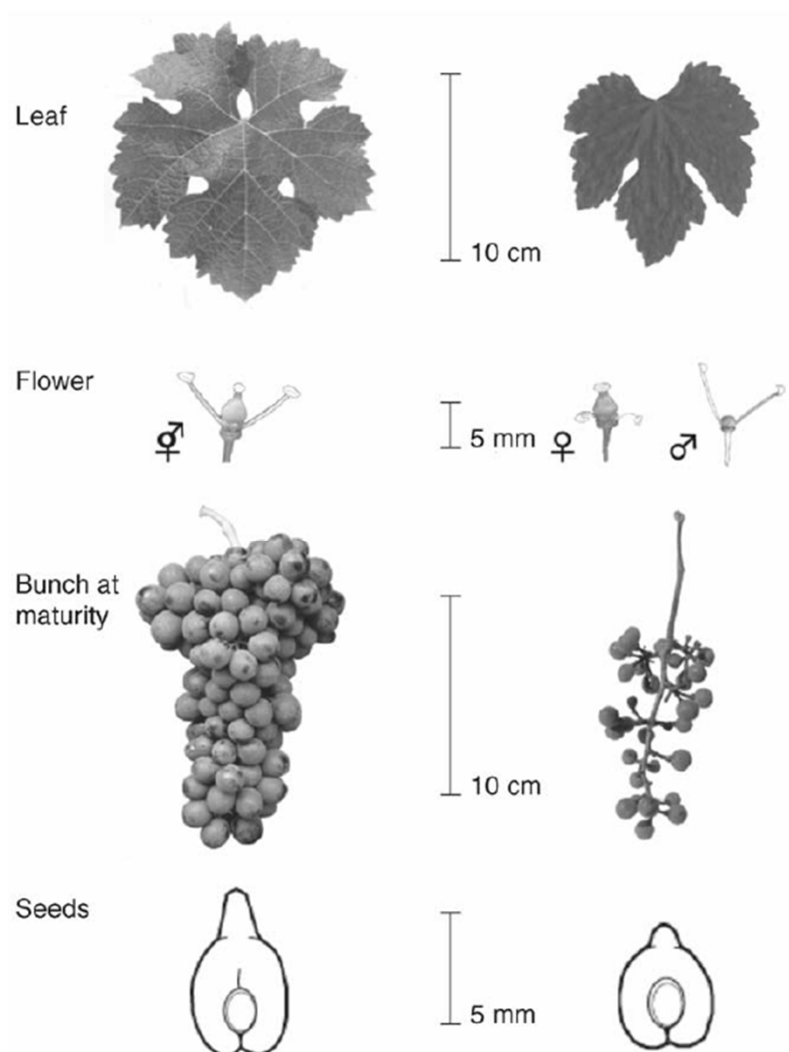


Figure 1.6. Différences morphologiques entre la vigne cultivée (subsp. *sativa*) et la vigne sauvage (subsp. *sylvestris*) pour les feuilles, fleurs, grappes et pépins (extrait de This, Lacombe and Thomas 2006).

les auteurs (Snoussi et al. 2004; Laiadi et al. 2009; Zinelabidine et al. 2010; El Oualkadi et al. 2011a; Riahi et al. 2011).

- **chlorotype D** : sa fréquence globale serait plus élevée que le précédent. Les fréquences régionales sont comparables au précédent, à l'exception du Maroc où il serait absent. Les résultats pour la Tunisie sont contradictoires (Snoussi et al. 2004; Riahi et al. 2011).

Selon Arroyo-Garcia et al. (2006) et De Mattia et al. (2008), la diversité haplotypique plus importante observée chez les *sylvestris* dans la région du Proche-Orient/Caucase confirme la localisation du centre primaire de diversité. Toutefois, ces auteurs soulignent la diversité importante dans les zones de la Méditerranée centrale (Italie notamment) qui représenteraient des centres de diversité secondaires correspondant à des zones refuges en période glaciaire. Ceux-ci auraient été exploités par les hommes lors de plusieurs événements de domestication.

1.1.2.4 Domestication

1.1.2.4.1 Syndrome de domestication

Les caractères impliqués dans le syndrome de domestication de la vigne sont résumés dans le tableau 1.3 et la figure 1.6. La plupart de ces traits sont communs aux syndromes de domestication d'autres plantes (Pitrat et Foury 2003; Chauvet 2008; Guillaume 2010). Seul le passage de la diécie à l'**hermaphrodisme** semble spécifique à la vigne⁷. Cette modification fut cruciale puisqu'elle a régularisé la fécondation des fleurs et par conséquent la production de fruits (Olmo 1996). Il reste cependant une proportion notable de cultivars à fleurs femelles (Boursiquot et al. 1995) et les cultivars hétérozygotes pour ce caractère sont majoritaires (documentation interne INRA de Vassal). Plusieurs arguments morphologiques, physiologiques et génétiques convergent pour dire que les individus hermaphrodites proviennent de la transformation d'individus mâles (Negrul 1946; Negi et Olmo 1966; Picq 2012). Les *sylvestris* mâles étant plus fertiles et ayant des inflorescences plus grandes, ceci explique que le passage à l'hermaphrodisme se soit accompagné d'une augmentation notable de la productivité (Negrul 1946). Au niveau phénologique, la domestication a eu pour conséquence de réduire la dispersion du stade de floraison pour les différentes fleurs d'une inflorescence et pour les différentes inflorescences d'une plante. Il en a été de même pour la maturité des baies.

De par ces **qualités fruitières** médiocres, la vigne sauvage ne se prêtait a priori pas particulièrement à une mise en culture précoce et seule la découverte de la boisson alcoolisée et agréable que l'on pouvait tirer de ses fruits écrasés peut expliquer l'intérêt des Hommes pour cette plante (Bouquet 1982). Il faut ainsi toujours garder à l'esprit que la domestication et l'amélioration de la vigne ont été intimement liées à la production de vin. L'évolution du taux de sucre entre les deux sous-espèces est ainsi liée à la sélection de bonnes aptitudes à la vinification (Olmo 1996). L'accroissement de la taille des baies, même s'il est important (Houel et al. accepté), n'est pas exceptionnel comparé à l'hypertrophie survenue chez d'autres espèces fruitières ou légumières (ex. tomate). Il n'est pas associé à la sélection d'individus polyploïdes durant la domestication. Mais l'augmentation de la taille globale du fruit n'a pas

⁷ Bien qu'affectant profondément le mode de reproduction, la transformation des ramifications secondaires de la téosinte sauvage en fleurs femelles chez le maïs cultivé (Guillaume 2010) n'est pas comparable.

reposé que sur celle des baies unitaires : l'architecture de la rafle et le nombre de fleurs par inflorescence ont aussi été largement modifiés. La couleur de la pellicule des baies est systématiquement bleu-noir (dite noire) chez les *sylvestris* alors qu'elle est diversifiée chez les *sativa* qui présentent une forte proportion de baies jaune-vertes (dites blanches), roses, rouges, rouge-violacées ou grises (Boursiquot et al. 1995).

Les **pépins** de *sylvestris* sont petits, arrondis, avec un bec court alors que ceux de *sativa* sont plus grands, piriformes et à bec allongé (Levadoux 1956). Plusieurs auteurs ont proposé des indices basés sur ces caractéristiques morphométriques afin de diagnostiquer les deux sous-espèces notamment dans des restes archéologiques (Krimbas 1943; Marival 1997). Certains auteurs (Zohary 1996; Rivera et al. 2007) ont émis des réserves quant à l'utilisation exagérée de ces indices et bien que de récentes méthodologies parviennent à dégager certaines tendances évolutives (Terral et al. 2010), l'information qu'ils contiennent semble insuffisante pour identifier les variétés cultivées. On notera que la sélection de variétés apyrènes (i.e. sans pépins), bien que très ancienne, est vraisemblablement intervenue durant la phase d'amélioration à partir de mutants et non pas dans celle de domestication *sensu stricto*.

Peu nombreuses sont les lianes pérennes à avoir été domestiquées⁸ et bien que la vigne reste lianescente à l'état cultivé, son **appareil végétatif** a été modifié par la domestication dans le sens d'une diminution de la ramification secondaire et d'une concentration de la vigueur des rameaux primaires sur un nombre réduit de bourgeons francs (observations personnelles). La position et le nombre d'inflorescences se sont également concentrés sur la partie basale du rameau principal de l'année. Le port des rameaux de tous les *sylvestris* est retombant alors que les *sativa* montrent une gamme bien plus étendue allant jusqu'à des ports nettement érigés. Les vrilles de certains cépages ont perdu en efficacité de préhension des supports. L'immense polymorphisme foliaire existant chez *sativa* par rapport aux *sylvestris* semble d'origine neutre puisque aucun avantage sélectif viticole ne peut être dégagé (Hardie 2000). A l'instar d'autres plantes horticoles (Guillaume 2010), on ne peut exclure une certaine sélection artificielle d'ordre esthétique tant cette diversité est spectaculaire.

Concernant l'**adaptation au milieu physique**, nous avons déjà évoqué les capacités d'adaptation plus importantes des *sativa* à une large gamme de sols, notamment secs et pauvres, alors que les *sylvestris* sont généralement inféodés à des sols plus riches en matière organique, frais et humides.

1.1.2.4.2 Localisations et époques

Sur des bases archéologiques, historiques, linguistiques, ampélographiques et génétiques, la plupart des auteurs s'entendent pour considérer la Transcaucasie (ou Caucase du Sud, i.e. Géorgie, Arménie et Azerbaïdjan) comme le **centre primaire de domestication** (De Candolle 1886; Negrul 1946; Levadoux 1956; Olmo 1996; McGovern 2003 et Vavilov 1935 cité par Lazic et al. 1968). D'autres auteurs considèrent l'existence d'un second centre de primo-domestication, confondu ou non avec le précédent, localisé au Proche et Moyen-Orient i.e. dans le Croissant fertile (Harlan 1975; Zohary 1996; McGovern 2003; Forni 2004), voire en Asie centrale (Vavilov 1935 cité par Lazic et al. 1968 ; Galet 1988). Selon Lazic et al. (1968), cette dernière localisation aurait toutefois été basée sur l'étude de *sylvestris* de statut douteux.

⁸ On citera seulement le houblon (dioïque), l'igname, le poivrier-long, le vanillier. Les lianes à vocation fruitière sont encore plus rares : l'actinidia (kiwi, dioïque) et la grenadille (fruit de la passion).

Enfin, sans forcément remettre en cause l'existence du centre primaire caucasien, d'autres auteurs plaident pour une domestication multi-locale, avec incorporation de matériel sauvage local, via des **centres secondaires** situés sur le pourtour méditerranéen (Viala et Vermorel 1910; Mullins et al. 1992; Aradhya et al. 2003; Sefc et al. 2003; Arroyo-Garcia et al. 2006; De Mattia et al. 2008; Myles et al. 2011; Riahi et al. 2012). Ce serait le cas en Grèce et Méditerranée orientale (Forni 2004; Imazio et al. 2006), en Italie (Grassi et al. 2003; Forni 2004), en Espagne (Arroyo-Garcia et al. 2002) ou en France méridionale (Forni 2004).

Au **niveau chronologique**, la vigne ferait partie des « quatre premiers fruits » domestiqués, avec le figuier, l'olivier et le palmier dattier (Zohary 1996). Des données archéologiques attestent de la consommation de raisins sauvages par les hommes du Paléolithique inférieur (Marinval 2008). L'utilisation des raisins issus de la cueillette pour élaborer du vin pourrait avoir précédé la mise en culture de la vigne (Levadoux 1956; Marinval 1997); celle-ci aurait vraisemblablement devancé de peu sa domestication proprement dite (Marinval 2008). Les données archéologiques (pépins) indiqueraient que les premières cultures de vigne ont eu lieu au Néolithique, entre 4000 et 3000 ans a .v. J.-C. (Bouquet 1982) voire dès 6000 a.v. J.-C. si on se réfère aux premières traces de vinification ou à certaines données palynologiques (Nunez et Walker 1989; McGovern et al. 1996). Parallèlement au long processus de domestication/amélioration, on notera pour mémoire que la cueillette et la consommation de raisins sauvages ont perduré jusqu'à récemment (Branas 1974).

1.1.2.4.3 Modalités de domestication et d'amélioration

Le processus de domestication et d'amélioration de la vigne a été schématisé en cinq phases (Bouquet 1982; Bouquet 2008), dont la durée et l'intensité ne sont pas connues :

- phase 1 : mise en culture de plantes sauvages par prélèvement d'individus en milieu naturel ;
- phase 2 : multiplication dans les premières parcelles avec un rôle important des semis ;
- phase 3 : sélection d'individus hermaphrodites à partir de mutations de pieds mâles ;
- phase 4 : propagation du gène de l'hermaphroditisme selon un processus complexe et vraisemblablement non-linéaire, par semis, avec introgression depuis les pools sauvages locaux au cours de l'avancée géographique de la viticulture ;
- phase 5 (toujours actuelle) : amélioration des variétés par croisements et sélection de mutants suivie d'une pérennisation des structures génétiques les plus performantes et les plus hétérozygotes par un recours accru à la multiplication végétative.

La première phase a pu se dérouler consciemment ou inconsciemment selon le modèle dit du « tas d'ordure » (*dump heap model*) qui peut s'appliquer aux espèces fruitières (Guillaume 2010) dont la vigne (Forni 2004). Par ailleurs, la mise en culture de lambrusques, aux côtés de variétés domestiquées, aurait persisté jusque dans l'Antiquité romaine (Bouby et al. 2010).

Dans la troisième phase, on soulignera que la capacité d'utilisation de la reproduction sexuée a augmenté, contrairement à ce qu'il est advenu lors de la domestication d'autres plantes clonales (McKey et al. 2010). On notera que la troisième phase a pu être observée quasiment à l'identique lors de la néo-domestication de *Muscadinia rotundifolia* (dioïque) au début du XX^e siècle dans le sud-ouest des Etats-Unis, le gène de l'hermaphroditisme ne pouvant pas provenir de *V. vinifera* par introgression du fait de la barrière de stérilité entre les

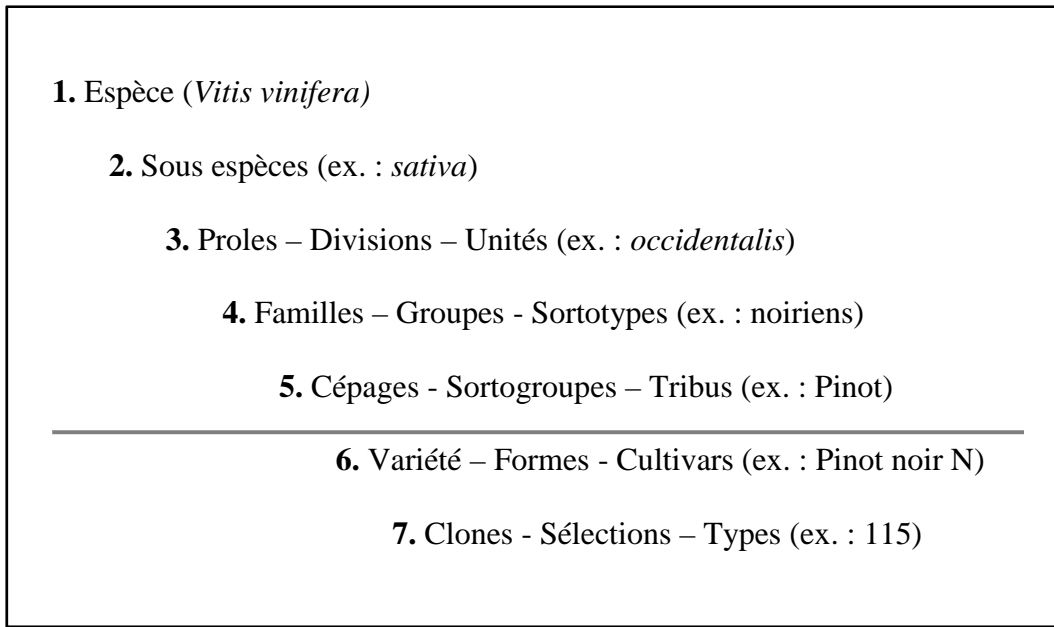


Figure 1.7. Schéma des différents niveaux de classification chez *Vitis vinifera* subsp. *sativa*. Du niveau 1 au niveau 5, la différenciation des génotypes repose sur la voie sexuée alors que pour les niveaux 6 et 7, elle est fondée sur la mutation à travers la multiplication végétative (d'après Boursiquot et This 1999).

deux sous-genres (Bouquet 1982). De même la quatrième phase a pu être observée lors de la néo-domestication de *V. labrusca* au XVIII^e siècle dans le nord-ouest des Etats-Unis par introgression génétique de *V. vinifera* cultivé (Bouquet 1982).

Lors de cette quatrième phase, l'autogamie chez les plantes hermaphrodites a dû provoquer une dépression de consanguinité (*inbreeding*) à laquelle *V. vinifera* est sensible. Il est donc probable que la sélection des individus hermaphrodites se soit inconsciemment accompagnée d'une contre-sélection des individus homozygotes, permettant ainsi de maintenir un niveau d'hétérozygotie élevé compatible avec un bon développement des cultivars (Sefc et al. 2001; Bouquet 2008).

Durant ces différentes phases théoriques, la multiplication végétative et la reproduction sexuée ont été combinées dans des proportions variables selon les régions et qu'il est impossible d'estimer. On sait toutefois que ces proportions n'ont pas été les mêmes en tout lieu, ni de tout temps. Par exemple durant la cinquième phase, les textes historiques montrent que la multiplication végétative a été prépondérante dans les civilisations occidentales depuis l'Antiquité (Billiard 1913) alors que les peuples orientaux auraient davantage eu recours aux semis comme moyen de propagation (Ibn-Al-Awwâm 1190?; Negrul 1959). D'un point de vue global, il semble que le nombre de générations sexuées depuis la domestication soit relativement limité (Bowers et al. 1999) : Arroyo et al. (2006) avancent le nombre de 80 cycles sexués ; Fournier-Level et al. (2010) se prononcent pour 100 cycles sexués.

On notera pour finir que contrairement à d'autres plantes fruitières cultivées (ex. agrumes, bananier, fraisier, prunier), la domestication de la vigne n'a pas fait intervenir la sélection d'individus polyploïdes. La sélection de ce type de mutant n'a été réalisée pour améliorer la taille des baies qu'à partir du XIX^e siècle et de façon marginale.

1.1.3 Les cépages

1.1.3.1 Généralités

L'étude des variétés de vigne constitue une discipline très ancienne nommée **ampélographie** (étymologiquement « description de la vigne », terme proposé dès 1661 en Allemagne par le docteur Sachs). Combinant agronomie, botanique et génétique, ses objectifs sont de décrire, identifier et évaluer les variétés de vigne et de connaître leur origine. Aujourd'hui, cette discipline englobe également les initiatives scientifiques et techniques visant à préserver les ressources génétiques sauvages et cultivées de la vigne.

Le **cépage** est défini comme un ensemble de clones suffisamment homogènes pour être confondus sous un même nom (Levadoux 1956). C'est un vocable vigneron⁹ particulier à l'espèce *Vitis vinifera* qui s'intègre assez mal dans la taxinomie botanique (Bouquet 1982). Les variétés cultivées ou cultivars, au sens moderne, doivent être considérés comme des sous-ensembles des cépages (Boursiquot et This 1999) (figure 1.7). Par exemple les cultivars 'Grenache noir', 'Grenache blanc', 'Grenache gris' et 'Lledoner pelut' (mutation velue) font partie du cépage 'Grenache'. Dans la pratique, de très nombreux cépages ne présentent pas de variation ayant un fort impact sur la morphologie ou sur la production et les dénominations

⁹ Le mot, davantage utilisé pour les raisins de cuve, est apparu en 1573 et n'a de traduction exacte qu'en italien (*vitigno*). A notre connaissance, aucune autre langue ne possède de mot spécifique pour désigner une variété de vigne.

Tableau 1.4. Estimation du nombre de cépages existant dans le monde selon diverses sources documentaires.

Référence	Nombre de cépages (et nombre d'accessions)
Recensements, enquêtes, bibliographie :	
Virgile (29 av. J.-C.)	<i>"autant que de grains de sables dans le désert de Lybie ou de vagues dans la mer lonnienne"</i> [sic]
Odart (1859)	≈ 1 000
Goethe (1887)	≈ 2 000
Pulliat, 1888	≈ 1 000
Rovasenda (1900)	? (3 669)
Ampélographie de Viala et Vermorel (1902-1910)	5 200 (24 000)
Negrul (1946)	20 000 = total toutes espèces de <i>Vitis</i>
Ampelographie de l'URSS (1946-1956)	1 059
Constantinescu (1958)	<i>"plus de 4 000"</i>
Allewelt & Possingam (1988)	≈ 10 000
Galet (2000)	9 600
Catalogue officiel de l'Union Européenne (Lacombe et al. 2011)	1 902
Base de données internationale VIVC (octobre 2012)	11 356
Collections ampélographiques :	
Collection du jardin du Luxembourg, France (1848)	≈ 1 300 (2 050)
Collection de Magarach, URSS (1965)	1 170
Collection INRA de Vassal-Montpellier, France (2012)	2 344 (5 555)
Somme des collections européennes (European Vitis Database, avril 2012, E. Maul, communication personnelle)	5 669 (31 856) = toutes espèces de <i>Vitis</i>

cépage/cultivar/variété cultivée sont souvent assimilées. C'est pourquoi, dans le présent manuscrit, nous utiliserons les trois termes comme des synonymes.

La **variabilité intra-variétale** peut être très importante du fait de la multiplication végétative sur de longues périodes, durant lesquelles des mutations somatiques peuvent s'accumuler (Pelsy 2010; Torregrosa et al. 2011). Celles-ci sont relativement fréquentes chez la vigne (Levadoux 1951). Les plus répandues sont celles qui affectent la coloration de la pellicule des baies, leur profil aromatique ou l'absence de pépins, avec un rôle non négligeable dans la diversification variétale (Bouquet 2008). Au sein d'un même cultivar, la variabilité clonale est plus limitée et peut concerner le potentiel de production, la phénologie, l'architecture de la plante ou des grappes et la qualité des produits (Huglin et Schneider 1998). La nature génétique, épigénétique ou sanitaire de cette variabilité intra-variétale est encore débattue, même si le rôle prépondérant des éléments transposables a été mis en évidence (Carrier et al. 2012). A ces mutations d'ampleur variable s'ajoute l'existence de structures chimériques au sein d'une même plante (Franks et al. 2002; Riaz et al. 2002; Hocquigny et al. 2004; Pelsy 2010).

La **dénomination** des cépages peut parfois apporter des informations sur leur origine (Rézeau 1997; Favà y Agud 2001). Elle est cependant compliquée par l'existence d'une importante « synonymie ampélographique » qui fait qu'un cépage est souvent désigné par plusieurs noms selon l'époque ou la région où il est cultivé (Galet 1990). Ce phénomène peut avoir des répercussions importantes au niveau commercial. C'est pourquoi, de tous temps, les ampélographes se sont efforcés d'établir des listes de synonymes reliés à des noms principaux validés (Maul et al. 1983-2012; Galet 2000; Lacombe et al. 2011; Maul et al. 2012).

L'identification des cépages et l'attribution de dénominations variétales correctes sont des préalables indispensables à leur **dénombrement**. « Combien existe-t-il de cépages ? » est une question récurrente à laquelle plusieurs auteurs ont tenté de répondre par des enquêtes bibliographiques et/ou par le regroupement et l'identification des variétés au sein d'une collection (tableau 1.4). Connaissant ces estimations ainsi que les redondances liées à la synonymie ampélographique, le nombre de 6000 cépages nous semble vraisemblable au niveau mondial. Cela dit, ce nombre est en constante évolution puisque des cépages disparaissent ou se créent en permanence (Negrul 1946).

Ces recensements, qu'ils soient réalisés à l'échelle régionale, nationale ou mondiale, concluent tous à une forte **érosion génétique** du compartiment cultivé de *Vitis vinifera* depuis la seconde moitié du XIX^e siècle (Alleweldt 1983). A titre d'exemple, la concentration progressive de l'encépagement français au XX^e siècle est explicite : les 20 variétés les plus cultivées représentaient 53 % du vignoble en 1958, cette part étant passée à 88 % en 2008 (Boursiquot, communication personnelle), sachant que 317 variétés à fruits peuvent réglementairement être cultivées aujourd'hui (Bonnet et al. 2011). Les causes de cet appauvrissement variétal sont variées : crises sanitaires, accidents climatiques, homogénéisation des vignobles, demande commerciale, etc. (Bouquet et Boursiquot 1996).

Face à ce constat, l'idée de préserver la diversité dans des **conservatoires** dédiés a progressivement émergé depuis la fin du XIX^e siècle, d'abord en France, puis dans le reste de l'Europe et du monde (Alleweldt 1983; Huglin et al. 1983). La création de la collection de Montpellier en 1876 résulte de cette dynamique (Boursiquot 1984; Lacombe 2004a). Depuis 1999, la conservation des ressources génétiques en France est organisée en un réseau national qui associe l'INRA, l'IFV et plus de 30 partenaires professionnels régionaux (Lacombe 2003;

Tableau 1.5. Chronologie du début de la présence de la vigne domestique dans différentes régions d'Asie occidentale et d'Europe, sur la base de la documentation archéobotanique (extrait de Forni, 2004).

REGIONE		3500 a.C.	3000 a.C.	2500 a.C.	2000 a.C.	1500 a.C.	1000 a.C.	500 a.C.	0 – 500 d.C.
I	Circummesopotamia settentrionale *	■							
II	Transcaucasia occidentale **	■							
III	Circummediterraneo est-settentrionale *	■							
IV	Circumponto settentrionale		■						
V	Balcania meridionale			■					
VI	Trancaucasia orientale				■				
VII	Italia meridionale e isole					■	■		
VIII	Italia centrale						■		
IX	Italia padano – veneta							■	
X	Iberia							■	
XI	Europa centrale								■
XII	Europa atlantica								■
XIII	Ciscaucasia								■
XIV	Regione transcaspiana								■



Figure 1.8. Diffusion de la vigne cultivée depuis la domestication jusqu'à la fin de l'Antiquité ; le centre primaire de domestication est indiqué dans le Sud Caucase (d'après Negru 1946, Levadoux 1946, Fregoni 1991, Labra 2002 et Forni 2004 ; fond de carte SciencesPo Paris).

Yobregat et al. 2011). Au niveau européen, les programmes européens GenRes081 (Maul et This 2003) et GrapeGen06 (This et al. 2010) ont permis depuis 1997 de structurer un réseau réunissant les partenaires des pays de l'UE et de pays tiers (Maul et al. 2012).

1.1.3.2 Diffusion et amélioration des cépages : quelques jalons historiques

Dans la continuité de la période de domestication, la phase d'amélioration des variétés cultivées se présente comme celle d'une importante création de diversité phénotypique par sélection artificielle (Negrul 1946). Il ne s'agit pas ici de retracer l'histoire de la viticulture mais seulement de résumer les éléments qui permettent d'appréhender l'évolution de la vigne sous influence humaine et sa diversité actuelle.

La progression géographique de la vigne cultivée depuis le **Néolithique** jusqu'à la Haute Antiquité ne peut être suivie que par l'étude des pépins archéologiques (Marinval 1997; Forni 2004) (tableau 1.5). Elle est d'abord lente par voie terrestre, puis s'accélère avec les peuples de la **Haute Antiquité** (Crétois, Phéniciens, Grecs et Etrusques) qui empruntent des routes maritimes. La direction initiale depuis l'Orient vers l'Occident fut globalement la même durant toute l'Antiquité (figure 1.8). La viticulture s'est toutefois étendue aussi vers l'Est du centre de domestication, c'est-à-dire dans des régions où les *sylvestris* n'existaient vraisemblablement pas (Levadoux et al. 1971). On ne sait rien des « proto-cépages » cultivés et diffusés durant cette longue période. Les peintures des monuments funéraires de l'Égypte antique ne montrent, a priori, que des raisins à baies de couleur foncée (Fregoni 1991; Guasch-Jane et al. 2006). Les auteurs **Grecs** décrivent bien la viticulture mais ils ne font que citer des noms de cépages (ex. 'Nikostrateios') ; ils les distinguent mal des noms de vins et ne les décrivent pas. On sait en revanche que les cépages sont bien distingués des vignes sauvages (i.e. domestication achevée), qu'il existe surtout des cépages de cuve et que les raisins sont de différentes couleurs (i.e. début de diversification).

Il faut attendre les **Romains**, qui ont largement diffusé la vigne cultivée, pour que les cépages soient bien individualisés et commencent à être clairement nommés et partiellement décrits. Plusieurs auteurs latins citent de nombreux noms de cépages et parfois décrivent succinctement leurs aptitudes : Caton, Varron, Virgile, Pline l'ancien et surtout Columelle qui est considéré comme le premier ampélographe. Même si les noms de cépages cités ne peuvent être rapprochés de variétés connues aujourd'hui, la lecture de leurs textes est riche d'enseignements :

- les cépages sont nettement distingués des vignes sauvages, comme chez les Grecs. Toutefois, Pline donne un exemple de passage d'une lambrusque à une vigne cultivée avec la variété '*Carbunica*' en Ardèche vers 70 ap. J.C. (cité par André et Levadoux (1964)). Le prélèvement et la mise en culture d'individus sauvages ont donc pu perdurer bien après la phase de domestication (Bouby et al. 2010) ;
- le nombre de cépages est déjà important à cette époque ; Columelle et Virgile disent qu'il est impossible de les dénombrer (Billiard 1913) ;
- les cépages sont déjà remarquablement diversifiés, avec :
 - une spécialisation des variétés soit pour la table soit pour la cuve (cf. figure 1.9), et des distinctions nettes de qualité,
 - un polymorphisme des raisins relatif à leur couleur, leur forme et leur taille,



Figure 1.9. Les deux principaux morphotypes de grappes : raisin de table et raisin de cuve (mosaïque romaine, fin 2^{ème} siècle après J.-C., El Jem, Tunisie. Musée du Bardo, Tunis).

- des différences de précocité, de vigueur et d'adaptation climatique,
- et des origines géographiques variées : Grèce (fréquente), Orient et Egypte.

L'Antiquité est aussi l'époque durant laquelle la vigne cultivée va progresser, via le monde préislamique, vers l'Asie centrale et peut-être déjà jusqu'en Chine (McGovern et al. 2004; Guillaume 2010).

Au **Moyen Age**, la viticulture de l'Occident chrétien s'engage presque exclusivement dans la viticulture de cuve, à l'exception de quelques jardins royaux ou nobles où sont cultivés quelques raisins de table – surtout du 'Chasselas' (Levadoux et al. 1971). A partir de 1595, l'église impose que le vin de messe soit exclusivement blanc (Gautier 1997) ; et même s'il est possible d'élaborer du vin blanc avec des raisins noirs, ceci laisse supposer que les cépages à baies blanches étaient largement répandus à cette époque.

C'est au Moyen Age que les premiers noms de cépages actuels apparaissent en Europe (ex. 'Pinot', 'Grenache', 'Nebibiolo', 'Muscat') (Galet 2000). A cette époque, les parcelles étaient plantées « en foule » (i.e. forte densité), avec plusieurs cépages pour s'assurer une production annuelle minimale. Bien que la multiplication végétative ait été prépondérante (bouturage, marcottage, provignage), cette structure parcellaire a favorisé les pollinisations croisées et les semis spontanés de pépins. Plusieurs cépages d'importance (ex. 'Chardonnay', 'Gamay') seraient issus de cette période de diversification (Bowers et al. 1999; Boursiquot et al. 2004).

Le Moyen Age est aussi la période de l'expansion islamique (XII^e siècle) qui s'accompagne de la diffusion de l'encépagement oriental, déjà modifié à l'époque hellénistique, dont dérivent presque toutes les variétés de raisins de table (Levadoux et al. 1971). Plusieurs noms de variétés diversifiées sont cités par les agronomes arabes jusqu'au XV^e siècle mais, comme pour la période romaine, il n'est pas possible de les faire correspondre à des variétés actuelles.

Au XVI^e siècle, la **Renaissance** se déroule dans la continuité de la période précédente, si ce n'est le relatif effort de simplification de l'encépagement qui indique une spécialisation progressive des terroirs viticoles (André et Levadoux 1964).

C'est aussi le moment où la viticulture gagne les Amériques, c'est-à-dire une région en dehors de la zone d'origine naturelle de *Vitis vinifera*. Les premiers cépages introduits, dès 1500, provenaient de la péninsule ibérique (surtout 'Muscat d'Alexandrie' et 'Listan prieto' syn. 'Mission'). Ils donnèrent rapidement naissance par croisements spontanés au groupe variétal des *Criollas* en Amérique latine (Aguero et al. 2003; Tapia et al. 2007). Durant des vagues ultérieures d'importation du matériel végétal, d'autres colons acclimatèrent par bouturage des cépages en provenance de France, d'Allemagne, d'Europe centrale et finalement d'Italie qui constituent l'encépagement actuel des Amériques. C'est également le cas en Afrique du Sud au XVII^e siècle, à partir de cépages allemands puis français.

Au **XVIII^e** siècle, l'ampélographie prend une direction plus scientifique : la classification botanique se met en place ; la notion de variété cultivée est mieux définie ; les descriptions morphologiques s'améliorent ; les ouvrages de recensement de la diversité variétale se multiplient et les premières collections de cépages sont créées en France (Lacombe 2004b). En 1790, l'anglais Speechly décrit en détail et pour la première fois la technique de croisement contrôlé de la vigne dans le but d'obtenir de nouvelles variétés (Dufour 1826). Il devance ainsi

d'une quarantaine d'année le français Bouschet de Bernard dont les travaux d'hybridation intentionnels (1828) sont classiquement considérés comme les premiers (Viala 1886; Galet 2000). Les travaux raisonnés de ces précurseurs ouvrent la voie, en France et à l'étranger, à plus 150 ans de divers programmes de création variétale.

Le **XIX^e** siècle est celui de tous les bouleversements dans l'histoire des cépages. Une série de fléaux venus d'Amérique va en effet briser l'« âge d'or » de la viticulture : en 1851 c'est l'arrivée de l'oïdium ; en 1878 celle du mildiou ; en 1886 celle du black-rot. Ces maladies cryptogamiques vont certes modifier localement les encépagements, mais c'est le phylloxéra apparu dès 1863 en France qui aura le plus fort impact sur la filière et sur le matériel végétal (Pouget 1990). Ce puceron attaque tous les représentants de l'espèce *V. vinifera*. Seule l'utilisation d'espèces de *Vitis* américaines pour créer des porte-greffes ou des variétés à fruits tolérants a permis de trouver une issue à la crise, au bout 25 ans de lutte contre « l'invasion ». Les répercussions sur l'encépagement ont été importantes et durables :

- érosion génétique dans tous les pays viticoles européens ;
- modification rapide de l'encépagement lors de la reconstitution du vignoble ; replantation de parcelles plus homogènes (mono-variétales) ; spécialisation accrue des productions de raisins de cuve et de table ;
- création d'une nouvelle profession, les pépiniéristes viticoles, qui bouleverse les usages séculaires de production de plants de vignes et dépossède les viticulteurs de cet usage ;

Le XIX^e siècle est aussi celui où la viticulture termine son expansion mondiale en gagnant l'Australie et la Nouvelle Zélande à partir de l'Afrique du Sud et du Brésil.

Au **XX^e siècle**, plusieurs tendances s'affirment, avec des répercussions notables sur la diversité des cépages et sur leur spécialisation (Lacombe 2009). L'appareil réglementaire applicable aux variétés de vignes n'est pas nouveau¹⁰, mais au cours de ce siècle il va s'amplifier et se généraliser en tant qu'instrument d'orientation de la production viticole. Le bilan de l'application de ces textes est difficile à dresser, certains accélérant l'uniformisation variétale et d'autres, au contraire, participant au maintien d'une diversité au vignoble. Parallèlement, l'uniformisation des productions viticoles mondiales, aussi bien pour les vins que pour les raisins de table s'accélère et induit une érosion génétique accrue (Bouquet et Boursiquot 1996; Bouquet et Boursiquot 1999). Le développement du machinisme viticole et les progrès œnologiques ont aussi participé à ce phénomène. Cette perte de diversité s'est heureusement accompagnée d'une certaine prise de conscience sociétale de la fragilité des ressources génétiques et s'est concrétisée par le financement de conservatoires publics, notamment en Europe.

Dans la seconde moitié du XX^e siècle, les nouvelles variétés de vigne sont quasiment toutes obtenues dans des stations agronomiques d'instituts de recherche publics, et non plus par des hybrideurs privés. Les progrès sont rapides et incontestables mais l'acceptation des innovations variétales reste délicate, en particulier pour les cépages de cuve. Malgré le succès commercial de plusieurs variétés de raisins de table, on peut être surpris par la faible part de la production mondiale assurée par des variétés modernes jusque dans les années 1980 (Truel

¹⁰ En 1395, Philippe le Hardy interdisait certains cépages pour en promouvoir d'autres.

1973) ; ce constat reste toujours valable pour les variétés de raisins de cuve (Dry et Coombe 2005), à l'exception du cas de l'Allemagne.

En ce début de **XXI^e siècle**, les connaissances en génétique et génomique de la vigne ainsi que les outils biotechnologiques ont notablement progressé. Bien que les objectifs de sélection restent dans la continuité de ceux qui étaient poursuivis depuis les années 1950 (Levadoux 1951; Truel 1973; Rives 1977; Huglin et Schneider 1998), ils tentent maintenant d'intégrer i) les préoccupations environnementales (réduction des intrants et « développement durable »), ii) les prévisions de changements climatiques, iii) les questionnements sur la santé humaine (alcool, résidus phytosanitaires, polyphénols) et iv) les impératifs économiques (rentabilité des exploitations).

1.1.3.3 Diversité phénotypique des cépages

De cette histoire longue et complexe résulte une diversité phénotypique dont l'importance a été soulignée par de nombreux auteurs (Galet 1988). Cette diversité actuelle peut être vue comme une mosaïque historique, parvenue jusqu'à nous grâce à la multiplication végétative (Bouquet 1982). Etant bien supérieure à celle observée chez les *sylvestris* (Viala et Vermorel 1910), son origine anthropique par sélection artificielle ne fait pas de doute (Negrul 1946).

La création de diversité par sélection artificielle au niveau des caractéristiques du fruit est particulièrement manifeste (Negrul 1946). Elle est en rapport avec la diversification de **l'utilisation principale des fruits** qui est à la base de la classification usuelle des cépages (Branas 1974). On distingue ainsi deux morphotypes majeurs (figure 1.9) :

- les variétés de raisins de cuve dont les fruits servent principalement à faire du vin mais aussi des eaux-de-vie ou des jus. Elles présentent généralement des grappes compactes, de taille petite à moyenne, avec des baies petites à moyennes, sphéroïdes, juteuses, avec une pellicule épaisse et un taux de sucre important. La villosité des feuilles est souvent marquée.
- les variétés de raisins de table dont on consomme les fruits frais ou séchés. Leurs grappes sont généralement de plus grandes dimensions, lâches avec des baies plus grosses, ellipsoïdes, de couleurs plus variées, avec pellicule fine, une pulpe de consistance ferme et un équilibre sucre/acide plus agréable à la dégustation. Les feuilles sont généralement glabres.

De nombreuses variétés dites « à double fin » sont intermédiaires aussi bien au niveau phénotypique que pour les utilisations multiples qui en ont été faites selon les époques ou les régions. Au sein des variétés de cuve et de table, des catégories d'utilisation plus spécialisées sont parfois définies en relation avec les produits commerciaux (vins de table, de garde, effervescents, etc. ; raisins secs, conserverie, etc.). Parmi les cépages de cuve, la composition biochimique des raisins a été très étudiée (arômes, polyphénols, etc.) et montre une importante diversité variétale exploitée par les œnologues pour produire une gamme diversifiée de vins.

Parallèlement à ces catégories d'utilisation, différents groupes de cépages sont définis sur la base d'un caractère phénotypique remarquable du fruit, ayant un fort impact sur les caractéristiques du produits. On citera ici les groupes les plus répandus :

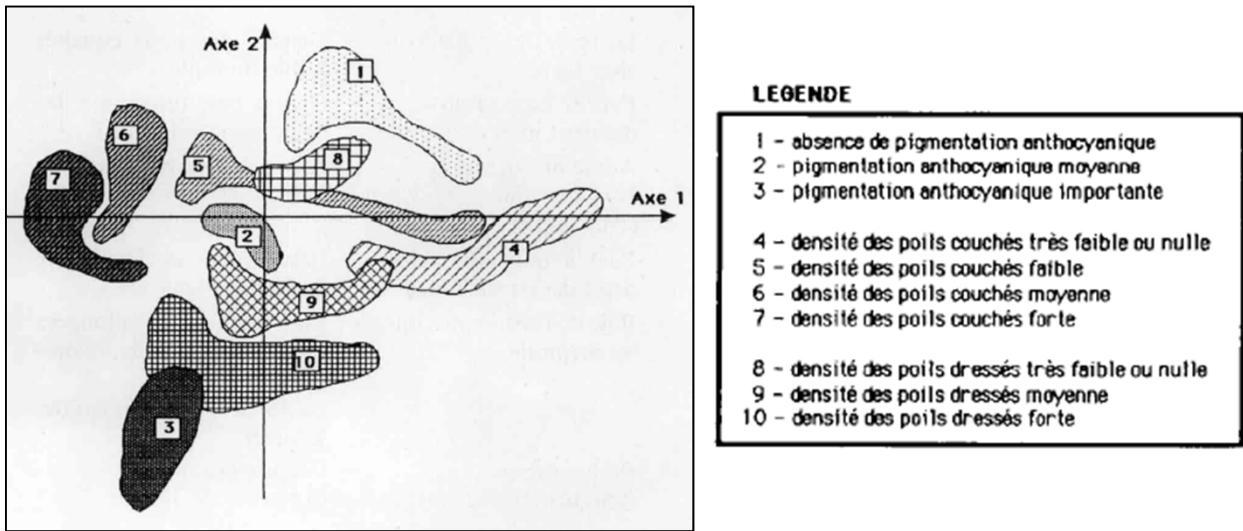


Figure 1.10. Représentation des classes de caractères morphologiques sur le résultat d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée sur un fichier de 5226 accessions de *V. vinifera* décrits par 75 variables qualitatives (extrait de Boursiquot et al. 1987).

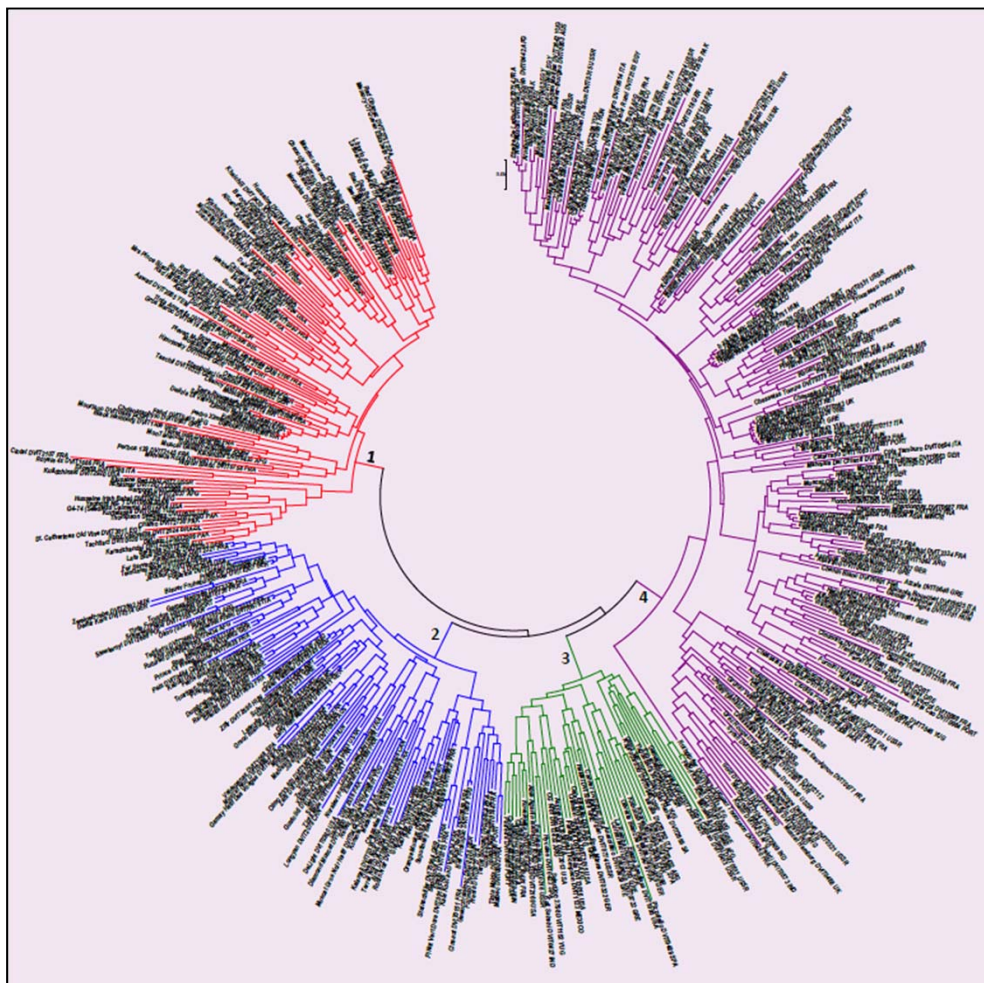


Figure 1.11. Analyse de regroupement de 500 variétés de vigne cultivée réalisée à l'aide de 25 variables morphométriques (extrait de Aradhya et al. 2010).

- groupe des variétés muscatées, ayant une saveur aromatique due à une composition des baies riche en terpénols. Il correspond majoritairement à la filiation des variétés ‘Muscat à petits grains’ et ‘Muscat d’Alexandrie’.
- groupe des variétés apyrènes, qui n’ont pas de pépins ou seulement des ébauches non perceptibles à la mastication. Il correspond principalement à la filiation de la ‘Sultanine’.
- groupe des cépages teinturiers, ayant la pulpe des baies colorée et qui sont issus d’un géniteur prépondérant, le ‘Teinturier du Cher’.
- groupe des variétés polyploïdes (dites tétraploïdes), obtenues par mutations spontanées ou induites, qui présentent des baies de grandes dimensions mais sont de culture délicate.
- groupe des variétés précoces, dont les raisins parviennent à maturité dans la première moitié de l’été. L’origine génétique de ce groupe semble plus complexe que les précédents.

L’**aptitude agronomique** des cépages se montre également diversifiée au niveau de la phénologie, de l’architecture des rameaux et des rendements (Boursiquot et al. 1995), avec une large gamme d’adaptation édaphique et climatique (Hardie 2000).

L’important polymorphisme des **organes végétatifs** et plus particulièrement du feuillage, occupe une place à part chez les *sativa* du fait de son utilisation majeure dans le système d’identification traditionnel des variétés (Ravaz 1902; Krimbas 1943; Galet 1967). Parmi les 123 descripteurs morphologiques et morphométriques internationaux utilisés (OIV 2008), 48 concernent la feuille adulte pour préciser sa forme, sa taille, sa découpe, les angles entre les nervures, sa dentition, sa couleur, sa villosité et son relief.

La notation de descripteurs morphologiques pour les fruits et les organes végétatifs a permis depuis le début du XIX^e siècle d’établir des **systèmes de classification** dits **artificiels** dont l’unique objectif était de faciliter les travaux d’identification, sans dimension évolutive (Galet 1988). Plus récemment, la **structuration** de la diversité morphologique a été explorée par le traitement statistique de ces variables. Sur 2076 variétés et 75 variables, Boursiquot et al. (1987) ont confirmé la séparation des morphotypes cuve vs table (1^{er} axe) mais le continuum entre les variétés n’a pas permis de définir de groupes ; un second axe de diversité correspondant à des caractères liés à la juvénilité a été mis en évidence (figure 1.10). Sur 237 variétés représentatives, Cuisset (1998) a noté une faible structuration globale avec peu de différenciation entre les morphotypes de cuve vs de table ; aucune structuration des variétés de table n’a été mise en évidence alors que les variétés de cuve se structuraient en trois groupes géographiques : Est (Balkans et Caucase), Ouest-Atlantique (France et Portugal) et Ouest-Méditerranéen (Espagne et Sud de la France). Plus récemment, une analyse morphométrique de 500 variétés cultivées de la collection américaine de Davis a été réalisée (Aradhya et al. 2010). Il en ressort une structuration globale en quatre groupes : un premier groupe de variétés de table plutôt méditerranéennes, un deuxième groupe de variétés de cuve occidentales, un troisième groupe de variétés de table plutôt orientales et un quatrième groupe de variétés de cuve européennes (figure 1.11).

D’autres travaux ont cherché à intégrer l’analyse des caractéristiques morphologiques des cépages à leurs aptitudes culturelles et à leurs origines géographiques pour établir des

Tableau 1.6. Caractéristiques des trois groupes de diversité définis par Negrul, 1946 (A ; extrait de Levadoux 1956), et subdivisions de chaque *proles* (B).

A

Proles pontica Negr	Proles occidentalis Negr.	Proles orientalis Negr.
<i>Aire</i>		
Géorgie, Asie Mineure, Grèce, Bulgarie, Hongrie, Roumanie, Bessarabie.	France, Allemagne, Espagne, Portugal.	Asie moyenne, Afghanistan, Iran, Arménie, Azerbaïdjan.
<i>Caractères</i>		
Bourgeonnement vilieux, gris cendré ou blanc. Face inférieure de la feuille à villosité mixte (aranéuse, sétueuse). Le bord de la feuille se retourne de façon indéterminée. Grappe moyenne, compacte, plus rarement lâche. Baie ordinairement ronde, moyenne ou petite, pulpe juteuse. Proportion approximativement égale de cépages, blancs, roses et noirs. Pépin petit, moyen ou très gros (cép. de table).	Bourgeonnement faiblement vilieux. Feuille à villosité aranéuse. Feuille retournée vers le bas. Grappe en général pas très grande, compacte. Baie ronde chez la majorité des cépages, plus rarement ovale, petite ou moyenne, pulpe juteuse. En général, variété blanche et noire. Pépin petit, bec peu marqué.	Bourgeonnement glabre, brillant. Feuille glabre ou à villosité sétueuse. Feuilles retournées vers le haut. Grappe grande, lâche, souvent rameuse. Baie généralement ovale, ovoïde ou allongée, moyenne ou grosse, pulpe charnue, craquante. Majorité de cépages blancs et environ 30 p. 100 de cépages roses. Pépin moyen ou gros, à bec allongé.
<i>Propriétés biologiques</i>		
Beaucoup de cépages à apyrénie partielle, une variété presque apyrène (Corinthe). Cépages caractérisés par un pourcentage assez élevé de sarments fructifères et une grande quantité de grappes par sarment fructifère. Cépages plus résistants au froid. Cépage de cuve de qualité et de quantité, plus rarement de table. Acides. Pour une teneur en sucre de 18-20 p. 100, acidité de 6-10 p. 1000. Dans les plants de semis (par autofécondation) un certain nombre de variétés donnent des formes en boules avec des souches de formes naines.	Presque pas de cépages à apyrénie partielle. Les cépages apyrènes font défaut. Cépages caractérisés par un haut pourcentage de sarments fructifères et par une grande quantité de grappes par sarment fructifère. Cépages de jours longs et à courte période végétative, assez résistants aux froids. Cépages de cuve de qualité. Acides. Pour une teneur en sucre de 18-20 p. 100, acidité de 6-10 p. 1000. des formes avec des feuilles bigarrées.	Beaucoup de cépages à apyrénie partielle (Millerandage), une variété sans pépins (Kichmich). Cépages caractérisés par un faible pourcentage de sarments fructifères et par un petit nombre de grappes par sarment fructifère. Cépages de jours courts, et généralement à longue période végétative, peu résistants au froid. Cépages de table faciles à transporter, plus rarement de cuve. Peu acides. Pour une teneur en sucre de 18-20 p. 100, acidité 3-6 p. 1000. des formes à feuilles simples.

B

- *Proles pontica*
 - sorto-type *macrocarpa*
 - sorto-type *conrinthiaca*
 - *subproles georgica*
 - *subproles balkanica*
- *Proles occidentalis*
- *Proles orientalis*
 - *subproles caspica*
 - sorto-type *apiana*
 - sorto-type *aminea*
 - *subproles antasiatica*
 - sorto-type *apirinea*

classifications dites **naturelles** (Galet 1988). L'idée de regrouper les variétés en tribus traduisant leur proximité phénotypique, leur adaptation écologique et leur généalogie est ancienne (Roxas-Clemente 1807, Odart 1840, Marès 1890, Andrasovsky 1927, Negrul 1940, Pirovano 1948 et Levadoux 1948, cité in Negrul 1946 et Galet 1988). Les deux initiatives les plus convaincantes au niveau mondial ont été celles de Negrul (1946) et de Levadoux (1956). Malgré la pertinence de ses groupes « écologico-géographique », le travail de Levadoux, de son propre aveu, est malheureusement resté inachevé (Levadoux 1956; Bisson 2009). Le système établi par Negrul (1946) fait toujours référence au niveau mondial (Bouquet 2011). Ce système propose de classer les variétés cultivées de *V. vinifera* en trois *proles* (i.e. descendances) (tableau 1.6) :

- le *proles occidentalis* : variétés de cuve à petites baies principalement cultivées en Europe occidentale ;
- le *proles pontica* : variétés de cuve ou à double fin, originaires du pourtour de la Mer Noire et d'Europe orientale. Ce groupe est subdivisé en deux *subproles* (*georgica* et *balkanica*) sur un critère géographique ;
- le *proles orientalis* : variétés de table, à grosses baies, originaires d'Asie mineure, d'Orient et du pourtour méridional du bassin méditerranéen. Deux *subproles* sont distingués, *caspica* représenté par des variétés de cuve peu diffusées et *antasiatica* correspondant à la majorité des variétés de table du *proles*.

Le système de Negrul présente l'avantage d'intégrer de nombreux paramètres morphologiques, agronomiques, géographiques et historiques. Il met notamment en relation les *proles* avec les variétés de *sylvestris* qu'il a défini (cf. §1.1.2.3). Les *sylvestris* var. *typica* auraient donné naissance aux variétés du *proles occidentalis* et aux variétés de cuve du *proles pontica* ; les *sylvestris* var. *aberrans* aux variétés du *proles orientalis* et aux variétés de table du *proles pontica*.

Malgré la qualité du raisonnement de Negrul, son système de classification a été critiqué sur quelques points. Au niveau géographique, Negrul n'aurait pas eu accès à suffisamment de cépages italiens, espagnols, nord-africains (Levadoux 1956) ou plus généralement d'Europe occidentale (Bisson 2009) et sa vision de la diversité en aurait été affectée. Au niveau ampélographique, Galet (1993) note des erreurs de description et Lazic et al. (1968) a éprouvé plusieurs difficultés lors de ses travaux d'assignation de plus d'une centaine de cépages yougoslaves aux *proles* de Negrul sur une base objective : imprécision des critères, difficulté de séparer les *proles occidentalis* et *pontica*. Cet auteur suggère en particulier que les variétés du *subproles balkanica* seraient plutôt rattachées à la région méditerranéenne.

1.1.3.4 Diversité génétique des cépages

L'étude de la **diversité chloroplastique** a montré que les quatre chlorotypes principaux A, B, C et D rencontrés chez *V. vinifera* (cf. §1.1.2.3) sont présents chez les *sativa* et qu'aucun n'est spécifique de ce pool (tableau 1.1). Certains auteurs ont décrit la répartition géographique de ces chlorotypes :

- le chlorotype A est le plus fréquent en Espagne (Arroyo-Garcia et al. 2002) et serait rencontré exclusivement dans le bassin méditerranéen (De Mattia et al. 2008) ;
- le chlorotype B serait fortement représenté dans un groupe Italie-Grèce (Imazio et al. 2006) et absent d'Europe centrale, de France et d'Iran (De Mattia et al. 2008; Santana et al. 2010) ;

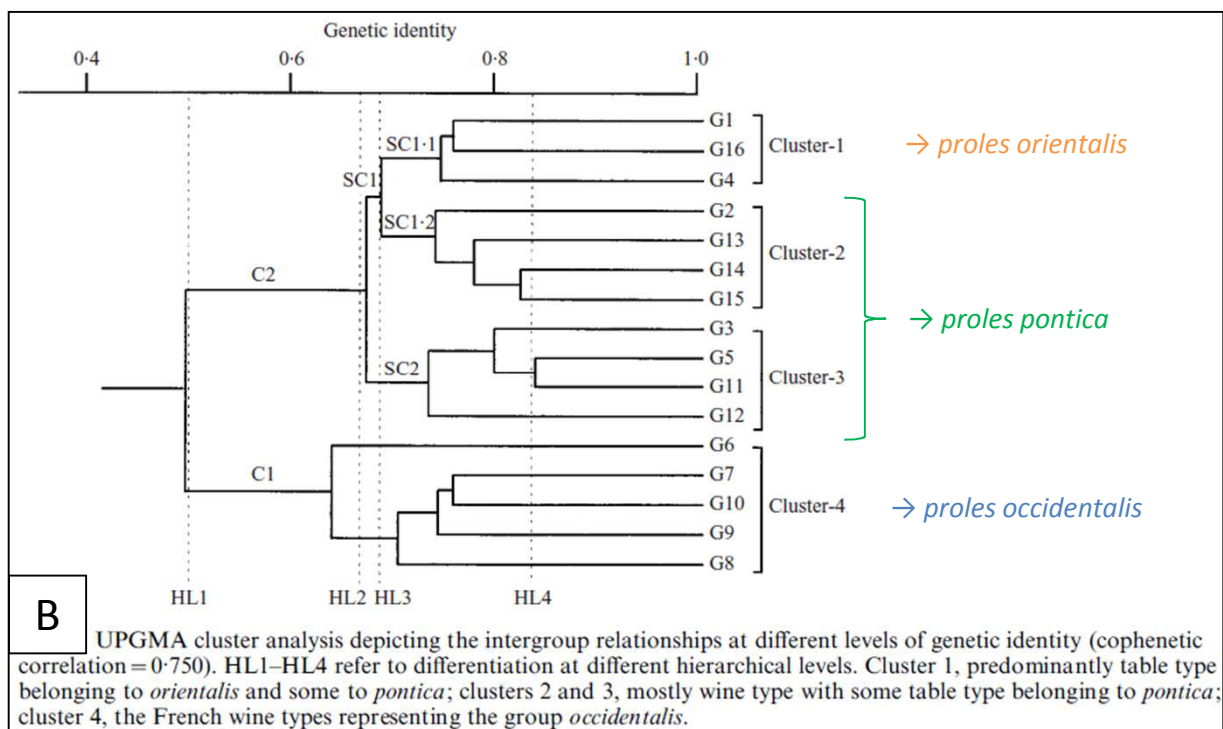
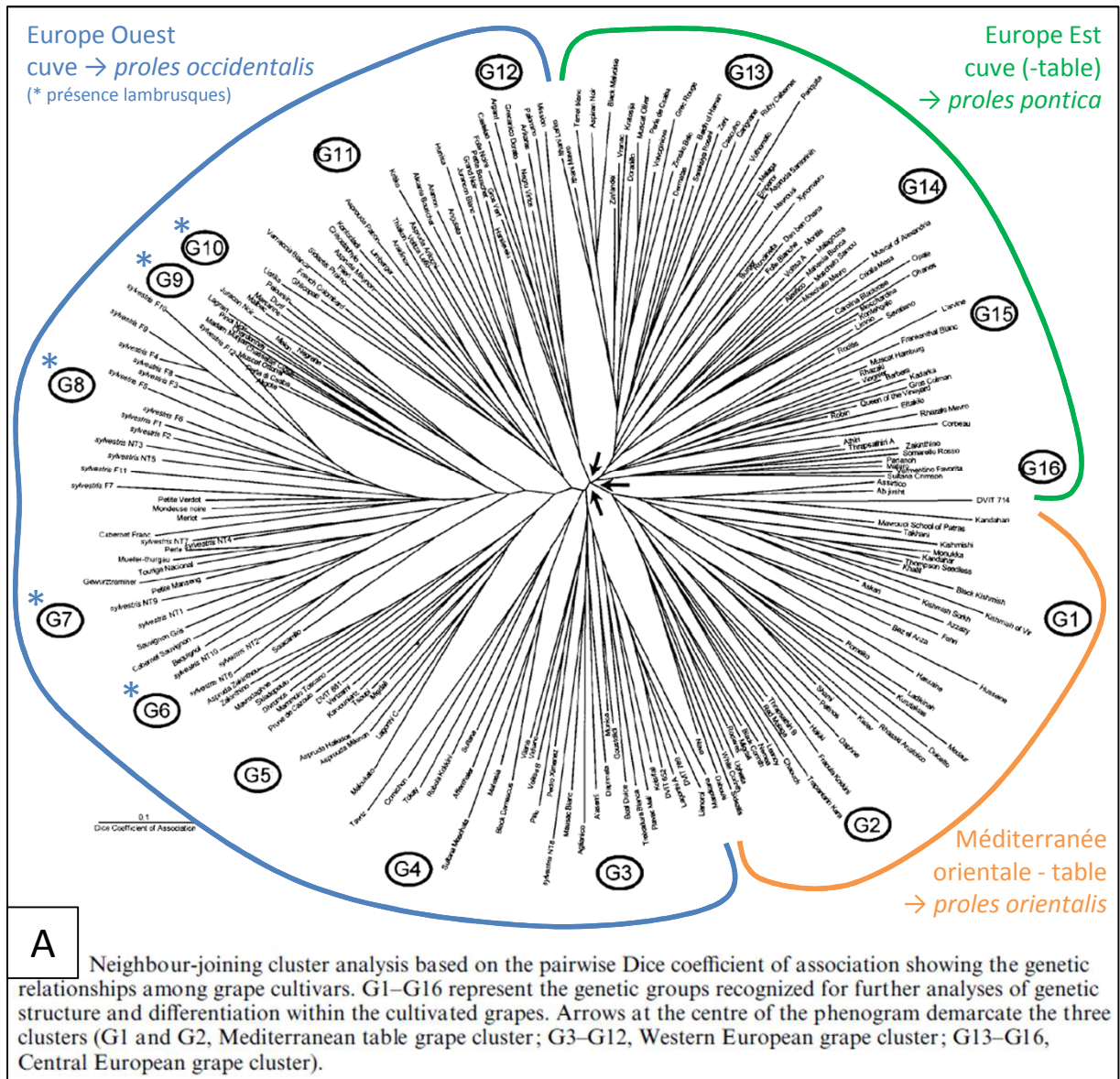


Figure 1.12. Structuration de la diversité de *V. vinifera* selon l'étude de Aradhya et al. (2003) portant sur 222 variétés cultivées mondiales et 22 lambrusques françaises, analysées avec 8 microsatellites nucléaires (extrait de Aradhya et al. 2003, modifié)

- le chlorotype C serait absent de la région du Caucase (De Mattia et al. 2008) ;
- le chlorotype D serait le plus fréquent en Grèce (Arroyo-Garcia et al. 2002), en Iran (De Mattia et al. 2008) et spécifique de la Géorgie (Imazio et al. 2006).

En complément, Arroyo-Garcia et al. (2006) précisent que le chlorotype A est deux fois plus fréquent chez les variétés de cuve que chez les variétés de table, et inversement pour le chlorotype C. Laiadi et al. (2009) et Santana et al. (2010) décrivent les chlorotypes B et D comme typiques du groupe des variétés muscatées. Comme déjà évoqué pour les *sylvestris*, d'autres haplotypes mineurs ont été publiés par certains auteurs mais leur existence réelle reste douteuse. D'une façon générale, la richesse haplotypique observée chez les *sativa* est croissante d'Est en Ouest (Imazio et al. 2006; De Mattia et al. 2008). Les auteurs proposent deux hypothèses explicatives : une érosion génétique plus importante du pool cultivé à l'Est, et/ou une contribution multi-locale des lambrusques à la constitution du pool cultivé européen à l'image du processus proposé par Besnard et al. (2002) pour l'olivier.

Les marqueurs **microsatellites nucléaires** (nSSR) ont été largement étudiés dans le compartiment cultivé de *V. vinifera* du fait de leur niveau de polymorphisme approprié aux analyses de la variabilité inter-variétale (Sefc et al. 2009). Les nombreux travaux réalisés depuis les années 1990 à l'aide des nSSR (principalement di-nucléotidiques) ont permis, outre des avancées majeures dans l'identification des cépages, de mieux connaître la **structuration** de leur **diversité** génétique (This et al. 2006; Sefc et al. 2009). La plupart des études de diversité sont conduites sur un nombre réduit de génotypes, à une échelle nationale voire régionale ; seuls les travaux suivants ont une portée plus globale.

Sefc et al. (2000) concluent de leur étude de 164 cépages de cuve européens avec 9 nSSR que la diversité est globalement structurée selon les 7 pays d'origine du matériel, avec des niveaux de diversité comparables entre ces origines. Aucune tendance géographique n'est notée concernant les fréquences alléliques.

Labra et al. (Labra et al. 2002), en étudiant 238 cépages de cuve du bassin méditerranéen central et occidental avec 7 nSSR, ont mis en évidence 5 groupes de diversité de tailles hétérogènes qui ne s'accordent que partiellement avec l'origine géographique : le groupe 1 (50 % de l'effectif total) regroupe la majorité des variétés grecques, balkaniques et italiennes ainsi qu'une grande part des variétés ibériques ; le groupe 2 ne contient quasiment que des variétés grecques ; le groupe 3 (23 % de l'effectif total) contient la majorité des variétés ibériques et une part importante des variétés françaises et italiennes ; le groupe 4 a une composition variée et regroupe la majorité des variétés françaises étudiées ; le groupe 5 ne contient que 7 variétés italiennes et grecques.

Aradhya et al. (2003) ont étudié 222 variétés de cuve et de table du monde entier à l'aide de 8 nSSR. Ils concluent à une structuration de la diversité en 16 groupes eux-mêmes regroupés en 3 branches (Europe occidentale-cuve ; Europe centrale-mixte et Méditerranées-table), qui correspondraient aux *proles occidentalis*, *pontica* et *orientalis* de Negru décrits plus haut (figure 1.12). On notera que la branche correspondant au *proles pontica* est composée de deux clades. Un niveau de différenciation appréciable est noté entre les variétés de cuve et de table. Les 16 groupes s'accordent généralement avec l'origine géographique ou l'utilisation des produits, mais pas systématiquement. La structuration globale de la diversité génétique de *sativa* est décrite comme faible, ce qui illustrerait l'histoire complexe de la constitution du pool.

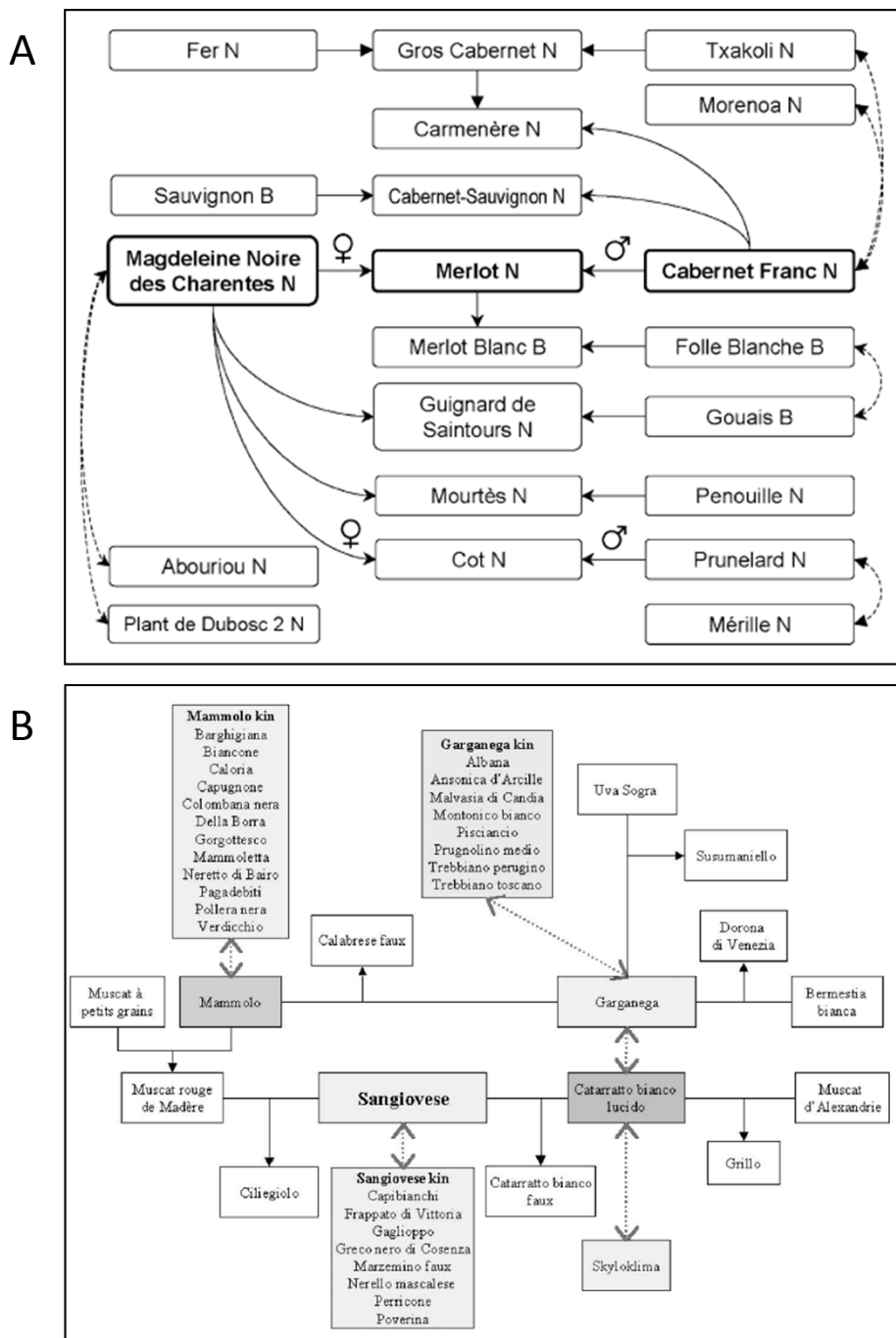


Figure 1.13. Deux exemples de groupes de filiation centrés sur (A) le 'Merlot' et (B) le 'Sangiovese' (syn. 'Nielluccio') (extrait de Boursiquot et al. 2009 et Di Vecchi-Staraz 2007).

L'étude de Cipriani et al. (2010) a porté sur un échantillon de 745 variétés cultivées (principalement de cuve et pour moitié italiennes) analysés avec 34 nSSR tri- à penta-nucléotidiques. Ces auteurs concluent à l'absence de structuration génétique du pool cultivé, faiblement corrélée à l'origine géographique, due à la circulation des variétés et à leur hybridation sur de longues périodes historiques.

L'analyse des marqueurs nSSR et des SNP a également permis de montrer que les niveaux inférieurs de structuration de la diversité correspondaient à des **groupes de filiation** (*kingroups*) organisés autour de géniteurs clés comme le 'Pinot', le 'Gouais blanc', le 'Savagnin' ou le 'Muscat à petits grains' (Bowers et al. 1999; Crespan et Milani 2001; Myles et al. 2011). L'exemple des groupes liés à la 'Magdeleine noire des Charentes' (Boursiquot et al. 2009) et du 'Sangiovese' (Di Vecchi-Staraz et al. 2007a) sont illustrés en figure 1.13. Ces groupes généalogiques confirment souvent les familles locales établies par les ampélographes sur des bases purement phénotypiques (Lavignac 2001; Bisson 2009). Myles et al. (2011) notent que les relations directes (premier degré) sont plus rares entre les pools de variétés de cuve et de table qu'au sein de ceux-ci ; il montre aussi qu'il y aurait eu davantage de croisements chez les raisins de table.

1.2 Objectifs de la thèse

1.2.1 Problématique scientifique

La connaissance approfondie des ressources génétiques d'une espèce cultivée est une nécessité pour mettre en œuvre une gestion rationnelle et optimisée de ses ressources génétiques. Une bonne documentation de leur diversité génétique, leur originalité, leur niveau de redondance et de leurs potentialités est en effet requise dans toutes les actions qui vont de la phase d'acquisition de nouveau matériel (prospections et échanges) jusqu'à celle de leur utilisation (diffusion et sélection). De même, tout programme de création variétale implique des choix rationnels de géniteurs se basant sur des caractéristiques, notamment génétiques, établies avec le plus de précision possible. Dans ce cadre, l'enjeu d'explorer l'histoire évolutive et adaptative d'une espèce cultivée est de comprendre la genèse et la structuration de sa diversité génétique, pour mieux l'exploiter. A un niveau plus fondamental, ce type d'étude permet également de préciser les relations historiques qui ont existé entre une plante et les peuples qui l'ont cultivée.

Ces objectifs scientifiques généraux s'appliquent à la vigne domestique dont nous avons déjà évoqué l'importance économique dans le monde, en Europe et plus particulièrement en France. L'étude et l'amélioration de *Vitis vinifera* représentent de ce fait un enjeu scientifique majeur pour l'INRA et notamment pour le Département de Génétique et Amélioration des Plantes. Au sein du dispositif national, l'INRA est responsable depuis plus de 60 ans d'une collection de vignes de rang international : l'Unité Expérimentale du Domaine de Vassal, à Marseillan (Hérault). Ce « Centre de Ressources Biologiques » (CRB) héberge la plus importante collection de vigne mondiale, au service d'une large communauté scientifique et professionnelle de France et de l'étranger. Plusieurs projets actuellement portés par l'INRA utilisent les ressources préservées par l'U.E. Vassal et les données de caractérisation associées,

notamment ceux portant sur la génétique d'association, la résistance aux maladies, la qualité ou sur le génotypage et le phénotypage à haut débit. D'une façon plus générale, la vigne se situe aujourd'hui dans un contexte scientifique favorable résultant des nouvelles perspectives ouvertes par le récent séquençage de son génome. Tous les programmes nécessitent une meilleure connaissance des populations étudiées qui passe par celles de leur structuration génétique et de leur histoire évolutive.

Dans la revue bibliographique faite dans ce chapitre, nous avons vu qu'un certain niveau de connaissance de la diversité de *V. vinifera* avait été acquis pour des caractères neutres ou sélectionnés sur des bases phénotypiques et moléculaires. Cependant, plusieurs zones d'ombre persistent aussi bien pour la phase de domestication que pour celle d'amélioration ultérieure du compartiment cultivé.

D'abord, la structuration de la diversité du compartiment sauvage et sa contribution à la constitution du pool cultivé restent débattues. L'existence, le nombre, la localisation, la chronologie et l'importance relative des centres de domestication secondaires sont à préciser.

Ensuite, même si les modalités de la sélection artificielle sont connues (sélection de mutants et hybridation), la séquence et la durée des phases d'amélioration méritent d'être précisées, de même que la part relative de la multiplication végétative et de la reproduction sexuée durant ces phases. L'émergence de certains groupes d'usages particuliers (ex. variétés muscatées ou apyrènes) reste mal connue. Des arguments existent en faveur de la sélection et de la propagation rapide de certains traits qualitatifs (ex. couleur blanche des baies). D'autres arguments plaident pour la lente sélection de caractères quantitatifs (ex. taille des baies).

La structuration de la diversité génétique des variétés cultivées n'a été explorée que sur des échantillons relativement restreints ou trop régionaux par rapport à la diversité existante. Outre la séparation globale des variétés de raisins de cuve et de table, le nombre et l'origine de groupes de diversité sont débattus. Plusieurs études ont établi le pédigrée récent de certains groupes locaux de cépages ou de groupes d'usage, mais une synthèse des généalogies à une large échelle dans le pool cultivé reste à bâtir.

On voit par là que, malgré les avancées considérables des deux dernières décennies liées en particulier aux progrès de la biologie moléculaire, l'origine des cépages n'est pas entièrement élucidée. Les méthodes et les restes archéologiques sont inopérants pour traiter les questions relatives au niveau taxinomique variétal puisqu'ils ne permettent de différencier que les niveaux sous-spécifiques. De même, bien que l'étude des documents historiques (textes et iconographie) atteste la présence de certains cépages à partir du Moyen Age, il faut attendre la fin du XIX^e siècle pour que des informations tangibles précisent leur origine géographique ou génétique.

1.2.2 Outils moléculaires

Dans ce contexte, les marqueurs moléculaires sont des outils précieux d'investigation et nous avons déjà vu différents exemples de leur application. Plusieurs types de marqueurs ont été successivement utilisés pour étudier la diversité génétique de la vigne (Thomas et al. 1994; Boursiquot et This 1996; Tessier et al. 1999; Cabezas et al. 2011; This et al. 2011).

Les **marqueurs microsatellites** ou SSR (*Simple Sequence Repeat*) se sont rapidement imposés comme des marqueurs de choix du fait de leurs caractéristiques et de leur coût (Sefc et al. 2009). Leur première utilisation chez la vigne date de 1993 (Thomas et al. 1993) et une abondante littérature existe aujourd'hui (Maul et al. 1983-2012; This et al. 2011).

Le plus souvent analysés sur le **génomme nucléaire (nSSR)**, ce sont des marqueurs co-dominants, à haut niveau de polymorphisme et dont l'analyse est répétable entre laboratoires, sous réserve de prendre quelques précautions (This et al. 2004). Leur lecture est simple et en partie automatisable. La codification de la taille des allèles est maintenant harmonisée chez la vigne (This et al. 2004). Plusieurs bases de données ont été constituées et couvrent une part importante de l'encépagement mondial : European *Vitis* Database (www.eu-vitis.de/index.php) ; IASMA Grape Microsatellite Collection (meteo.iasma.it/genetica/gmc.html) ; Italian *Vitis* Database (www.vitisdb.it) ; SIVVEM-Espagne (sivvem.monbyte.com) ; Swiss *Vitis* Microsatellite Database (www1.unine.ch/svmd). Leur utilisation comme outil d'identification des variétés de vigne est aujourd'hui généralisée au niveau international (Ibanez et al. 2009b; Sefc et al. 2009). De ce fait les nSSR sont couramment utilisés dans la gestion des collections ampélographiques (Lopes et al. 1999; Dangl et al. 2001; Ortiz et al. 2004). Nous avons également vu que ces marqueurs permettaient de découvrir ou de vérifier la généalogie de certains cépages (Bowers et al. 1999; Ibanez et al. 2009a). Enfin, du fait de leur fort taux de mutation, les microsatellites nucléaires se montrent intéressants pour explorer l'histoire évolutive récente à l'échelle de l'espèce *V. vinifera* (Aradhya et al. 2003; This et al. 2006).

Le polymorphisme des marqueurs SSR peut également être étudié au niveau du **génomme chloroplastique (cpADN)**. Ces microsatellites (**cpSSR**) sont alors des marqueurs dominants étant donné le mode de transmission monoparental des chloroplastes, sans possibilité d'échange parental et donc de recombinaison (Ferris et al. 1998). Rappelons que chez *Vitis* l'hérédité des chloroplastes est maternelle (Strefeler et al. 1992). Le polymorphisme intraspécifique des cpSSR est plus limité que celui des nSSR (Muse 2000), notamment pour des espèces pérennes cultivées comme l'actinidia (Weising et Gardner 1999), le cerisier (Mohanty et al. 2001), l'olivier (Besnard et al. 2011) ou la vigne (Arroyo-Garcia et al. 2006). Le faible polymorphisme des microsatellites chloroplastiques ne permet pas leur utilisation comme outil d'identification des cultivars. Cependant, leur nature haploïde et leur rythme d'évolution plus lent les rendent intéressants pour étudier des événements évolutifs plus anciens, aux niveaux spécifique ou supra-spécifique (Provan et al. 2001), comme la persistance de populations relictuelles dans des zones refuges lors des glaciations (King et Ferris 1998), ou l'origine géographique des plantes cultivées (Breton et al. 2009). Ces marqueurs ont été appliqués à la vigne à partir de 2002 (Arroyo-Garcia et al.).

Plus récemment, l'étude des **polymorphismes de séquence** a émergé chez les plantes cultivées (Rafalski 2002; Ganal et al. 2009) et en particulier chez la vigne (Salmaso et al. 2004; Lijavetzky et al. 2007; Le Cunff et al. 2008; Troggo et al. 2008; Myles et al. 2010). Les polymorphismes de séquence sont représentés par les polymorphismes nucléotidiques uniques (*Single Nucleotide Polymorphism* ou SNP) et les insertions/délétions (ou INDEL) de fragments d'ADN.

Les INDEL concernent des fragments d'ADN de tailles très variables. Une part importante de ces INDEL est constituée par des éléments transposables (ou mobiles). Ces éléments, dont la mobilité peut être activée par des stress ou des facteurs environnementaux, semblent être une source majeure de variabilité génétique et d'évolution des génomes (Kazazian 2004) dont celui de la vigne (Benjak et al. 2008; Pelsy 2010; Carrier et al. 2012).

Les SNP, qui ne concernent qu'une seule paire de bases, sont des marqueurs co-dominants, le plus souvent bi-alléliques¹¹ sur des organismes diploïdes (et donc moins polymorphes que les SSR) ; ils sont très fréquents dans les génomes et reproductibles entre laboratoires et sur différents matériels (Cabezas et al. 2011). Leur taux de mutation et leur variabilité sont moindres que ceux des nSSR (Myles et al. 2010) mais ils sont bien plus nombreux (Salmaso et al. 2004; Lijavetzky et al. 2007). La diversité globale des SNP chez la vigne est comparable à celle du maïs, plus importante que celle de la tomate et nettement plus importante que celle du blé ou d'*Arabidopsis* (This et al. 2011). Les SNP peuvent être utilisés comme un outil d'identification des vignes (Cabezas et al. 2011), mais leur utilisation en routine nécessitera de reconstituer les mêmes référentiels variétaux que ceux déjà disponibles pour les nSSR. Les polymorphismes nucléotidiques peuvent aussi être utilisés pour rechercher la parenté des cépages (Myles et al. 2011) mais pour l'instant, les résultats obtenus dans ce domaine n'ont pas démontré la supériorité des SNP sur les nSSR.

En revanche, bien que moins variables que les nSSR, les polymorphismes de séquence présentent un grand intérêt pour étudier la diversité et l'histoire évolutive des espèces (Brumfield et al. 2003; Doebley et al. 2006). Ils permettent en effet d'analyser l'impact de la sélection au niveau de gènes particuliers (Nesbitt et Tanksley 2002; Rostoks et al. 2005). Plusieurs études de diversité de ce type ont déjà été réalisées chez la vigne pour des gènes liés aux anthocyanes (Fournier-Level et al. 2010), à la taille de la baie (Houel et al. 2010), à la saveur muscatée (Emanuelli et al. 2010), au sexe (Picq 2012) ou au stress (Riahi et al. 2013).

1.2.3 Questions de recherche

Dans notre travail centré sur le compartiment cultivé de *V. vinifera*, nous avons souhaité utiliser différents types de marqueurs moléculaires pour tenter de préciser l'origine historique, géographique et génétique des cépages. Ceux qui sont parvenus jusqu'à nous au moyen de la multiplication végétative représentent autant de témoignages des époques où ils ont été créés. Afin de les positionner dans une chronologie évolutive qui aurait structuré la diversité du pool *sativa*, nous avons formulé les trois questions principales de recherche suivantes :

1. Peut-on individualiser des groupes historiques parmi les variétés cultivées existant actuellement et si oui, lesquels ?
2. Quelles sont les relations entre les représentants de ces groupes évolutifs et leur origine géographique ou leur utilisation ?
3. Quels est l'effet de la sélection artificielle sur le polymorphisme de gènes associés à des caractères d'intérêt agronomique ?

Répondre à la première question implique de savoir si l'on peut dégager des éléments phénotypiques, génétiques ou généalogiques rationnels capables d'établir une typologie « historique » des variétés. Aborder la deuxième question nécessite de connaître au préalable la

¹¹ ils peuvent cependant être multi-alléliques chez les individus chimériques et/ou polyploïdes.

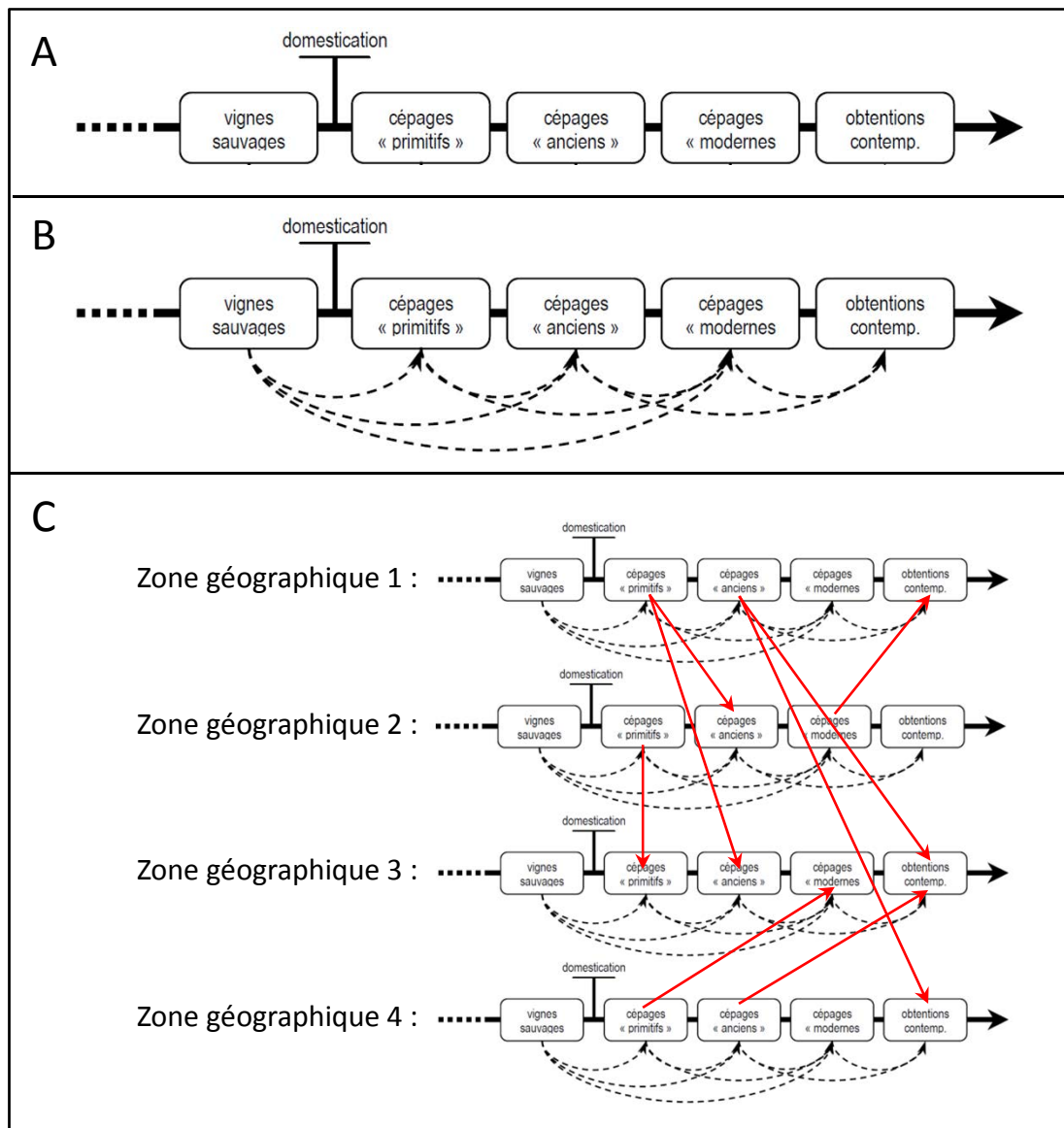


Figure 1.14. Succession théorique des groupes historiques de cépages : schéma linéaire (A) ; chevauchements de générations dus à la multiplication végétative (B) ; chevauchement de générations et flux de gènes entre différents pools de diversité (C).

Tableau 1.7. Caractéristiques théoriques des groupes historiques de cépages définis comme hypothèses de travail.

	Vignes sauvages L-SILV	Cépages primitifs C-PRIM	Cépages anciens C-ANCI	Cépages modernes C-MODE	cépages contemporains C-CONT
Période historique	Paléolithique	Néolithique Haute Antiquité	Antiquité Moyen Age	XVI ^e - XIX ^e	XX ^e
Données historiques	néant	néant	très lacunaires	partielles	connues
Géographie	aire naturelle	Caucase ? Moyen-Orient ? Autre ?	Méditerranée Europe	Mondial	Mondial
Parentés	inconnues	inconnues ou très partielles	partielles + Principaux géniteurs	connues (hybrideurs inconnus)	connues (hybrideurs connus)
Utilisation	cueillette	mixte ? cuve ?	mixte, cuve, table	cuve, table	très spécialisée
Morphologie générale	sauvage	Intermédiaire	cultivée	cultivée	cultivée
Diversité neutre (SSR)	pool sauvage	Intermédiaire	pool cultivé	pool cultivé	pool cultivé
Exemples	Lambrusques (prospections in situ)	Savagnin, Ancelotta	Gouais, Cabernet franc	Cabernet-Sauvignon, Chardonnay	Cardinal, Marselan
Disponibilité RG	faible	faible	faible / bonne	bonne	bonne

structuration de la diversité génétique des variétés, en rapport avec leur aire d'origine supposée et leur spécialisation. Traiter la dernière question demande de choisir des traits sélectionnés dont la base génétique est préalablement établie afin que la diversité nucléotidique observée soit effectivement liée à la sélection artificielle. Il convient ensuite de pouvoir comparer cette diversité des gènes cibles à une contrepartie neutre de référence.

1.2.4 Hypothèses de travail

Rappelons d'abord que le cadre taxinomique de notre étude correspond strictement à l'espèce *Vitis vinifera*. Tout génotype présentant un indice phénotypique ou moléculaire d'introgression d'une autre espèce de *Vitis* a été écarté. Les seules espèces de *Vitis* considérées représentent des génotypes « hors groupes » requis dans certaines analyses phylogénétiques. Au sein de l'espèce *V. vinifera*, nous ne considérerons la diversité qu'au niveau variétal tel que défini dans ce chapitre.

Sous l'influence de la sélection artificielle, nous supposons que l'évolution de cette espèce a suivi les étapes théoriques suivantes (figure 1.14.A) : lambrusques autochtones (L-SILV) → cépages « primitifs » (C-PRIM) → cépages « anciens » (C-ANCI) → cépages « modernes » (C-MODE) → obtentions variétales contemporaines (C-CONT).

Les caractéristiques théoriques de ces groupes historiques sont détaillées dans le tableau 1.7. On notera que Levadoux (1956) avait déjà défini des catégories similaires, notamment celle des cépages « archaïques » ou « primitifs ».

Dans cette typologie générale, la première étape correspond à la domestication *sensu stricto* et les étapes suivantes à l'amélioration progressive des variétés jusqu'à nos jours. Dans cette chronologie, la phase d'amélioration constitue l'objet principal de notre travail.

Nous admettons ensuite que ce schéma linéaire général puisse se complexifier selon une dimension temporelle et/ou spatiale.

Au niveau chronologique, la succession séquentielle des groupes historiques peut être largement perturbée, du fait des possibilités de multiplication végétative sur plusieurs siècles, par des chevauchements de génération importants et des introgressions entre groupes (cf. les flèches en pointillé de la figure 1.14.B).

Au niveau géographique, du fait de la distribution originelle des lambrusques et de la possible existence de centres de domestication secondaires, il faut aussi envisager des flux de gènes entre groupes historiques de différents pools de diversité, au gré des échanges de matériel entre les hommes (figure 1.14.C). Il en est de même entre différents pools d'utilisation des variétés (ex. cuve vs table).

Afin de répondre aux questions posées, un échantillon de travail a d'abord été constitué en tenant compte de différentes informations historiques, géographiques, phénotypiques, généalogiques et génétiques (**chapitre 2**). La diversité et la différenciation des groupes mis en évidence ont ensuite été analysées à l'aide de marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques (**chapitre 3**). Enfin, le polymorphisme de séquence de trois gènes associés à des traits d'intérêt agronomique a été étudié sur cet échantillon et comparé à la diversité neutre précédente (**chapitre 4**).

Chapitre 2

Etude multicritère pour la constitution de l'échantillon de travail

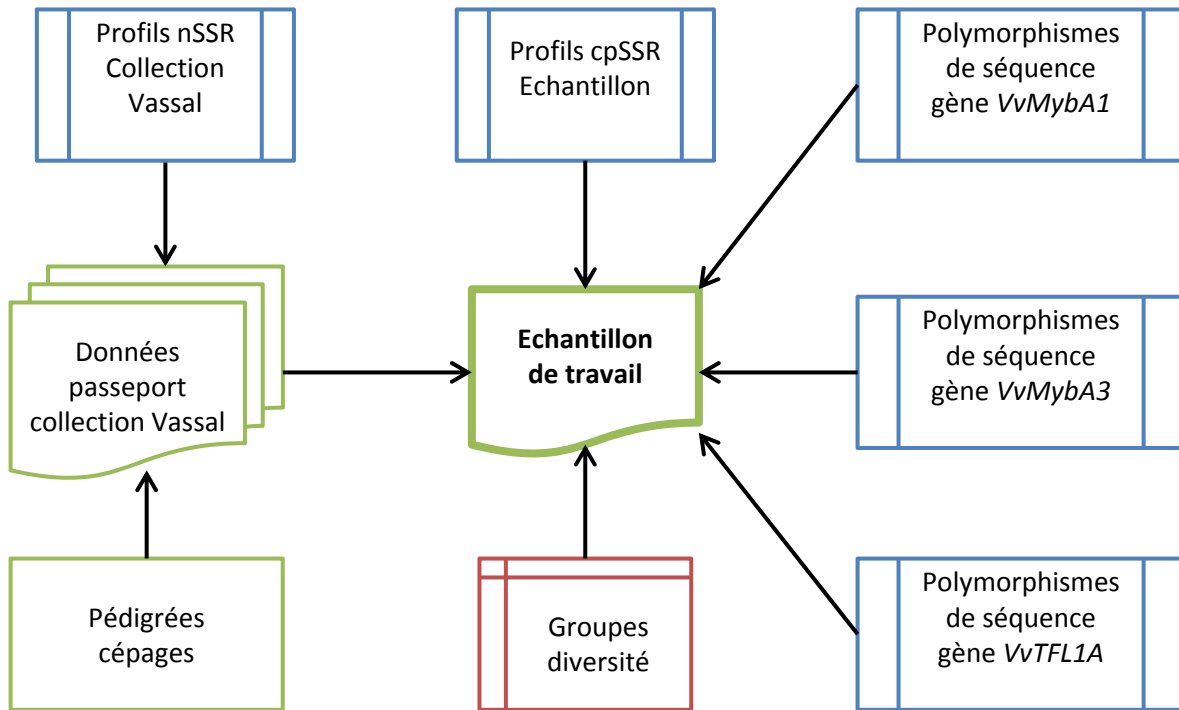


Figure 2.1. Schéma physique simplifié de la base de données relationnelle de travail (BDT) MS Access utilisée durant la thèse.

2 Etude multicritère pour la constitution de l'échantillon de travail

L'objectif de cette première partie est de définir un échantillon de travail qui soit à la fois i) représentatif de la diversité disponible, ii) bien documenté d'un point de vue géographique, agromorphologique et/ou historique pour permettre des interprétations ultérieures fiables et iii) d'un effectif suffisamment important pour couvrir le plus d'événements évolutifs possibles.

Aussi nous avons opté pour une méthodologie d'exploitation détaillée des multiples informations de caractérisation, plutôt que pour le seul traitement « automatique » des données moléculaires qui aurait été certes plus rapide, mais n'aurait pas répondu à toutes nos préoccupations. En ce sens, l'échantillonnage réalisé constitue en soi une véritable partie du travail effectué dans le cadre de ce doctorat et les résultats obtenus ont été valorisés dans d'autres projets de l'équipe de recherche.

Un objectif initial d'environ 500 géotypes a été retenu pour l'effectif global, représentant un compromis entre la diversité disponible au départ, les questions de recherche et les contraintes techniques et logistiques liées à l'analyse moléculaire. L'étude étant centrée sur l'histoire évolutive du compartiment cultivé de *V. vinifera* (et non sur la seule phase de domestication de l'espèce), l'effectif global prévu a été décliné comme suit : 450 *sativa* dont 100 cépages primitifs, 200 cépages anciens, 75 cépages modernes et 75 cépages contemporains ; 50 *sylvestris* et 10 *Vitis* sp.

Au niveau méthodologique, nous avons opté pour la construction d'une base de données relationnelle (logiciel MS ACCESS v.2000) capable de stocker et de traiter l'ensemble des informations de différentes natures manipulées lors de cette phase d'échantillonnage (§2) ainsi que les données moléculaires étudiées par la suite (§3 et §4). Cette base de données de travail sera dénommée « BDT » dans la suite du manuscrit ; son schéma physique simplifié est présenté dans la figure 2.1.

2.1 Provenance du matériel végétal

La totalité du matériel végétal étudié provient de la collection INRA du Domaine de Vassal (34340 Marseillan-plage ; www1.montpellier.inra.fr/vassal). Plusieurs raisons scientifiques et logistiques ont contribué à la décision d'utiliser cette source de matériel :

- l'Unité Expérimentale de Vassal représente la collection ampélographique la plus importante du monde (Maul et al. 1983-2012; Alleweldt et Blaich 1987) notamment pour le compartiment cultivé de *V. vinifera* sur lequel est centrée notre étude ;
- les ressources génétiques conservées y sont identifiées et, en grande partie, caractérisées aux niveaux morphologique, agronomique, génétique et bibliographique ;
- la disponibilité du matériel végétal est immédiate.

La collection de Vassal a pris naissance en 1876 sur le site de l'Ecole d'Agriculture de Montpellier (aujourd'hui Montpellier SupAgro)(Boursiquot 1984). Transférée en 1949 sur des terrains sableux du littoral, la collection n'a cessé d'être enrichie et étudiée depuis sa création. Aujourd'hui ce « Centre de Ressources Génétiques » est considérée comme une référence pour la

Tableau 2.1. Nombre d'accessions et de variétés de vigne de la collection INRA du Domaine de Vassal (situation 2012).

Catégorie	Nb. accessions	Nb. variétés
Espèces de Vitacées	273	(60 espèces)
Porte-greffes	456	210
Hybrides interspécifiques producteurs	1104	720
Lambrusques (<i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i>)	380	(1 sous-espèce)
Cépages (<i>V. vinifera</i> subsp. <i>sativa</i>)	5555	2344 (+ 225 mutants)
Total	7726	

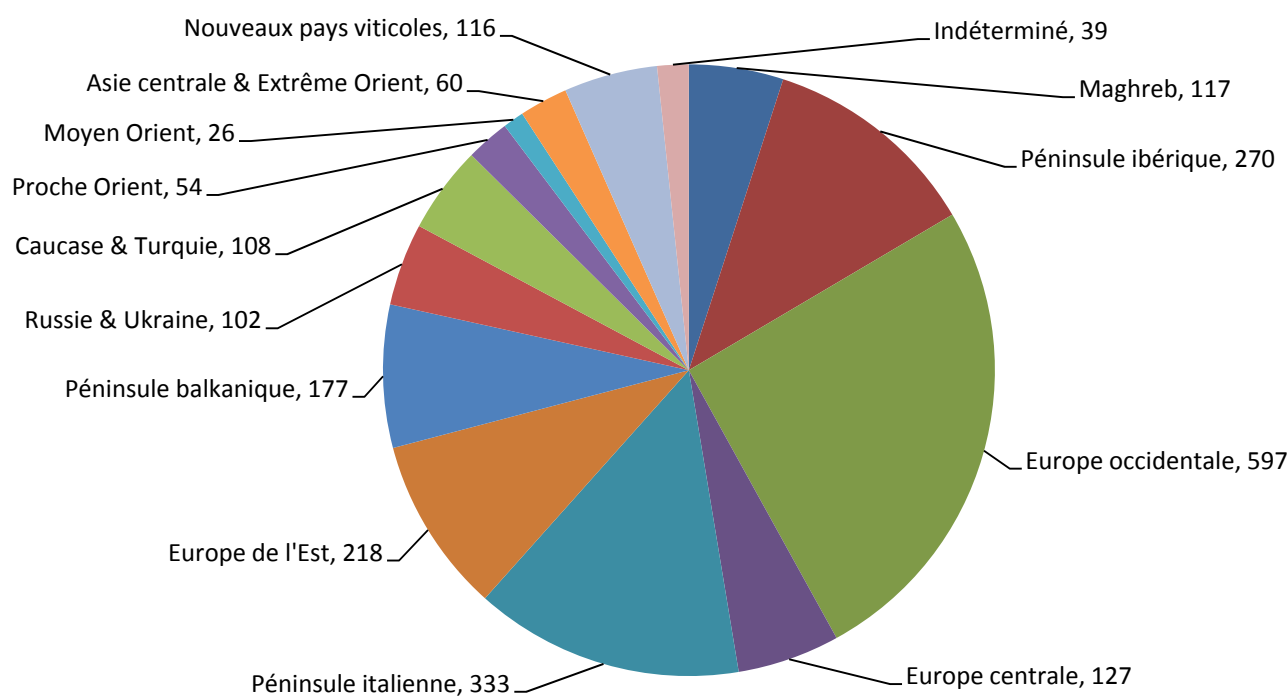


Figure 2.2. Origines géographiques des cépages (*V. vinifera* subsp. *sativa*) conservés dans la collection INRA du Domaine de Vassal (situation 2012).

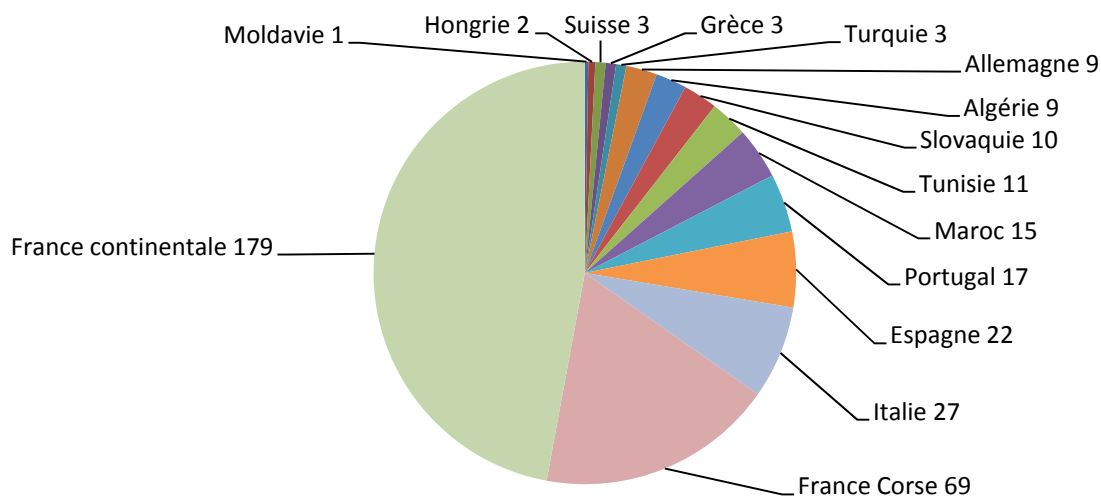


Figure 2.3. Origines géographiques des 380 lambrusques (*V. vinifera* subsp. *sylvestris*) conservés dans la collection INRA du Domaine de Vassal (situation 2012).

vigne, tant au niveau national (GEVES, CTPS) qu'international (OIV, UPOV, Bioversity, OCVV). Le tableau 2.1 et les figures 2.2 et 2.3 résument la composition de la collection en 2012.

Concernant les accessions sauvages de *V. vinifera*, leur présence en collection est récente et liée au regain d'intérêt scientifique pour ce taxon depuis la fin des années 1990. Outre des échanges avec d'autres collections européennes, d'importants efforts de prospection ont été faits, aussi bien en France (This et al. 2001; Lacombe et al. 2003; Lacombe et al. 2004; Lacombe et al. 2005a) qu'à l'étranger (Di Vecchi-Staraz et al. 2008; Boursiquot et al. 2010; Riahi et al. 2010; El Oualkadi et al. 2011a; Picq 2012). La figure 2.3 montre que malgré ces avancées, la représentativité des lambrusques regroupées en collection n'est pas encore satisfaisante par rapport à l'aire théorique de distribution du taxon, notamment dans sa zone orientale (cf. figure 1.5).

Les accessions domestiques de *V. vinifera* proviennent d'une part d'échanges avec d'autres collections françaises ou étrangères et d'autre part de prospections originales conduites dans les anciens vignobles. Dans les deux cas, les acquisitions de ressources se sont majoritairement déroulées au travers de réseaux de collaboration qui sont aujourd'hui structurés tant au niveau français (Lacombe 2003; Lacombe et al. 2005b; Yobregat et al. 2011) qu'europpéen (This et al. 2010; Maul et al. 2012). Il en résulte que la diversité des cépages regroupés, bien que d'une richesse inégalée, présente un certain biais géographique en faveur du pool génétique occidental (Bacilieri et al. en préparation).

On notera enfin que le registre de la collection, les « données passeport » individuelles des accessions ainsi qu'une partie des données de caractérisation sont disponibles en ligne via trois bases de données auxquelles nous avons activement participé : Réseau Français des Conservatoires de Vigne (bioweb.supagro.inra.fr/collections_vigne), INRA SIREGAL (urgi.versailles.inra.fr/siregal) et European *Vitis* Database (www.eu-vitis.de/index.php).

2.2 Echantillonnage des lambrusques

Trois types de critères ont été pris en compte dans le choix des 50 *sylvestris* avec la double préoccupation d'optimiser la représentativité du taxon et d'éviter les erreurs d'identification par rapport au compartiment cultivé.

2.2.1 Critères géographiques

Un travail systématique de validation/correction a d'abord dû être réalisé sur les données passeport des lambrusques conservées en collection. En effet, l'origine géographique de certaines accessions était assignée non pas à leur lieu de collecte *in situ*, mais à la collection qui les avait expédiées au conservatoire de Vassal. Par exemple, l'accession « *Vitis silvestris* Fethiye 58-64 mâle », assignée à l'Allemagne qui l'avait fournie en 1998, est en réalité originaire de Hongrie.

Parallèlement, afin de rééquilibrer la représentativité géographique du taxon en collection, nous avons participé à l'acquisition de nouvelles ressources auprès de collègues étrangers et à des prospections menées avec d'autres membres de notre équipe de recherche (R. Bacilieri, J-M. Boursiquot, V. Laucou, A. Launay, J-P. Péros, S. Picq, P. This). Ces actions ont permis de compléter significativement la diversité du matériel en introduisant des individus sauvages de régions qui jusqu'alors n'étaient pas représentées (ex. péninsule ibérique, Corse, Italie, Grèce).

Une partie de ce matériel récent a été incorporé aux travaux de thèse bien qu'il n'ait pas encore été phénotypé en collection.

2.2.2 Critères phénotypiques

Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, l'authentification des *sylvestris* reste un exercice délicat notamment à cause des nombreuses formes intermédiaires existant entre les « vraies » lambrusques autochtones et les cépages. Afin de procéder à cette identification en collection, nous avons entrepris avec l'aide de T. Dessup, S. Lalet et J-M. Boursiquot la caractérisation morphologique des accessions supposées appartenir au taxon *sylvestris* de la façon suivante :

- observation des accessions présentes en collection afin de permettre les comparaisons phénotypiques fiables en milieu homogène pour ce qui concerne l'expression végétative liée au sol, au climat et à la taille annuelle. Les observations faites *in situ* lors de la phase de prospection n'ont été utilisées que pour confirmer certains caractères (ex. sexe) ;
- description des plantes adultes, c'est-à-dire ayant terminé leur phase juvénile (3-4 ans), ce qui a exclu les accessions introduites récemment. Pour ces dernières, seul un examen préliminaire a été réalisé en serre et confronté aux éventuelles données acquises *in situ* ;
- prise en compte prioritaire des principaux caractères modifiés par le syndrome de domestication : sexe, feuille, grappe, baie, pépin et ramification générale.

La synthèse de l'ensemble des données recueillies a permis de classer chaque accession dans l'une des catégories phénotypiques suivantes (en référence avec celles définies par Levadoux 1956, cf. figure 1.4) :

- lambrusques autochtones typiques, représentant du taxon *sylvestris* (codifiées L-SILV) ;
- lambrusques de statut intermédiaire entre *sylvestris* et *sativa* (L-INT) comprenant :
 - lambrusques *sylvestris* à métisses (L-SIME),
 - lambrusques métisses (L-METI),
 - lambrusque métisses à *sativa* (L-MESA) ;
- lambrusques post-culturelles (i.e. cépages ensauvagés), représentant du taxon *sativa* (L-SATI) ;
- lambrusques de statut indéterminé ou en attente d'identification (L-ND).

La définition de ces morphotypes qui pourraient apparaître artificiels, visait à objectiver le continuum des formes existant entre les compartiments sauvage et cultivé afin de rationaliser le travail d'échantillonnage du taxon.

2.2.3 Critères moléculaires

L'objectif est ici de confronter l'information apportée par les marqueurs moléculaires neutres disponibles aux identifications morphologiques précédentes en vue de les valider ou le cas échéant de détecter des accessions ayant un statut inattendu.

Pour ce faire, nous avons exploité les profils microsatellites (20 nSSR) obtenus par Laucou et al. (2011) dans le cadre du génotypage général de la collection de Vassal. Ces données ont permis de réaliser deux analyses factorielles des correspondances (AFC) à l'aide du logiciel GENETIX

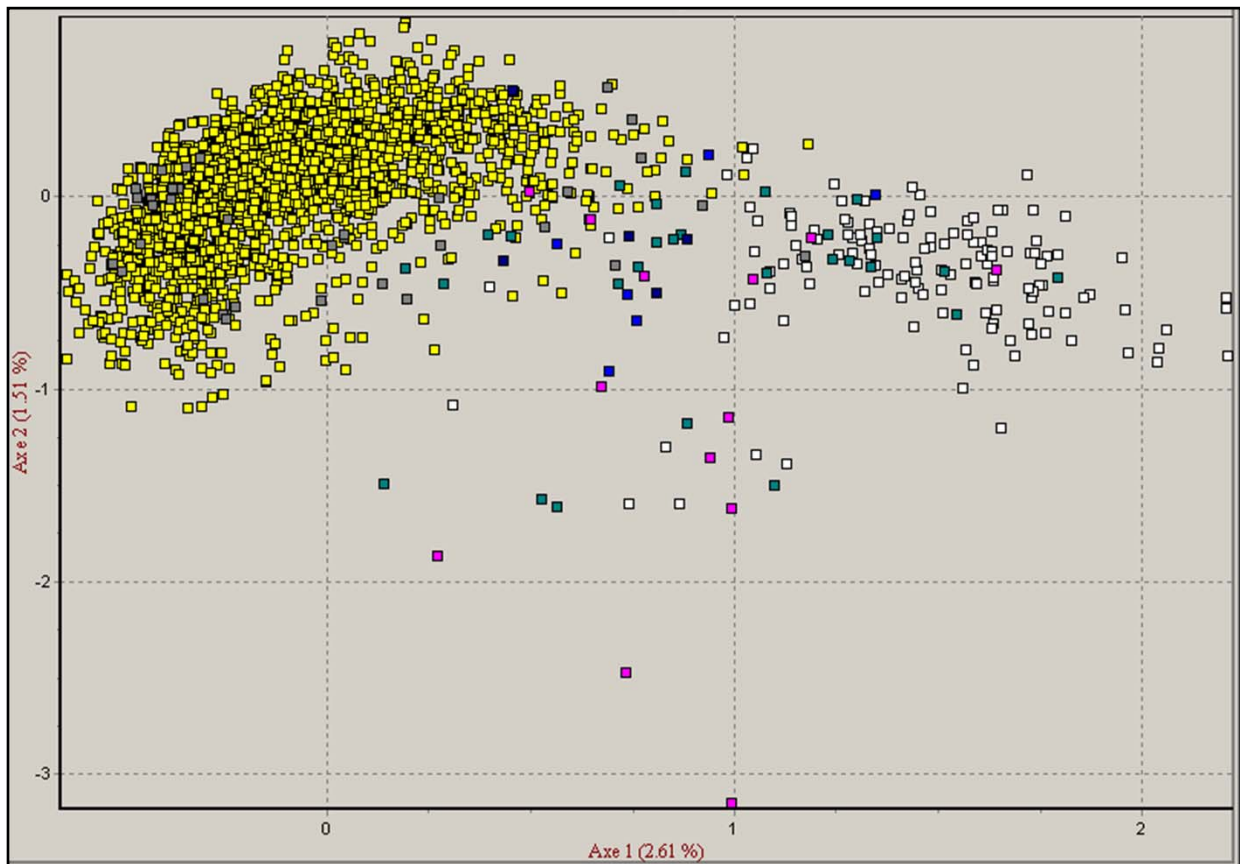


Figure 2.4. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée avec les données de 20 marqueurs microsatellites nucléaires sur 2344 variétés de vignes cultivées (en jaune) et 224 accessions de lambrusques. Les vraies lambrusques autochtones (subsp. *sylvestris*) sont indiquées en blanc. Les lambrusques de statut intermédiaire (métisses) sont indiquées en gris, rose, vert et bleu.

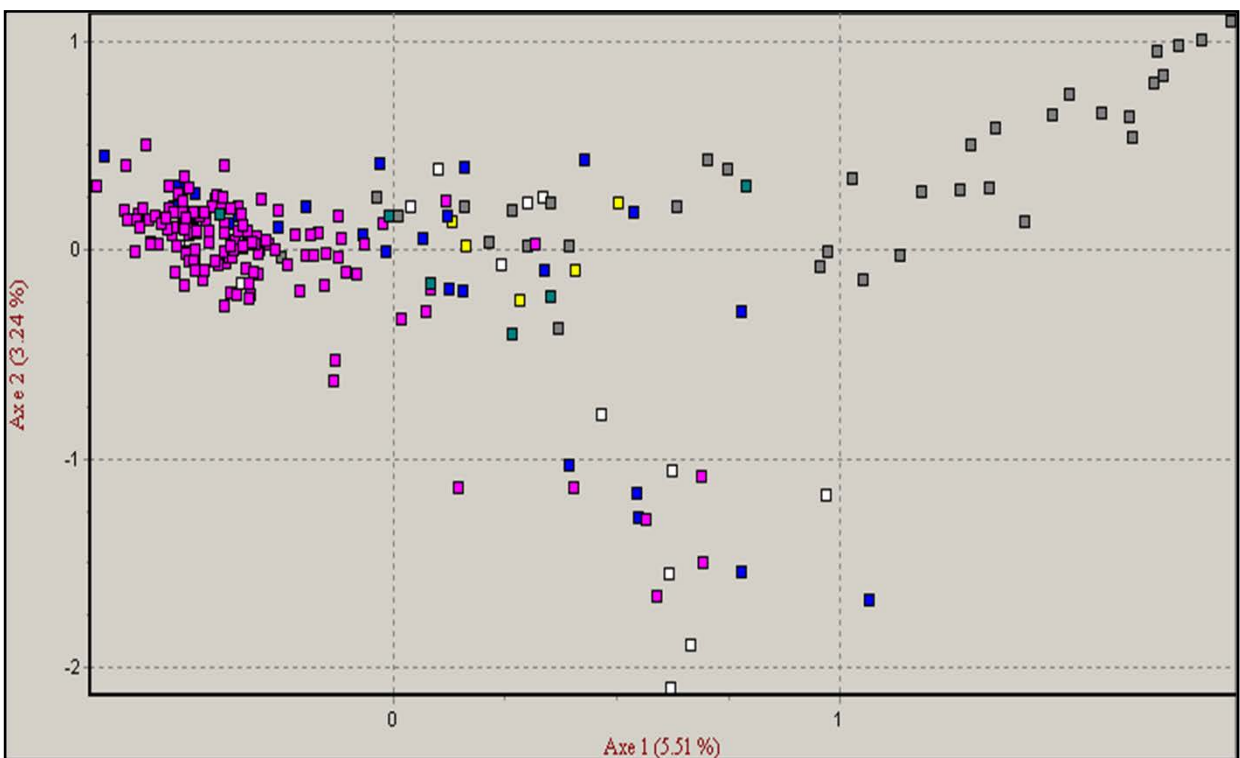


Figure 2.5. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée avec les données de 20 marqueurs microsatellites nucléaires sur 224 accessions de lambrusques. Les vraies lambrusques autochtones (L-SILV, *sylvestris* s.s.) sont indiquées en rose. Les lambrusques post-culturelles (L-SATI) sont indiquées en gris, les métisses/sativa (L-MESA) en jaune, les métisses (L-METI) en bleu, les métisses/*sylvestris* (L-SIME) en vert et les non déterminées (L-ND) en blanc.

v4.05 (Belkhir et al. 2004) pour visualiser d'abord la diversité des lambrusques par rapport aux cépages (figure 2.4) et ensuite celle des lambrusques entre-elles (figure 2.5).

La première AFC montre bien la séparation des *sativa* et *sylvestris* selon le premier axe. Elle a surtout permis de confirmer le statut des lambrusques post-culturelles (L-SATI) et d'en détecter quelques autres. Elle a aussi validé la position intermédiaire de la plupart des individus classés comme tels (L-INT) sur la base de leur phénotype. La seconde AFC a donné une vision de l'étendue de la diversité neutre des lambrusques considérées comme typiques (L-SILV), par rapport aux lambrusques de statut intermédiaires (L-MESA, L-METI, L-SIME), permettant ainsi de maximiser la diversité lors du choix final des génotypes *sylvestris*.

2.2.4 Bilan du sous-échantillon de lambrusques

Les informations relatives aux critères géographique, phénotypique et moléculaire ont été reportées dans une matrice de la base BDT permettant de procéder à des tris multiples. Ont été rajoutées à cette matrice les informations d'appartenance des génotypes sauvages à différents échantillons de travail préexistants dans l'équipe de recherche et que nous avons également participé à constituer¹².

Dans un premier tri, tous les individus identifiés comme étant des représentants ensauvagés de la subsp. *sativa* (L-SATI) selon les critères phénotypiques *et/ou* moléculaires ont été exclus puisque n'appartenant pas au compartiment sauvage.

Dans un second tri, seules les accessions identifiées comme étant des lambrusques autochtones typiques (L-SILV) selon les critères phénotypiques *et* moléculaires ont été retenues. Parmi ces 151 génotypes, un choix a ensuite été opéré en tenant compte de la diversité géographique, phénotypique (dont le sexe) et moléculaire. Lorsque plusieurs accessions présentaient le même intérêt scientifique selon ces critères, le choix s'est porté sur celles qui faisaient déjà partie d'autres échantillons de travail au sein de l'équipe de recherche afin de bénéficier des résultats acquis ou à venir. Finalement, 79 individus représentant les lambrusques autochtones typiques ont été retenus dans l'échantillon de travail.

Un dernier tri a été fait parmi les lambrusques considérées comme intermédiaires (L-INT) selon les critères morphologique *ou* moléculaire, afin d'en inclure quelques-unes dans l'échantillon de travail. Initialement, nous n'avions pas l'intention de retenir des individus de cette catégorie car d'une part nous les considérions d'emblée comme ayant une origine récente par hybridation *in situ* entre les compartiments sauvage et cultivé de *V. vinifera*, et d'autre part l'objet de notre travail n'était pas focalisé sur la domestication proprement dite. Toutefois on ne peut exclure l'hypothèse que certains d'entre eux soient de véritables intermédiaires évolutifs (proto-cépages) parvenus jusqu'à nous par multiplication végétative. Ainsi, parmi les 38 individus classés dans cette catégorie, 26 ont été choisis selon leur statut et leur origine géographique et incorporés à l'échantillon.

¹² Projet « PopAssos » (93 lambrusques peu apparentées), projet « SNP-GrapMap » (8 lambrusques diversifiées pour explorer les SNP du génome), projet « GrapeReSeq » (4 lambrusques de référence à reséquencer), projet « Anthocyanes » (22 lambrusques diversifiées pour explorer la diversité des gènes liés à la couleur), article « déséquilibre de liaison » Barnaud et al. 2010 (85 lambrusques) projet « phylogénie » (8 lambrusques en comparaison avec les espèces de *Vitis*) et projet « sexe-domestication » (65 lambrusques pour étudier la diversité des gènes liés au sexe).

Tableau 2.2. Définition des zones géographiques viticoles utilisées. Les pays sont indiqués par leur code standard ISO 3166-1 alpha-3 (en.wikipedia.org/wiki/ISO_3166-1_alpha-3).

Groupe géographique	Code	Sous-groupe géographique	Code	Pays
Maghreb	MAGH	Maghreb	MAGH	DZA, MAR, TUN
Péninsule ibérique	IBER	Péninsule ibérique	IBER	ESP, PRT
Europe de l'Ouest & Europe centrale	WCEUR	Europe de l'Ouest	WEUR	BEL, FRA, GBR, NLD
		Europe centrale	CEUR	AUT, DEU, CHE, CZE, SVK, TCH
Péninsule italienne	ITAP	Péninsule italienne	ITAP	ITA
Balkans	BALK	Europe de l'Est	EEUR	BGR, HUN, ROU
		Péninsule balkanique	BALP	BIH, CYP, GRC, HRV, SCG, YUG
Russie & Ukraine	RUUK	Russie & Ukraine	RUUK	MDA, RUS, UKR, URS
Méditerranée orientale & Caucase	EMCA	Caucase & Turquie	CAUC	ARM, AZE, GEO, TUR
		Proche-Orient	NEAS	EGY, ISR, LBN, SYR,
Moyen-Orient & Extrême-Orient	MFEAS	Moyen-Orient	MEAS	IRN, YEM
		Asie Centrale & Extrême-Orient	FEAS	AFG, CHN, IND, JPN, KAZ, TJK, TKM, UZB
Nouveau Monde viticole	NEWO	Nouveau monde viticole	NEWO	ARG, AUS, CHL, MEX, PER, USA, ZAF
<i>Non déterminé</i>	<i>nd</i>	<i>Non déterminé</i>	<i>nd</i>	<i>nd</i>

Au final 105 lambrusques ont été retenues dans l'échantillon de travail ; la liste est donnée en **annexe A**.

2.3 Echantillonnage des cépages

Les trois mêmes critères précédents ont été pris en compte. Cependant, le compartiment cultivé de *V. vinifera* est beaucoup mieux représenté et caractérisé dans la collection de Vassal que ne le sont les *sylvestris* et la prise en compte des dimensions historique et agronomique est primordiale pour tenter d'appréhender les processus de sélection artificielle des *sativa*. En conséquence, le travail d'échantillonnage a été plus complexe pour les cépages puisque faisant intervenir une documentation plus riche. L'objectif reste naturellement que l'échantillon final de cépages soit le plus représentatif possible de la diversité disponible dans ses dimensions géographique, phénotypique (notamment agronomique), moléculaire mais aussi historique.

2.3.1 Critères géographiques

Contrairement aux lambrusques pour lesquelles l'origine géographique correspond à leur lieu de collecte *in situ*, l'assignation d'un cépage à une zone géographique (pays et *a fortiori* région) ne se fait pas sans difficultés. Il faut en effet distinguer les zones d'origine, de provenance et de plus grande culture. Seule la zone d'origine qui correspond au lieu de naissance de la variété nous intéresse dans cette étude. Une zone de provenance directe ne nous renseigne que sur le lieu où a été diffusé ultérieurement le cépage, par voie végétative, au gré des échanges entre les hommes ; elle peut se révéler trompeuse pour la compréhension de l'évolution du pool cultivé. Enfin, la zone de plus grande culture d'une variété ne correspond pas forcément à sa zone d'origine et de multiples cas existent où un cépage se trouve être davantage cultivé ailleurs que dans son lieu de naissance (ex. 'Carmenère', 'Crouchen', 'Primitivo'). Dans la pratique, ces notions sont entremêlées et la région d'origine d'un cépage traditionnel reste souvent hypothétique en l'absence de preuve formelle. Seules les variétés d'obtention récente, ayant un hybrideur identifié ressortissant d'un pays donné, échappent à cette incertitude. Mais se pose alors une autre question que nous expliciterons à l'aide d'un exemple : est-il géographiquement pertinent d'assigner le cv. 'Tarrango' à l'Australie où il a été obtenu en 1965, sachant qu'il est issu du croisement entre un cépage portugais et un cépage turc ? La réponse ne peut être simple mais il nous a semblé important de souligner les biais potentiels de toute classification géographique des cépages.

Prenant en compte ces difficultés, les pays d'origine supposés des cépages en collection ont été validés et le cas échéant corrigés en s'appuyant notamment sur les nouveaux résultats d'identification liés au génotypage de la collection. Pour les pays à forts contrastes climatiques et pour lesquels l'information était disponible (Espagne, France, Italie), le niveau régional d'origine supposée a également été validé.

Le résultat de cette assignation géographique des 2344 cépages de la collection a été présenté dans la figure 2.2 et le détail des assignations de chaque cépage est disponible sur la base de données en ligne de la collection (bioweb.supagro.inra.fr/collections_vigne).

Pour faciliter le traitement des données à l'échelle mondiale, les pays ont été regroupés en zones plus vastes qui outre des aspects géographiques prennent aussi en compte une dimension

historico-culturelle propre à la viticulture (tableau 2.2). Ces regroupements seront utilisés dans le reste du document.

2.3.2 Critères phénotypiques

Plusieurs études préexistantes ont été exploitées pour s'assurer que la diversité phénotypique globale des *sativa* était bien prise en compte dans l'échantillon final, en donnant davantage de poids aux cépages les plus emblématiques des groupes mis en évidence sur cette base.

Tout d'abord nous avons pointé les cépages que Negrul (1946) désignait comme caractéristiques des *proles* et *sub-proles*, qu'il avait défini sur des bases géographiques et agromorphologiques. Un score particulier a ainsi été attribué aux 65 principales variétés citées par cet auteur et pour lesquelles les correspondances d'identité avec le matériel de Vassal n'étaient pas contestables.

Nous avons procédé de même pour les deux études qui ont porté sur la diversité phénotypique des cépages de la collection de Vassal, soit au niveau morphologique global (Boursiquot et al. 1987), soit au niveau des aptitudes agronomiques telles que la phénologie, la fertilité, le poids des baies et des grappes (Boursiquot et al. 1995). Cinquante-huit variétés ont ainsi été notées représentatives des 8 groupes morphologiques définis dans le premier article. Concernant l'aptitude des cépages, 61 variétés représentant les classes extrêmes et médianes des distributions de chaque trait agronomique ont été notées. Pour chaque cépage, nous avons regroupé (et parfois complété) les principales caractéristiques phénotypiques qui servent habituellement à désigner l'usage des variétés de vigne : usage des raisins, couleur et saveur des baies, présence de pépins et sexe.

Enfin une attention particulière a été portée aux 141 cépages constituant la *core collection* morphologique¹³ que Barnaud et al. (2006) avaient défini en analysant 50 variables agromorphologiques préalablement sélectionnées parmi les 167 disponibles. Nous avons également pris en compte les 237 cépages constituant l'échantillon de travail de thèse de Cuisset (1998), choisis d'après 37 caractères agro-morphologiques.

La prise en compte de ces travaux, portant soit sur une large gamme de géotypes, soit sur la collection de Vassal elle-même, s'est traduite dans la base BDT par l'attribution pour ces variétés d'un score supplémentaire qui a été comptabilisé lors des requêtes finales de sélection des individus de l'échantillon.

2.3.3 Critères moléculaires

2.3.3.1 Géotypage des accessions de la collection de Vassal

Le géotypage de la collection de Vassal avec 20 microsatellites nucléaires a été initié en 2002 dans le cadre d'un contrat « Centre de Ressources Génétiques » avec le Bureau des Ressources Génétiques (BRG, aujourd'hui FRB) et s'est poursuivi ensuite grâce à divers financements. Il a été réalisé sous la responsabilité de Valérie Laucou. Sur plusieurs années, cette action a représenté un vaste chantier technique et une formidable opportunité scientifique qui s'est concrétisée par la publication en 2011 de l'article suivant, disponible en **annexe B** :

¹³ par opposition à la *core collection* « génétique » définie par Le Cunff et al. (2008).

Laucou V, **Lacombe T**, Dechesne F, Siret R, Bruno JP, Dessup M, Dessup T, Ortigosa P, Parra P, Roux C, Santoni S, Varès D, Péros JP, Boursiquot JM, This P (2011) High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management. *Theoretical and Applied Genetics* 122 (6):1233-1245.

La production et le traitement d'un tel volume de données a représenté une véritable (r)évolution dans le fonctionnement de la collection de Vassal tant au niveau de la connaissance des ressources génétiques analysées qu'à celui de leur gestion pratique au sein du conservatoire (acquisition de nouveau matériel, authentification des accessions, recherche de doublons, etc.). Par extension, les avancées ont également bénéficié à d'autres partenaires de la communauté scientifique et professionnelle. On citera en France le partenariat avec l'IFV, dans le cadre de l'UMT Géno-Vigne®, qui prend pour référence cette base de données microsatellite pour proposer son service d'identification variétale. Au niveau international, on citera la participation significative à l'enrichissement de la base de données européenne (Maul et al. 2012) ainsi que plusieurs publications scientifiques qui n'auraient pu être faites sans ce génotypage à grande échelle, par exemple : (Boursiquot et al. 2004; Maletic et al. 2004; This et al. 2004; Bordenave et al. 2007; Di Vecchi-Staraz et al. 2007a; Lacombe et al. 2007; Tapia et al. 2007; Vargas et al. 2007; Laucou et al. 2008; Le Cunff et al. 2008; Boursiquot et al. 2009; Di Vecchi-Staraz et al. 2009b; El Oualkadi et al. 2009; Torello Marinoni et al. 2009; Zoghلامي et al. 2009; Barnaud et al. 2010; Riahi et al. 2010; El Oualkadi et al. 2011a; El Oualkadi et al. 2011b; García-Muñoz et al. 2012).

Naturellement, la définition de l'échantillon de thèse a grandement bénéficié de ces données de génotypage. L'exploitation en a été multiple :

- Identification des cépages : une révision systématique de l'identité des accessions et de la dénomination des variétés de la collection a été entreprise avec J-M. Boursiquot à la lumière des résultats de Laucou et al. (2011). Ce travail pluriannuel qui dépasse le seul cadre de la thèse a permis que l'échantillon soit débarrassé de tout génotype « non-*vinifera* » en détectant quelques hybrides interspécifiques qui avaient préalablement été classés par erreur dans l'espèce *V. vinifera* sur des bases morphologiques (41 cas détectés). Il a également permis de ne conserver que des variétés génétiquement distinctes, sans doublons (214 cas détectés ainsi que 225 mutants). Le résultat de ce travail est consultable sur la base de données en ligne déjà mentionnée.
- Core collection génétique : une attention particulière a été portée aux 12, 24, 48 et 92 cépages constituant les différents niveaux de la *core collection* génétique¹⁴ définie par Le Cunff et al. (2008) en analysant ces mêmes données selon une méthode de maximisation du nombre d'allèles (Gouesnard et al. 2001).
- Profils microsatellites atypiques : de la même façon que nous avons mis en évidence et exclu des lambrusques post-culturelles grâce à leur profil génétique appartenant manifestement au pool *sativa*, nous avons pointé les cultivars présentant un profil atypique, positionné parmi les *sylvestris* dans la même ACP (cf. figure 2.5). Des cépages interprétés comme étant « génétiquement peu évolués » ont ainsi été détectés. Cette

¹⁴ par opposition à la *core collection* « morphologique » définie par Barnaud et al. (2006).

approche moléculaire a ensuite été confrontée aux arguments morphologiques (§2.3.4.2) pour participer à la sélection de cépages dits primitifs (C-PRIM) dans l'échantillon.

- Généalogie des cépages : les profils microsatellites ont également été utilisés pour établir la parenté directe des cépages dont le résultat intervient dans l'assignation des cépages aux catégories historiques posées comme hypothèses de travail. Cette étude sera développée en §2.3.4.3.
- Exploration de la structuration de la diversité des cépages : les données microsatellites ont enfin été utilisées dans l'étude développée ci-après.

2.3.3.2 Structuration de la diversité des cépages

2.3.3.2.1 Introduction

La prise en compte de la structuration de la diversité des cépages sur la base des 20 marqueurs microsatellites nous est apparue nécessaire lors de la phase d'échantillonnage du pool *sativa*, afin que chacun des groupes individualisés soit correctement représenté. Pour plus de commodité nous qualifierons ces groupes de « neutres » dans le reste du document, sachant que ce qualificatif peut porter à confusion et qu'il serait plus juste de parler de « groupes de diversité sans a priori basés sur l'étude de marqueurs moléculaires supposés neutres ».

Au sein de notre équipe, cette étude a été initiée par Manuel Di Vecchi-Staraz dans le cadre de son doctorat (2007). Ce travail en ensuite été poursuivi par d'autres membres de notre collectif pour aboutir à la présentation d'un poster à la *10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding* de Geneva, New York, Etats-Unis (Bacilieri et al. 2010) et à la rédaction de l'article correspondant (Bacilieri et al. en préparation).

Deux raisons nous ont conduit à poursuivre les travaux évoqués ci-dessus sur un nouvel échantillon de cépages :

- la première concerne la taille de l'échantillon étudié : suite au travail d'identification mentionné ci-dessus et aux introductions de nouvelles ressources durant les dernières années, le nombre de cépages distincts, avec un profil microsatellite ayant une ou deux données manquantes sur 20 nSSR, pouvait être porté à 2341, soit +11 % par rapport à l'échantillon étudié par Bacilieri et al. (en préparation). Plusieurs des 225 cépages additionnels étaient a priori dignes d'intérêt pour notre sujet.
- la seconde tient à la connaissance de la parenté des cépages (cf. §2.3.4.3) qui a permis d'éliminer les variétés apparentées. En effet, il a été montré que l'apparementement au sein d'un échantillon modifiait la structuration de la diversité, notamment en augmentant artificiellement le nombre de groupes (Falush et al. 2003) ou en affectant la stabilité des résultats obtenus avec le logiciel STRUCTURE (Camus-Kulandaivelu et al. 2007). Di Vecchi-Staraz (2007) avait d'ailleurs déjà montré dans son étude préliminaire de la structuration de la diversité des cépages de Vassal, qu'en plus des six groupes géographiques de diversité¹⁵, il existait deux groupes de filiation centrés sur le 'Chasselas' et le 'Muscat d'Alexandrie'.

¹⁵ i.e. péninsule ibérique ; aire atlantique (nord Portugal et façades atlantiques d'Espagne et de France) ; France ; Italie ; aire balkanique ; Proche et Moyen Orient.

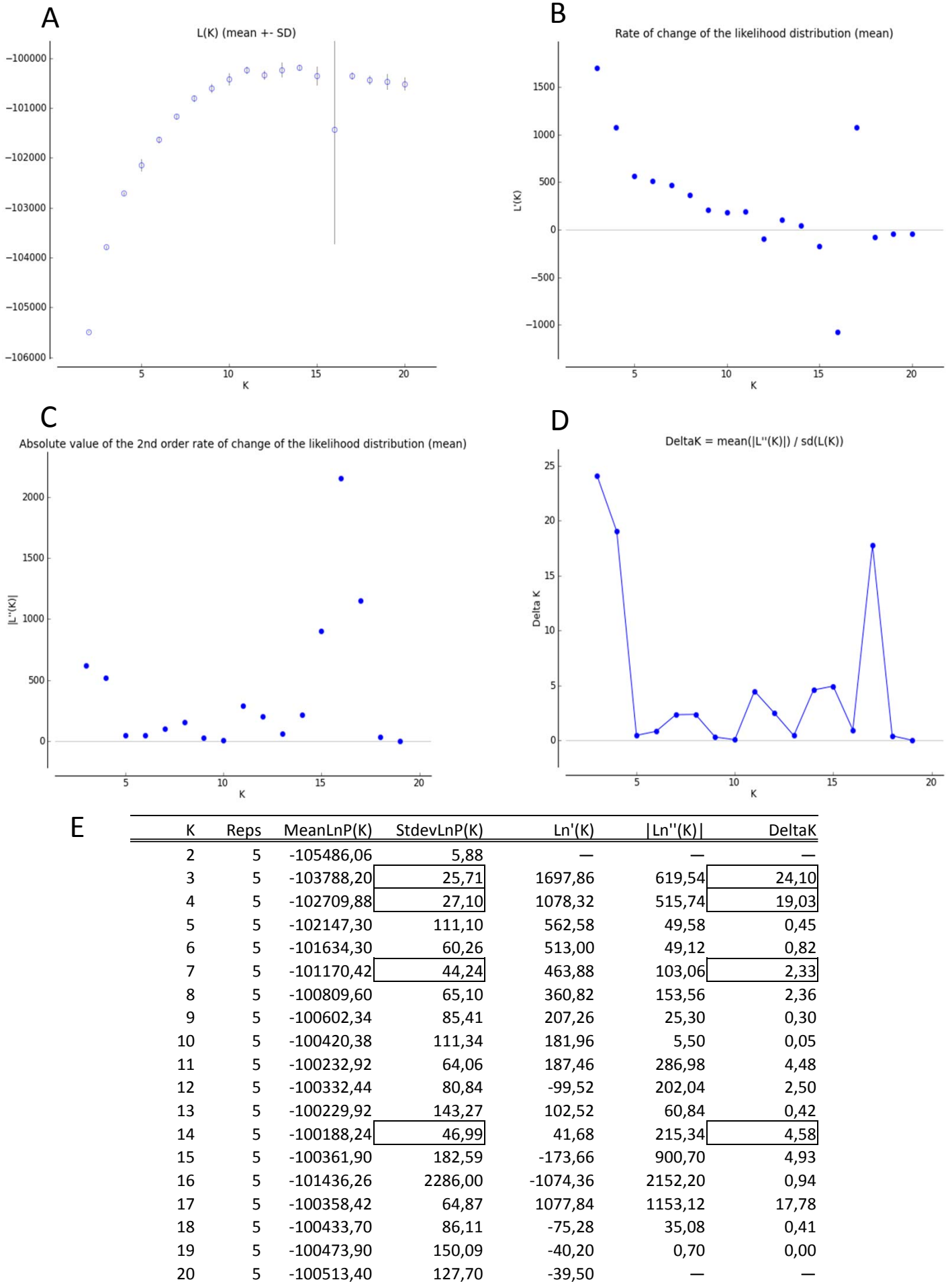


Figure 2.6. Détermination du nombre optimal de groupes de diversité suite à l'analyse avec le logiciel STRUCTURE : résultats graphiques des quatre étapes (A, B, C et D) de la méthode du Δ -Kv d'Evanno et al. (2005) réalisée à l'aide du logiciel STRUCTURE HARVESTER (Earl and vonHoldt 2012). Le tableau E donne la valeur des paramètres calculés.

L'étude a ainsi été reconduite sur un nouvel échantillon de 1493 cépages correspondant aux 2341 génotypes *sativa* distincts desquels ont été retranchés les 828 génotypes (-36%) dont la parenté directe avait été résolue en §2.3.4.3. Comme Bacilieri et al. (en préparation), nous avons ensuite utilisé plusieurs méthodes de regroupement (*clustering*) sans a priori sur ce même jeu de données afin de confronter les résultats.

2.3.3.2.2 Analyse bayésienne par le logiciel STRUCTURE

Le logiciel STRUCTURE v.2.3.3 (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003) a été utilisé en ligne via la plateforme BIOPORTAL de l'Université d'Oslo (Kumar et al. 2009). Les paramètres utilisés ont été les suivants : allumage (*burn-in*) de 500 000 ; nombre imposé de groupes entre $K=2$ et $K=20$ avec un pas de 1 ; 5 répétitions (*runs*) par niveau K ; 50 000 itérations par *run*. Le nombre optimal de groupes a été déterminé via la méthode du delta- K (Evanno et al. 2005) en utilisant le logiciel STRUCTURE HARVESTER (Earl et vonHoldt 2012). Les proportions individuelles d'appartenance à chaque groupe ont été calculées à l'aide du logiciel CLUMPP (Jakobsson et Rosenberg 2007) à partir des différents fichiers génotypiques de sortie (*infiles*) de STRUCTURE ; le seuil de 85% a été arbitrairement retenu pour l'appartenance d'un cépage à un groupe donné. Les groupes mis en évidence ont été codifiés arbitrairement, en fonction du niveau de subdivision, de la façon suivante (ex. pour $K=4$) : S4-1, S4-2, S4-3 et S4-4. Pour finir, ces assignations individuelles ont été incorporées dans la base BDT.

Les résultats de cette analyse sont exposés dans la figure 2.6 ; il en ressort les niveaux de subdivisions (K) suivants :

- $K3$: ce niveau ressort dans l'étude de Bacilieri et al. (en préparation) ;
- $K4$: cette valeur de regroupement émerge dans notre analyse ;
- $K7$ et $K14$: ces nouveaux niveaux de regroupement sont mis en évidence, ainsi de $K11$ dans une moindre mesure. On notera qu'au seuil retenu de 85% d'appartenance, les groupes S7-7 et S14-4 ne sont représentés par aucun cépage. Au seuil de 70% retenu par certains auteurs (Santana et al. 2010) le groupe S7-7 contiendrait par exemple 78 cépages.

D'une façon générale, nous avons noté une certaine instabilité des analyses avec le logiciel STRUCTURE ce qui tendrait à montrer que la structuration de la diversité de la vigne cultivée, bien qu'évidente, est limitée. En cela, la vigne cultivée suivrait la tendance générale d'autres plantes fruitières pérennes domestiquées (Miller et Gross 2011). Il est toutefois difficile à ce stade de faire la part entre l'influence de la variation d'effectif et celle de la soustraction de nombreux individus apparentés (-36 %). En revanche, selon la notice rédigée par les auteurs du logiciel STRUCTURE (Pritchard et al. 2007), les quelques données manquantes de la matrice analysée ne sont pas susceptibles d'avoir une incidence notable sur les résultats obtenus et donc d'expliquer l'instabilité constatée.

2.3.3.2.3 Analyse hiérarchique par la méthode de Ward

A l'exemple de l'étude d'Odong et al. (2011), nous avons choisi d'appliquer la méthode de regroupement hiérarchique de Ward (1963) qui minimise la somme des carrés des distances entre les groupes qui se forment à chaque étape du regroupement. Après avoir calculé la matrice des dissimilarités basée sur l'identité des allèles, l'analyse des 1493 cépages par la méthode de Ward a

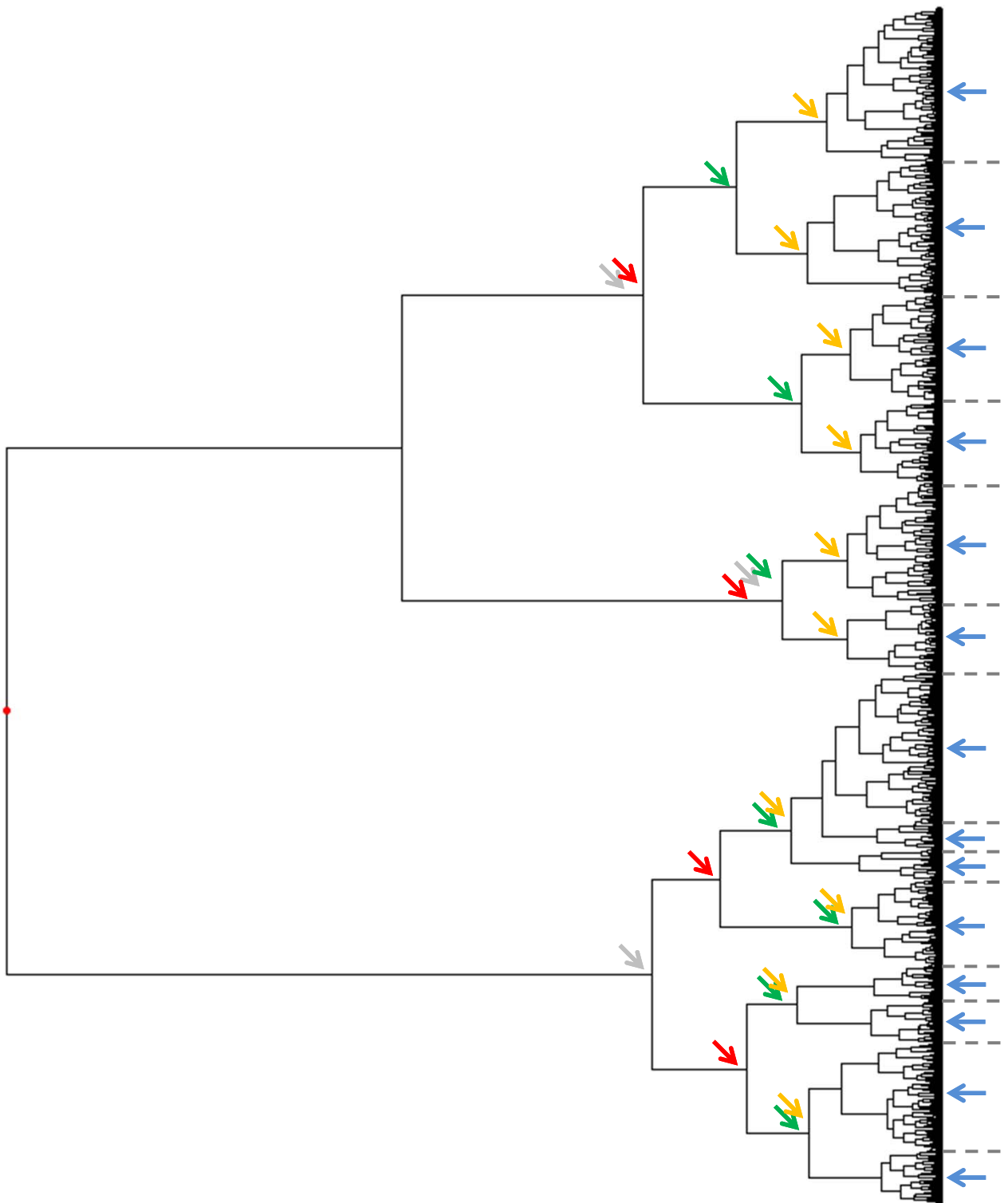


Figure 2.7. Regroupement hiérarchique réalisé selon la méthode de Ward sur les données de 20 microsatellites nucléaires pour 1493 cépages. Le niveau de subdivision en 3 groupes est indiqué en gris, 4 groupes en rouge, 7 groupes en vert, 10 groupes en orange et 14 groupes en bleu.

été effectuée à l'aide du logiciel DARWIN v.5.0.158 (Perrier et Jacquemoud-Collet 2006). Les groupes mis en évidence ont été codifiés arbitrairement par le logiciel, par exemple pour le niveau de subdivision en quatre groupes : W3763, W3764, W3766 et W3768.

Le résultat de l'analyse est présenté en figure 2.7. Le regroupement en 3, 4, 7, 10 et 14 groupes est apparu pertinent sur cet arbre correspondant à un échantillon débarrassé des 828 descendants attestés, alors que dans l'étude de Bacilieri et al. (en préparation), les niveaux 3, 6 et 12 semblaient plus évidents. L'augmentation du nombre de groupes mis en évidence tendrait à montrer qu'un trop fort niveau d'apparement dans une population peut masquer une partie de la structure de sa diversité quand celle-ci n'est pas suffisamment forte, conformément aux conclusions de Camus-Kulandaivelu et al. (2007).

2.3.3.2.4 Analyse discriminante par la méthode DAPC

Le principe de la méthode DAPC (*Discriminant Analysis of Principal Components*) repose sur l'analyse discriminante non pas des données elles-mêmes, mais des axes principaux d'une analyse en composantes principales (ACP) préalable (Jombart et al. 2010; Jombart 2012). Cette méthode de regroupement présente un intérêt pour mettre en évidence la structuration de la diversité en complément d'une analyse avec STRUCTURE (Arnaud et al. 2011). Elle est réalisée grâce au package ADEGENET v1.3.4 (Jombart 2008) dans le programme R v.2.14 (R-Development-Core-Team 2011).

Le premier graphique obtenu (figure 2.8.A) montre la variance cumulée expliquée par les valeurs-propres de l'ACP. Il a permis de retenir un nombre pertinent de composantes principales pour la suite de l'analyse, dans notre cas les 150 premiers axes. Les différentes solutions de regroupement sont ensuite comparées en utilisant des critères d'information bayésiens (*bayesian information criterion* ou BIC). Le résultat est montré en figure 2.8.B. Idéalement la solution optimale de regroupement devrait correspondre à la plus faible valeur de BIC, mais dans la pratique, le meilleur niveau de regroupement correspond à la rupture de la courbe de BIC en fonction du nombre de groupes (Jombart 2012). Dans notre cas, la rupture de courbe n'est pas nette (figure 2.8.B) ce qui tendrait à montrer que la structuration de la diversité n'est pas importante. La plus faible valeur de BIC correspond ici à 14 groupes. Ceux-ci ont été codifiés arbitrairement de D1 à D14. L'assignation des 1493 cépages à ces groupes a été intégrée à la base BDT.

2.3.3.2.5 Synthèse et définition des groupes neutres

Plusieurs auteurs ont souligné l'intérêt d'utiliser différentes méthodes de regroupement pour appréhender la structure de la diversité (Santana et al. 2010; Odong et al. 2011). Afin de faire la synthèse des résultats obtenus par les trois approches, les assignations individuelles aux groupes STRUCTURE, Ward et DAPC ont été compilées dans la base BDT pour réaliser des requêtes croisées de correspondance.

Le tableau 2.3 donne la correspondance des groupes STRUCTURE et Ward respectivement pour les niveaux de subdivision 3, 4, 7 et 14. Le tableau 2.4 donne la correspondance entre les 14 groupes de DAPC d'une part et de STRUCTURE et Ward d'autre part. Les analyses STRUCTURE et Ward présentent une bonne correspondance pour les niveaux de subdivision en 4, 7 et 14 groupes alors que le niveau 3 (et niveau Ward-10/STRUCTURE-11, non présenté) n'est pas satisfaisant. La correspondance entre les 14 groupes DAPC est meilleure avec les 14 groupes

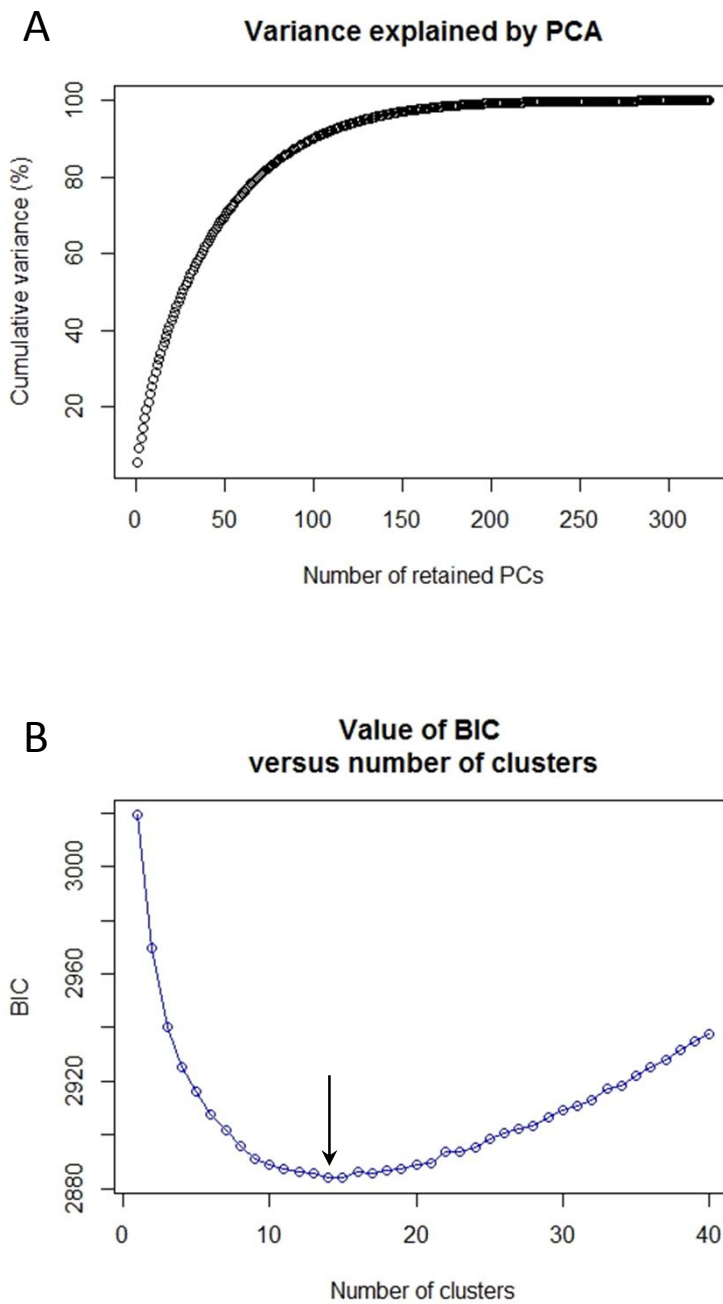


Figure 2.8. Résultats de l'analyse DAPC sur les données de 20 marqueurs microsatellites analysés pour 1493 cépages : graphique de la variance cumulée expliquée par les valeurs-propres de l'ACP (A) et valeurs des critères d'information bayésiens en fonction du nombre de groupes (B).

Tableau 2.3. Correspondance entre les groupes obtenus avec une méthode bayésienne (STRUCTURE) et un regroupement hiérarchique (Ward) pour 3 niveaux (A), 4 niveaux (B), 7 niveaux (C) et 14 niveaux (D). Les nombres indiquent les individus communs aux deux analyses. *Na* : non attribué.

		3 groupes Structure			
		S3-1	S3-2	S3-3	na
3 groupes Ward	3763	154	8	1	75
	3767	93	4	260	307
	3768	27	311	10	243

		4 groupes Structure				
		S4-1	S4-2	S4-3	S4-4	na
4 groupes Ward	3763	2	125	1	1	109
	3764		2	150	38	109
	3766	3	20	51	82	209
	3768	266	7	5	16	297

		7 groupes Structure						
		S7-1	S7-2	S7-3	S7-4	S7-5	S7-6	na
7 groupes Ward	3748	3		53			2	47
	3758	4	74	19		1	1	100
	3760				101	20	2	113
	3761	51	3					46
	3762	33	5	16	1	4	18	183
	3763		1	1	7	1	120	108
	3765	1	1	10	15	48	1	279

		14 groupes Structure													
		S14-1	S14-10	S14-11	S14-12	S14-13	S14-14	S14-2	S14-3	S14-5	S14-6	S14-7	S14-8	S14-9	na
14 groupes Ward	3726	1				21									46
	3733									1					37
	3737									37					9
	3740			28						3					23
	3745		2		1		9		17						70
	3747				2			1							3 34
	3748												36		69
	3749		1				6					46			84
	3750		20		8		1						1		58
	3752				57			2							91
	3753	48		1	1	1			1	4			1		74
	3754	2		1	3			4	2	1	2		6		161
	3756					6	52		3			2	2		125
	3759			6		1	1		34						123

Tableau 2.4. Correspondance entre les groupes obtenus avec les analyses DAPC et STRUCTURE (A) et DAPC et Ward (B). Les nombres indiquent les individus communs aux deux analyses. *Na* : non attribué.

A		14 groupes DAPC														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
14 groupes Structure	S14-1		51													
	S14-2	3			2		1							1		
	S14-3			28	1						28					
	S14-5					1						1			43	
	S14-6					3										
	S14-7								48							
	S14-8				1		1					1			43	
	S14-9		1	2												
	S14-10								23							
	S14-11						2					1		25		8
	S14-12	36			3		8	23				1		1		
	S14-13			1	2		5						21			
	S14-14	1			4					2	61					1
	na	74	55	69	97	99	94	82	115	47	67	74	22	67	42	

B		14 groupes DAPC													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
14 groupes Ward	3726		3	3	9	3	2			3	2	39		3	1
	3733	1				30	4					1			2
	3737					6						1	2		37
	3740		4		2	1					1	1	24		21
	3745	2		12	12	1	1	8	31	9	21				2
	3747	15	2	2	1	15						3	1	1	
	3748	1	1		1	2	7	1	1	4	2	14	2	68	1
	3749		2	3	1		3	16	96	12	3				1
	3750	3			7		1	68	2	2	3				2
	3752	67		3	13	4	16	27	2	1	5	2	3	7	
	3753	3	77	1	4	2	6			1	4	8		2	23
	3754	16	10	10	20	32	40	4	2	2	9	12	7	12	6
	3756	4	4	16	24		16	3	28	66	5	9	1	13	1
	3759	2	4	50	16	7	15	1	3	8	42	7	8	2	

Tableau 2.5. Définition des groupes neutres chez 1493 cépages à l'aide de trois méthodes d'étude de la structuration de la diversité, Ward, STRUCTURE et DAPC.

Codes groupes neutre	Groupes Ward	Groupes Structure	Groupes DAPC	Description des groupes variétaux	Effectifs	Frequences
N1	W3768	S4-1	-	Cuve, Europe occidentale	590	0.40
N1A	W3765	S7-5	-	Cuve Europe méditerranéenne	353	0.24
N1Aa	W3756	S14-14	9	Cuve, Europe méditerranéenne	190	0.13
N1Ab	W3759	S14-3	3 et 10*	Cuve(-table), Italie & alentours (cv. muscatés)	162	0.11
N1B	W3760	S7-4	-	Cuve, Europe atlantique & alpine	238	0.16
N1Ba	W3749	S14-7	8	Cuve, Europe atlantique & alpine	139	0.09
N1Bb	W3745	S14-3*	8 et 10*	Cuve, Europe atlantique, alpine & Italie (cv. noirs)	99	0.07
N2	3763	S4-2	-	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	237	0.16
N2A	W3763	S7-6	-	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	237	0.16
N2Aa	W3752	S14-12	1*	Cuve, Europe Est & Sud (cv. roses, femelles)	150	0.10
N2Ab	W3750	S14-10	7	Cuve, Europe centrale	87	0.06
N3	3766	S4-4*	-	Cuve-table, Méditerranée & Caucase	364	0.24
N3A	W3748	S7-3	-	Cuve(-table), Péninsule ibérique	104	0.07
N3Aa	W3748	S14-8	13	Cuve(-table), Péninsule ibérique	104	0.07
N3B	W3762	S7-7*	-	Cuve-table, Méditerranée orientale & Caucase	260	0.17
N3Ba	W3747	*	1 et 5*	Cuve, Georgie & Ukraine	40	0.03
N3Bb	W3733	*	5*	Table(-cuve), Caucase & Moyen-Orient (cv. blancs, femelles)	38	0.03
N3Bc	W3754	*	5 et 6*	Cuve-table, Bassin méditerranéen (cv. rouges, roses et qq. apyrènes)	182	0.12
N4	3764	S4-3	-	Variétés de table, Maghreb & Orient	302	0.20
N4A	W3758	S7-2	-	Table(-cuve), Maghreb & Méditerranée	198	0.13
N4Aa	W3753	S14-1	2	Table(-cuve), Maghreb & Proche-Orient (cv. blancs, roses et rouges)	131	0.09
N4Ab	W3726	S14-13	11	Table(-cuve), Maghreb, Espagne & Italie	68	0.05
N4B	W3761	S7-1	-	Table, Orient	103	0.07
N4Ba	W3740	S14-11	12	Table, Moyen-Orient (cv. blancs, muscatés, apyrènes)	57	0.04
N4Bb	W3737	S14-5	14	Table, Moyen & Extrême-Orient (cv. blancs, femelles)	46	0.03

* correspondance imparfaite

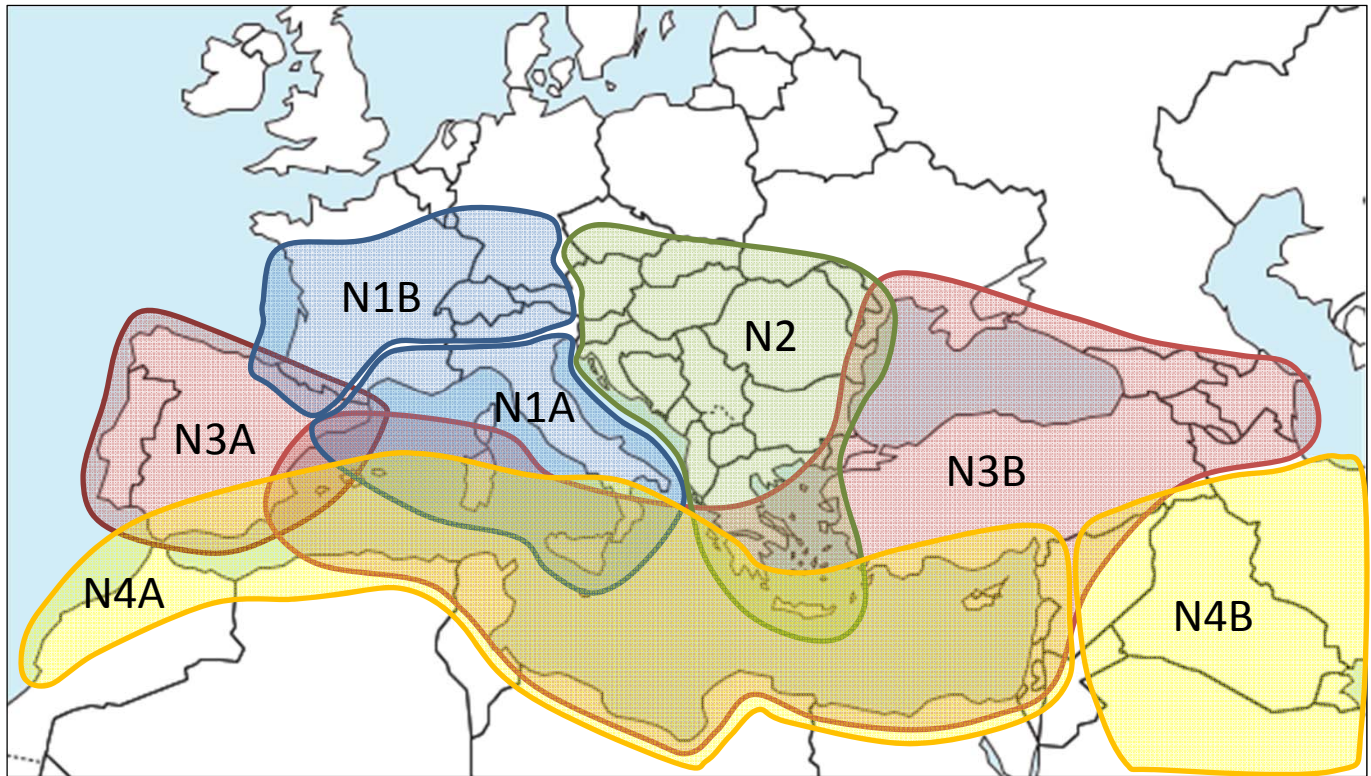


Figure 2.9. Représentation des 4 et 7 groupes de diversité neutre définis pour 1493 variétés de vigne cultivée (*V. vinifera* subsp. *sativa*) sur la base de 20 marqueurs microsatellites nucléaires, suite à trois analyses de regroupement (STRUCTURE, Ward et DAPC).

STRUCTURE qu'avec les 14 groupes Ward. L'ensemble de ces résultats nous a amenés à retenir les niveaux de subdivision en 4, 7 et 14 groupes de diversité. Le tableau 2.5 résume les correspondances entre les groupes issus des trois analyses et donne la codification des groupes neutres (préfixe N-) que nous adopterons dans la suite du mémoire ; il donne également les caractéristiques générales et les effectifs de chaque groupe. La répartition géographique de ces groupes de diversité pour les niveaux 4 et 7 est représentée en figure 2.9. D'une façon générale, la structuration de la diversité mise en évidence montre une bonne cohérence vis-à-vis de la géographie, de l'histoire viticole et de la spécialisation des fruits (cuve vs table).

Au niveau 4 subdivisions, la principale originalité de nos résultats par rapport aux travaux précédents (Negrul 1946; Cuisset 1998; Aradhya et al. 2003; Di Vecchi-Staraz 2007; Bacilieri et al. en préparation) réside dans l'individualisation d'un quatrième groupe de cépages (**N3**, i.e. cuve-table Méditerranée et Caucase). Il semble que ce groupe, qui compte plusieurs géniteurs importants ('Gibi', 'Dattier de Beyrouth', 'Grenache', 'Gros Colman', 'Pardina', 'Mayorquin', 'Rosa mena di vacca' ou 'Bombino bianca', cf. paragraphe suivant), ait été auparavant masqué par la présence de trop nombreux descendants dans les échantillons étudiés par ces auteurs. La répartition géographique de ce groupe N3, très large d'Est en Ouest, est centrée sur le bassin oriental de la Méditerranée et comprend le centre supposé de domestication primaire du Caucase. On notera aussi la moindre spécialisation des variétés en termes d'usage cuve/table en comparaison des trois autres groupes. Par rapport à la classification de Negrul (1946), ce groupe correspond à une partie des variétés des *proles pontica* (*subproles georgica* surtout) et *orientalis* (*subproles caspica* surtout). Mais il ne correspond à aucun des groupes ou sous-groupe défini par Aradhya et al. (2003) (cf. figure 1.12). De même, aucun des 5 groupes de diversité méditerranéens définis par Labra et al. (2002) ne correspond à ce groupe N3, ni aux autres groupes que nous avons mis en évidence.

Le groupe **N1** de cépages de cuve d'Europe occidentale confirme plusieurs résultats antérieurs (Cuisset 1998; Aradhya et al. 2003; Di Vecchi-Staraz 2007) et correspond au *proles occidentalis* de Negrul. L'existence du groupe **N2** de cépages de cuve d'Europe orientale avait déjà été avancée par Aradhya et al. (2003) et Di Vecchi-Staraz (2007). Il correspondrait approximativement à la définition du *subproles balkanica* de Negrul, et non à la totalité de son *proles pontica*. Enfin le groupe **N4** de variétés de tables orientales et maghrébines avait été individualisé par ces deux derniers auteurs. Il correspond au *subproles antasiatica* de Negrul et non à la totalité de son *proles orientalis*.

Au niveau 7 subdivisions, le groupe ouest-européen N1 se subdivise en un pôle méditerranéen (N1A) et un pôle atlantico-alpin (N1B), comme déjà mis en évidence par Cuisset (1998) et Di Vecchi-Staraz (2007). Le groupe centre-européen N2 ne se subdivise pas à ce niveau.

Le groupe N3 se scinde en deux avec l'individualisation d'un groupe ibérique (N3A) qui confirme des études antérieures (Arroyo-Garcia et al. 2006; Di Vecchi-Staraz 2007) et d'un groupe plus large et plus oriental comprenant le Caucase (N3B). On remarquera que c'est au sein de ce groupe N3 que les trois analyses STRUCTURE, Ward et DAPC présentent la moins bonne correspondance, ce qui peut être le signe d'une structuration interne plus complexe ou plus faible.

Enfin le groupe des variétés de table N4 se scinde en un groupe à dominante maghrébine (N4A) et un groupe nettement oriental (N4B), alors que dans les travaux antérieurs, aucune structure génétique interne à ce groupe des variétés de raisins de table n'avait été trouvée, malgré

les intuitions morphologiques de Levadoux (1971) ou les tendances morphométriques d'Aradhya et al. (2010).

Le niveau 14 groupes correspond à la subdivision des groupes précédents (à l'exception du groupe ibérique N3A) principalement en fonction de la géographie mais aussi selon la spécialisation des raisins (couleur, saveur, présence de pépins). On remarquera que les variétés femelles sont préférentiellement regroupées dans trois pools distincts : N2Aa (cuve Europe Est et Sud), N3Bb (table-cuve Caucase et Moyen Orient) et N4Bb (table Moyen et Extrême-Orient). A l'exception du groupe italien N1Ab dont l'originalité avait déjà été soulignée par Cuisset (1998), Di Vecchi-Staraz (2007) et Bacilieri et al. (en préparation), les groupes obtenus à ce niveau de subdivision sont assez originaux et ne sont globalement pas superposables aux études antérieures, notamment aux 16 groupes définis par Aradhya et al. (2003).

Au final, les résultats présentés ici est donnent une vision en partie nouvelle de la structuration de la diversité génétique des variétés de vigne cultivée. Les effectifs des groupes neutres définis confirment et illustrent sous un angle moléculaire le biais de représentation de la diversité du pool *sativa* dans la collection de Vassal. Cette étude fournit ainsi des éléments rationnels de décision quant aux ressources à acquérir dans le futur.

2.3.4 Critères historiques

L'existence au sein des *sativa* de groupes « historiques », tels que posés dans nos hypothèses de travail, représente un axe fort et original de notre étude. Leur définition s'est avérée délicate car aucune autre étude similaire n'a pu être prise comme référence pour la vigne et parce que cette dimension temporelle de la diversité fait appel à trois notions intriquées :

- une datation absolue correspondant à la date d'obtention du cépage (semis du pépin originel) ;
- une datation « phénotypique » qui traduirait l'état relatif d'amélioration agrotechnologique atteint par le cépage par rapport à des variétés précédentes, moins performantes ou moins spécialisées ;
- et enfin une datation « généalogique » relative faisant état de la position des cépages au sein d'un pédigrée ou, plus largement, du nombre de cycles sexués ayant précédé l'obtention d'une variété par rapport à des formes ancestrales.

Ces informations sont d'autant plus lacunaires qu'on remonte dans le temps et notre but a été d'apporter le plus d'éléments objectifs possibles permettant de renseigner cette dimension historique.

2.3.4.1 Dates d'obtention des cépages

La datation absolue fait naturellement appel à des documents historiques tangibles qui se raréfient rapidement à mesure qu'on remonte le temps, jusqu'à disparaître totalement au-delà du XIX^e siècle. Pour les périodes précédentes, seules sont disponibles des mentions lacunaires sur la présence des cépages, ce qui certes donne une indication précieuse sur leur antériorité mais ne présume en rien de leur âge réel étant donné les possibilités de multiplication végétative au cours des siècles. Dans la pratique, les dates de création des variétés et les données d'hybrideurs nous

ont surtout aidé à échantillonner la catégorie de cépages définis comme « contemporains » (C-CONT). Pour ce faire, nous avons compilé ces informations dans la base BDT pour les variétés dont les hybrideurs étaient connus. Pour les variétés traditionnelles (i.e. catégories C-PRIM, C-ANCI et C-MODE), nous avons seulement noté pour mémoire l'époque de première mention historique quand elle était établie sans ambiguïté.

2.3.4.2 Degré d'amélioration des cépages

Le niveau relatif d'amélioration des cépages a été estimé par rapport aux caractères phénotypiques impliqués dans le syndrome de domestication, soit principalement : ramification générale ; morphologie foliaire ; sexe ; taille, forme et spécialisation des baies et des grappes.

Cette approche a surtout apporté des arguments pour réaliser l'échantillonnage des cépages définis comme étant peu évolués (C-PRIM) c'est-à-dire se rapprochant du morphotype sauvage. Pour cela nous avons combiné des observations personnelles en collection et des requêtes spécifiques dans la base de données de Vassal. Une liste de 82 cépages morphologiquement primitifs a ainsi pu être dressée (non présentée), puis confrontée aux données moléculaires et généalogiques.

La démarche n'a pas été appliquée aux cépages définis comme anciens et modernes (C-ANCI et C-MODE) car leur position historique intermédiaire supposée rendait indiscernable leur phénotype moyen attendu. En revanche, l'échantillonnage du groupe des cépages dits contemporains (C-CONT) a pu bénéficier de cette approche via le recueil de caractères très améliorés (ex. taille de la baie, fertilité) chez des variétés élites récentes.

2.3.4.3 Généalogie des cépages

L'âge relatif d'un cépage au sein d'une généalogie (i.e. une succession de cycles sexués, sans considérer les interphases de multiplication végétative) nous a amené à conduire une vaste étude sur les parentés. Dans cette phase d'échantillonnage, l'établissement de la parenté directe des variétés avait pour principal objectif, outre la validation du pédigrée des variétés récentes (C-CONT), de découvrir l'ascendance de cépages traditionnels et de constituer ainsi le groupe des cépages considérés comme modernes (C-MODE). Pour ce faire, nous avons poursuivi les travaux initiés dans notre laboratoire par Manuel Di Vecchi-Staraz (Di Vecchi-Staraz 2007; Di Vecchi-Staraz et al. 2007a; Di Vecchi-Staraz et al. 2007b; Di Vecchi-Staraz et al. 2009a; Di Vecchi-Staraz et al. 2009b; Di Vecchi-Staraz et al. 2009c) sur un plus grand nombre de cépages dont l'identité a été préalablement validée. Ce travail a donné lieu à une présentation orale des résultats préliminaires à la *10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding* de Geneva, New York, Etats-Unis (Lacombe et al. 2010) et à la publication de l'article suivant disponible en **annexe C** :

Lacombe T, Boursiquot J-M, Laucou V, Di Vecchi-Staraz M, Péros J-P, This P (2012) Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. doi: 10.1007/s00122-012-1988-2

Jusqu'à maintenant, les études généalogiques les plus importantes publiées chez la vigne avaient porté sur 74 et 83 parentés, dont respectivement 28 et 39 confirmations (Cipriani et al.

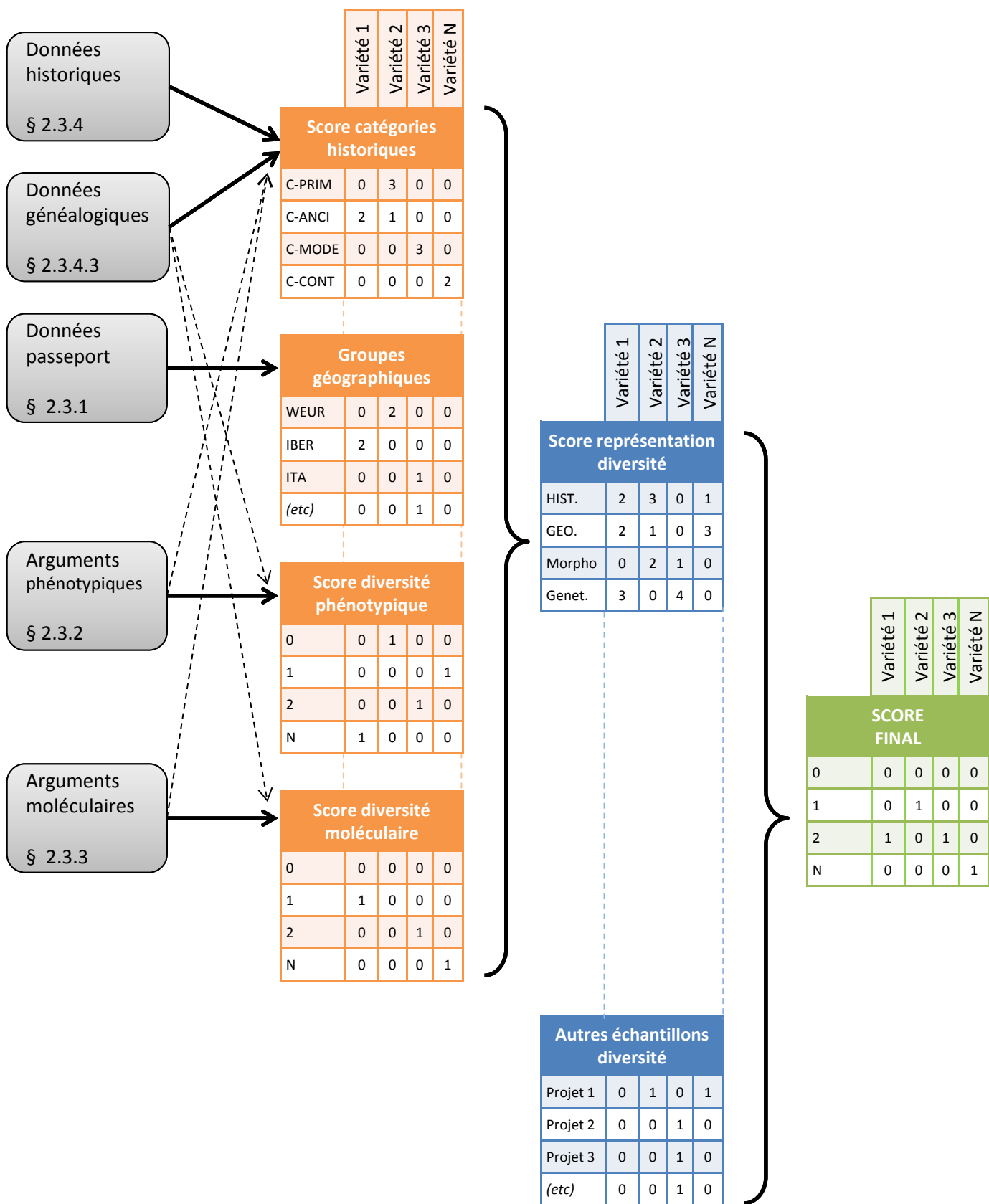


Figure 2.10. Schéma du traitement de l'information lors de la constitution de l'échantillon de variétés cultivées (*V. vinifera* subsp. *sativa*). Les requêtes croisées ont été réalisées au sein de la base de données relationnelle « BDT » construite à cet effet. Les numéros de paragraphes font référence au plan du mémoire de thèse.

2010; Myles et al. 2011) et de nombreuses autres publications ne portaient que sur moins de 5 parentés (Crespan 2003; Vouillamoz et al. 2003; Maletic et al. 2004; Schneider et al. 2008) voire uniquement sur quelques demi-parentés (Vouillamoz et Grando 2006). Avec 255 parentés validées, 258 parentés corrigées, 315 parentés originales découvertes et 1087 demi-parentés mises en évidences, notre étude devient la plus importante du genre.

La validation des cépages contemporains (C-CONT) s'est révélée fort instructive puisque 33 % des parentés données par les hybrideurs se sont montrées partiellement ou totalement fausses. De la même façon nous avons pu expliquer l'ascendance génétique directe de 447 cépages traditionnels (i.e. sans hybrideur connu) ce qui a permis leur assignation à la catégorie C-MODE. Dans une moindre mesure, les demi-parentés et le nombre important de descendants ont fourni des arguments pour l'assignation de cépages traditionnels à la catégorie C-ANCI qui reste la plus délicate à définir. Enfin, malgré les incertitudes, la plupart des 276 cépages ne présentant aucune relation génétique directe au sein de l'échantillon étudié ont été considérés comme des ressources génétiques originales et dignes d'intérêt dont l'histoire était vraisemblablement ancienne (C-PRIM ou C-ANCI).

La connaissance de la parenté des cépages constitue une information précieuse sur laquelle nous sommes fréquemment interrogés par les scientifiques, les sélectionneurs, les journalistes ou les professionnels de la filière viti-vinicole. Dans le futur, la poursuite de l'exploitation des résultats d'apparement entre les variétés pourrait porter sur plusieurs points :

- révision de l'origine géographique et historique des cépages habituellement admise (ex. 'Mandrègue' et 'Servant' n'ont pas une ascendance française comme attendu) ;
- poursuite des essais de délimitation entre clone, mutant et cultivar en termes de distance génétique. Les analyses préliminaires (non présentées) que nous avons faites à la suite de Laucou et al. (2011) montreraient en effet que, pour les 20 nSSR génotypés, seul un continuum existerait entre clones, mutants, autofécondations, plein-frères et descendants d'une même variété. Celui-ci dépendrait d'une part de l'hétérozygotie propre de la variété et d'autre part de la distance génétique des parents ;
- étude de l'aptitude des descendants d'anciens géniteurs « oubliés » de nos jours (ex. 'Cahours', 'Gibi', 'Heptakilo', 'Pougayen') en vue de documenter l'intérêt d'utiliser ces derniers dans de nouveaux schémas d'hybridation.

2.3.5 Bilan du sous-échantillon de cépages

Comme pour le sous-échantillon *sylvestris*, l'ensemble des informations géographiques, phénotypiques, moléculaires et historiques a été reporté dans plusieurs tableaux de la base BDT afin de réaliser les requêtes complexes nécessaires (figure 2.10). Ces diverses informations n'étant pas de même nature, certaines notations étaient disponibles pour la quasi-totalité des variétés (ex. origine géographique, groupes neutres), alors que d'autres renseignements n'étaient notés que pour un nombre restreint de cépages (ex. appartenance aux *core collections* M et G).

Conformément aux hypothèses de travail, la démarche générale a consisté d'abord à représenter au mieux les groupes historiques tels que définis (i.e. C-PRIM, C-ANCI, C-MODE et C-CONT). A l'intérieur de ces quatre groupes, nous avons ensuite pris soin de représenter la diversité géographique, phénotypique et neutre, notamment pour ce qui concernait les classes rares. Pour ce faire, nous avons traité les données compilées comme des scores, en fonction de l'intérêt particulier ou de la rareté que tel cépage représentait pour un type d'information donné.

Tableau 2.6. Liste des 11 espèces de *Vitis* hors-groupe retenues dans l'échantillon de travail.

Origine	Espèce	Code accession
Amérique	<i>Muscadinia rotundifolia</i>	8085Mtp1
	<i>Vitis aestivalis</i>	8001Mtp2
	<i>Vitis californica</i>	8019Mtp1
	<i>Vitis cinerea</i>	8027mtp5
	<i>Vitis riparia</i>	9006mtp1
Asie	<i>Vitis amurensis</i>	8003mtp1
	<i>Vitis balenseana</i>	8010mtp1
	<i>Vitis coignetiae</i>	8028Mtp1
	<i>Vitis davidii</i>	8031Mtp2
	<i>Vitis flexuosa</i>	8337Mtp34
	<i>Vitis pentagona</i>	8056Mtp1

Tableau 2.7. Composition du sous-échantillon de lambrusques (*V. vinifera* subsp. *sylvestris*) comparé à la collection de l'INRA de Vassal. L'origine géographique se réfère aux regroupements de pays présentés dans le tableau 2.2.

Code	Groupes et catégories	Nombre de cultivars et fréquence			
		Coll. Vassal 380 accessions		Echantillon 105 accessions	
Statut taxonomique					
L-SILV	Lambrusque autochtone (vraie)	151	40%	79	75%
L-INT	Lambrusque intermédiaires(métisse)	38	10%	26	25%
nd	non déterminé	191	50%	0	
Origine géographique					
MAGH	Maghreb	35	9%	24	23%
IBER	Péninsule ibérique	39	10%	7	7%
WCEUR	Europe de l'Ouest & Europe centrale	270	71%	63	60%
ITAP	Péninsule italienne	27	7%	3	3%
BALK	Balkans	5	1%	5	5%
RUUK	Russie & Ukraine	1	0.3%	0	
EMCA	Méditerranée orientale & Caucase	3	1%	3	3%
MFEAS	Moyen & Extrême-Orient	0	-	-	-
Sexe					
F	Femelle	37	10%	17	16%
M	Mâle	44	12%	36	34%
H	Hermaphrodite	7	2%	6	6%
nd	non déterminé	292	77%	46	44%

Nous avons ensuite fait la somme des scores pour chaque variété et retenu les plus fortes valeurs. Dans le cas où trop de variétés présentaient le même score total, le choix final s'est opéré soit en tenant compte de la représentation de classes rares, soit sur l'appartenance du génotype à d'autres échantillons de travail au sein de l'équipe de recherche afin de bénéficier des résultats acquis ou à venir.

Comme attendu, il a été plus facile de représenter les classes de cépages de cuve (C et CT), récents (C-MOD et C-CONT), occidentaux (WCEUR, IBER, ITAP) ou appartenant au groupe neutre N1). A l'inverse, les cépages définis comme primitifs ont été les plus difficiles à trouver, ce qui semble logique étant donné l'érosion génétique théoriquement cumulée sur plusieurs siècles due notamment à leur remplacement progressif par des cultivars améliorés. Enfin, il nous a paru intéressant de garder quelques cépages à statut historique non déterminé mais représentant bien certaines catégories de diversité.

Les 479 cépages finalement retenus dans l'échantillon de travail sont listés en **annexe D**.

2.4 Choix des espèces de *Vitis* hors-groupes

Les études de diversité et notamment celles qui traitent d'aspects évolutifs au niveau moléculaire incluent systématiquement des génotypes « hors-groupes » (*outgroup*). L'intérêt des *outgroup* en tant que référence extérieure est d'apporter une information génétique alternative à celle du groupe étudié, ni trop proche ni trop éloignée, afin de permettre des comparaisons avec des événements évolutifs plus anciens. Par exemple, le choix d'un bon *outgroup* améliore l'enracinement des arbres phylogénétiques (Barriel et Tassy 1998).

Dans le cas de notre étude intra-spécifique de *Vitis vinifera* centrée sur le compartiment cultivé, nous avons considéré que le pool *sylvestris*, en tant que sous-espèce ayant eu des relations historiques complexes avec les cépages, n'était pas suffisamment éloigné pour servir d'*outgroup*. Nous avons donc préféré choisir 11 espèces représentatives de la diversité du genre *Vitis*, en nous basant sur l'étude de Péros et al. (2011). Les espèces retenues sont reportées dans le tableau 2.6.

Enfin, dans la perspective des séquençages envisagés (§4), nous avons également inclus dans l'échantillon de travail l'accession PN40024 (pool *vinifera*) qui représente le génome de référence de la vigne suite à son séquençage par Jaillon et al. (2007), même s'il ne s'agit pas d'un *outgroup* au sens évoqué ci-dessus.

2.5 Description et valorisation de l'échantillon constitué

L'échantillon de travail finalement constitué contient 595 génotypes, soit 479 cépages, 105 lambrusques et 11 espèces de *Vitis*. La différence par rapport à l'objectif initial (510 génotypes) s'explique surtout par les lambrusques additionnelles incorporées en cours de doctorat pour compléter la diversité géographique. Les effectifs sont indiqués dans le tableau 2.7 pour les *sylvestris* et le tableau 2.8 pour les *sativa*, selon les critères utilisés dans ce chapitre, en comparaison avec ceux de la collection de Vassal. Pour les *sativa*, les effectifs croisés entre les groupes historiques et les groupes neutres figurent dans le tableau 2.9.

Table 2.8. Composition du sous-échantillon de cépages (*V. vinifera* subsp. *sativa*) comparé à la collection de l'INRA de Vassal. L'origine géographique se réfère aux regroupements de pays présentés dans le tableau 2.2.

Code	Groupes et catégories	Nombre de cultivars et fréquence			
		Coll. Vassal 2344 cv.		Echantillon 479 cv.	
Statut historique					
C-CONT	Cépages contemporains	381	16%	69	14%
C-MODE	Cépages modernes	447	19%	78	16%
C-ANCI	Cépages anciens	?	?	199	42%
C-PRIM	Cépages primitifs	?	?	59	12%
C-ND	<i>non déterminé</i>	1516	65%	74	15%
Origine géographique					
MAGH	Maghreb	117	5%	25	5%
IBER	Péninsule ibérique	270	12%	50	10%
WCEUR	Europe de l'Ouest & Europe centrale	724	31%	141	29%
ITAP	Péninsule italienne	333	14%	62	13%
BALK	Balkans	395	17%	77	16%
RUUK	Russie & Ukraine	102	4%	18	4%
EMCA	Méditerranée orientale & Caucase	162	7%	52	11%
MFEAS	Moyen & Extrême-Orient	86	4%	19	4%
NEWO	Nouveau Monde viticole	116	5%	28	6%
nd	<i>non déterminé</i>	39	2%	7	1%
Utilisation des fruits					
C	Raisin de cuve	1375	59%	296	62%
T	Raisin de table	711	30%	131	27%
CT	Raisin à double fin	188	8%	50	10%
nd	<i>non déterminé</i>	70	3%	2	0.4%
Couleur des baies					
Nt	Noir teinturier	25	1%	7	1%
N	Noir	875	37%	193	40%
NR	Rouge-violacé	40	2%	12	3%
Rg	Rouge	68	3%	21	4%
G	Gris	5	0.2%	1	0.2%
Rs	Rose	118	5%	22	5%
B	Blanc	1126	48%	219	46%
nd	<i>non déterminé</i>	87	4%	4	1%
Saveur des baies					
Sim	Simple	2016	86%	442	92%
Mus	Muscaté ou aromatique	124	5%	26	5%
nd	<i>non déterminé</i>	204	9%	11	2%
Pépins					
pep	Présence	2197	94%	459	96%
apyr	Absence (apyrène)	67	3%	19	4%
nd	<i>non déterminé</i>	80	3%	1	0.2%
Sexe					
H	Hermaphrodite	1915	82%	409	85%
F	Femelle	187	8%	56	12%
nd	<i>non déterminé</i>	242	10%	14	3%

... / ...

(suite)

Groupes basés sur les marqueurs neutres					
N1	Cuve, Europe occidentale	590	40%	200	42%
N1A	Cuve Europe méditerranéenne	353	24%	94	20%
N1Aa	Cuve, Europe méditerranéenne	190	13%	50	10%
N1Ab	Cuve(-table), Italie & alentours	162	11%	40	8%
N1B	Cuve, Europe atlantique & alpine	238	16%	110	23%
N1Ba	Cuve, Europe atlantique & alpine	139	9%	63	13%
N1Bb	Cuve, Europe atlantique, alpine & Italie	99	7%	47	10%
N2	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	237	16%	69	14%
N2A	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	237	16%	69	14%
N2Aa	Cuve, Europe Est & Sud	150	10%	51	11%
N2Ab	Cuve, Europe centrale	87	6%	18	4%
N3	Cuve-table, Méditerranée & Caucase	364	24%	97	20%
N3A	Cuve(-table), Péninsule ibérique	104	7%	22	5%
N3Aa	Cuve(-table), Péninsule ibérique	104	7%	22	5%
N3B	Cuve-table, Méditerranée orientale & Caucase	260	17%	75	16%
N3Ba	Cuve, Géorgie & Ukraine	40	3%	13	3%
N3Bb	Table(-cuve), Caucase & Moyen-Orient	38	3%	10	2%
N3Bc	Cuve-table, Bassin méditerranéen	182	12%	52	11%
N4	Variétés de table, Magrheb & Orient	302	20%	113	24%
N4A	Table(-cuve), Magrheb & Méditerranée	198	13%	50	10%
N4Aa	Table(-cuve), Magrheb & Proche-Orient	131	9%	34	7%
N4Ab	Table(-cuve), Magrheb, Espagne & Italie	68	5%	20	4%
N4B	Table, Orient	103	7%	59	12%
N4Ba	Table, Moyen-Orient	57	4%	46	10%
N4Bb	Table, Moyen & Extrême-Orient	46	3%	13	3%
-	(non étudié = obtentions récentes)	(851)	-	-	-

Tableau 2.9. Nombre de cépages retenus dans l'échantillon de travail en fonction des groupes historiques et neutres définis.

	Groupes historiques					Total	
	C-PRIM	C-ANCI	C-MODE	C-CONT	C-ND		
Groupes neutres	N1Aa	10	29	4	3	4	50
	N1Ab	4	24	4	1	7	40
	N1Ba	14	17	13	13	6	63
	N1Bb	15	12	4	10	6	47
	N2Aa	2	20	15	2	12	51
	N2Ab	4	10	-	-	4	18
	N3Aa	-	10	8	1	3	22
	N3Ba	6	5	-	-	2	13
	N3Bb	-	7	-	-	3	10
	N3Bc	1	25	10	7	9	52
	N4Aa	1	16	3	1	13	34
	N4Ab	1	13	3	1	2	20
	N4Ba	-	4	11	30	1	46
	N4Bb	1	7	3	-	2	13
	Total	59	199	78	69	74	479

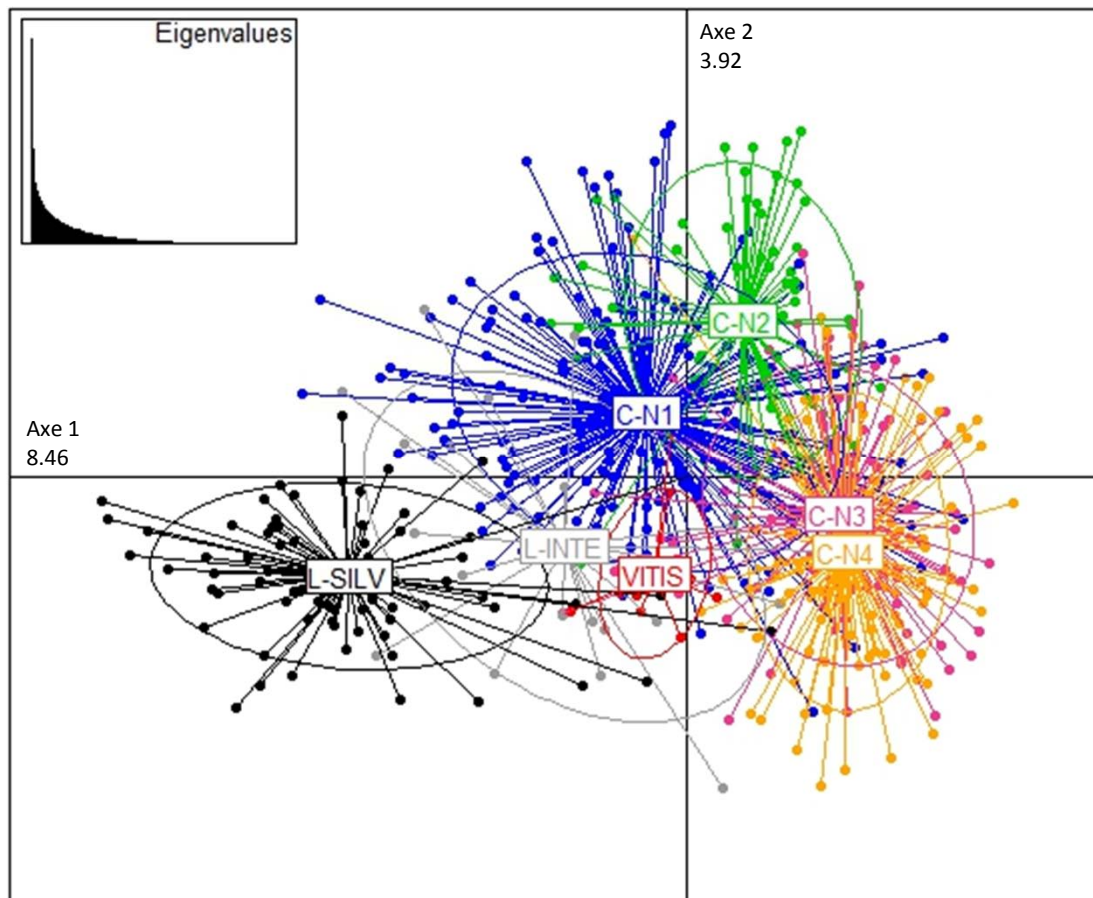


Figure 2.11. Analyse en composantes principales (ACP) des 595 génotypes de l'échantillon de travail réalisée sur 20 marqueurs microsatellites nucléaires. Les espèces de *Vitis* sont représentées en rouge, les lambrusques autochtones (L-SILV) en noir, les lambrusques de statut intermédiaire (L-INT) en gris, les cépages des groupes de diversité neutre N1, N2, N3 et N4 sont représentés en bleu, vert, rose et orange. La valeur-propre des axes est indiquée dans le cartouche supérieur.

On constate d'abord que les effectifs de *sylvestris* en fonction de l'origine géographique restent déséquilibrés malgré nos efforts d'acquisition de nouvelles accessions. Cela est principalement dû au fait que de nombreuses lambrusques reçues à Vassal en provenance d'autres collections européennes se sont révélées être mal identifiées à l'issue des vérifications morphologiques et moléculaires.

Au sein des 450 *sativa* prévus, seuls les sous-effectifs des groupes historiques avaient été fixés a priori, avec une surreprésentation volontaire des catégories les plus anciennes (C-PRIM et C-ANCI) justifiée par le fait que l'origine de ces cépages n'était pas résolue par la découverte de leur ascendance directe. Autrement dit, c'est l'origine de ces cépages qui pose le plus question. Ce choix assumé a logiquement induit une légère distorsion dans la représentation finale de certaines catégories par rapport à la composition de la collection initiale. Par exemple, les cépages de cuve et/ou à baies noires et/ou à sexe femelles et/ou originaires du Caucase, sont logiquement surreprésentés puisque correspondant aux morphotypes « anciens » et « primitifs » dont nous souhaitons particulièrement approfondir la connaissance.

La diversité des 595 génotypes constituant l'échantillon de thèse est représentée en figure 2.11 au travers d'une analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur 20 marqueurs microsatellites nucléaires, à l'aide du package ADEGENET v1.3.4 (Jombart 2008) dans le programme R v.2.14 (R-Development-Core-Team 2011). Les deux premiers axes n'expliquent que 12,4 % de la variabilité. Les espèces de *Vitis* se positionnent de façon relativement centrale alors que l'espèce *V. vinifera* montre une plus grande diversité pour ces 20 nSSR. Les lambrusques autochtones sont bien séparées du pool cultivé et les lambrusques intermédiaires se situent logiquement entre les *sylvestris* s. s. et les *sativa*. Chez les cépages, on retrouve que le groupe neutre N1 est bien individualisé et proche des lambrusques (qui proviennent majoritairement de la même zone géographique) ainsi que le groupe N2 ; les groupes N3 et N4 sont moins bien distingués dans cette représentation. La différenciation des groupes de diversité sera précisée dans le chapitre suivant.

Pour clore ce chapitre, nous mentionnerons que le présent travail d'échantillonnage a été valorisé dans l'équipe de recherche au-delà du seul doctorat. Il a en effet servi de base de réflexion et a été utilisé pour constituer d'autres échantillons inclus dans les projets suivants :

- « DL-*Vitis* » : projet coordonné par notre équipe (Agnès Doligez) qui associe la France, l'Allemagne et les Etats-Unis (ANR 2009-2011). Son objectif est d'explorer le déséquilibre de liaison chez quatre espèces de *Vitis* (Nicolas et al. 2010). Dans ce cadre, nous avons participé à la constitution d'une population (Pop-Assos, 279 individus) génétiquement peu structurée destinée aux études d'association (Nicolas et al. en préparation), en exploitant notamment les résultats généalogiques obtenus durant la thèse. Cette population a été implantée au Domaine SupAgro du Chapitre (Villeneuve-lès-Maguelone) et plus récemment à l'INRA de Colmar. Plusieurs études ont d'ores et déjà été publiées grâce à cet échantillon (Fernandez et al. 2010a; Houel et al. 2010; Houel et al. accepté). Devant l'impossibilité de disposer de pédigrées longs chez *V. vinifera*, les données d'apparentement ont également été exploitées pour constituer une seconde population (Pop-Trio, 94 individus) et améliorer la reconstruction des haplotypes en comparant les SNP parentaux à ceux de leurs descendants (Nicolas et al. en préparation).

- « Vitinext » : projet déposé en 2011 en réponse à l'appel d'offre ANR-Biotechnologies-Bioressources, coordonné par notre équipe et impliquant différentes UMR d'Angers, Bordeaux, Colmar, Evry, Montpellier, Versailles ainsi que l'IFV et des partenaires professionnels. Il visait à développer des programmes de sélection génomique au travers de l'étude multi-site d'un échantillon de 500 génotypes en grande partie inspiré par les résultats de notre travail.
- « GrapeReSeq » : programme tripartite France-Allemagne-Espagne, coordonné par l'INRA de Versailles (<http://urgi.versailles.inra.fr/Projects/GrapeReSeq>) (KBBE 2009-2012). Avec un objectif d'amélioration de la vigne vis-à-vis de la résistance à certaines pathogènes, le projet prévoyait en particulier de reséquencer une cinquantaine de génotypes afin de définir une puce ILLUMINA de 20k SNP avec laquelle seront génotypés 2400 génotypes. Parmi les 800 génotypes provenant de l'INRA de Montpellier-Vassal, les 500 *V. vinifera* sélectionnés correspondent à l'échantillon défini durant le doctorat.

Chapitre 3

Différenciation
des groupes de diversité
à l'aide de marqueurs
moléculaires neutres

3 Différenciation des groupes de diversité à l'aide de marqueurs moléculaires neutres

Lors de la constitution de l'échantillon de travail, deux regroupements des variétés ont été opérés. Le premier s'est traduit par la définition de 4, 7 ou 14 groupes de diversité suite à l'étude de la structuration de la diversité neutre (nSSR). Le second, en parallèle, s'est traduit par l'établissement de quatre groupes historiques basés sur des critères phénotypiques et généalogiques. L'objectif de ce chapitre est d'analyser, au sein de l'échantillon, les relations existant entre ces deux niveaux de regroupement.

3.1 Etude des microsatellites chloroplastiques

3.1.1 Introduction

Du fait de leurs caractéristiques générales (cf. §1.2.2), l'intérêt des marqueurs microsatellites chloroplastiques (cpSSR) a été souligné chez plusieurs espèces, dont la vigne, pour étudier des événements évolutifs relativement anciens à l'échelle de l'espèce (Arroyo-Garcia et al. 2006; Besnard et al. 2011). A partir de 2002 (Arroyo et al.), ces marqueurs ont été appliqués à *V. vinifera* et nous avons mentionné plus haut les principaux résultats obtenus sur les compartiments sauvage et cultivé (cf. §1.1.2.3, §1.1.3.4 et tableau 1.1 pour revue).

Dans les études antérieures, de 3 à 54 marqueurs ont été analysés et 9 se sont montrés polymorphes (Arroyo-Garcia et al. 2006), parmi lesquels 4 sont suffisants pour définir les 16 haplotypes de la vigne : ccmp3, ccmp5, ccmp10 (Weising et Gardner 1999) et ccSSR-9 (Chung et Staub 2003). Onze de ces haplotypes concerneraient *V. vinifera* (cf. tableau 1.2).

Les principaux chlorotypes A, B, C et D peuvent être identifiés seulement avec deux cpSSR (ccmp3+ccmp10 ou ccmp5+ccmp10) puisque l'information apportée par ccmp3 et ccmp5 est redondante.

A côté de ces quatre chlorotypes majeurs qui se retrouvent dans toutes les études de *V. vinifera* sauvages ou cultivées, des haplotypes mineurs ont été mis en évidence par certains auteurs (cf. tableau 1.1). Plusieurs raisons nous amènent toutefois à douter de l'existence de ces haplotypes chez l'espèce *V. vinifera* :

- la plupart ne sont retrouvés que par un ou deux auteurs et sont absents d'autres études ayant porté sur de grands échantillons de ce taxon ;
- leur fréquences sont presque toujours faibles à très faibles ;
- la plupart semblent spécifiques d'espèces de *Vitis* américaines ou asiatiques (Péros et al. 2011) (cf. tableau 1.2).

Il nous semble donc probable que l'analyse d'hybrides interspécifiques et/ou des erreurs de génotypage aient créé artificiellement des haplotypes attribués à l'espèce *V. vinifera* dans certaines publications.

Tableau 3.1. Fréquences et diversité allélique (He) des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10 pour l'échantillon étudié (N = 550 génotypes).

Locus	Allèles	Cépages (N=447)		Lambrusques (N=92)		<i>Vitis</i> sp. (N=11)	
		Fréq.	He	Fréq.	He	Fréq.	He
ccmp3	105	0,000	0,472	0,000	0,083	0,182	0,628
	106	0,617		0,957		0,455	
	107	0,383		0,043		0,364	
ccmp10	113	0,000	0,646	0,000	0,235	0,182	0,678
	114	0,318		0,870		0,455	
	115	0,441		0,076		0,273	
	116	0,242		0,054		0,000	
	125	0,000		0,000		0,091	

Tableau 3.2. Exemples de cépages pour lesquels les haplotypes chloroplastiques publiés ont été infirmés par les analyses réalisées à l'INRA de Montpellier.

Variété	Haplotype publié	Référence bibliographique	Haplotype INRA Montpellier
Almeria (syn. Ohanes)	E	Arroyo et al. 2006	C
Espadeiro	E	Arroyo et al. 2006	A
Graciano (syn. Morrastel)	E	Arroyo et al. 2006	A
Loureiro blanco	E	Arroyo et al. 2006	A
Molinera	E	Arroyo et al. 2006	A
Monastrell (syn. Mourvèdre)	E	Arroyo et al. 2006	A
Prieto picudo	E	Arroyo et al. 2006	A
Teta de vaca	G	Arroyo et al. 2006	A
Valenci blanco	E	Arroyo et al. 2006	A
Acheria (syn. Cabernet franc)	E	De Mattia et al. 2008	D
Altesse	E	De Mattia et al. 2008	D
Baladi Verdejo (syn. Jaen blanco)	E	De Mattia et al. 2008	A
Boal de Madère (syn. Arinto du Dão)	E	De Mattia et al. 2008	A
Cannonau (syn. Grenache)	E	De Mattia et al. 2008	A
Pinot	E	De Mattia et al. 2008	A
Syrah	E	De Mattia et al. 2008	A
Coarna alba	III	Imazio et al. 2006	C
Harslevelu	III	Imazio et al. 2007	C
Dimiat	III	Imazio et al. 2008	C
Clairette	III	Imazio et al. 2009	C
Ohanes	III	Imazio et al. 2010	C
Oporto szuerte (syn. Portugais gris)	III	Imazio et al. 2011	C
Croatina	E	Rossoni et al. 2003	D
Moscato rosa antico (syn. Muscat à petits grains roses ?)	E	Rossoni et al. 2003	D
Pattaresca	VII	Salmaso et al.2008	A

Malgré ces réserves, l'apport de ces marqueurs à la connaissance de l'origine de *Vitis vinifera* et de sa domestication reste important. Nous avons ainsi souhaité procéder à l'analyse des marqueurs chloroplastiques usuels d'une part pour savoir si les conclusions des études antérieures étaient ou non extrapolables à notre échantillon, et d'autre part pour disposer de polymorphismes d'un type différent (taux de mutation, hérédité maternelle) et complémentaire des nSSR et des polymorphismes de séquence. En effet, dans la démarche générale de la thèse, la comparaison des polymorphismes issus de marqueurs ayant des rythmes d'évolution différents occupe une place importante.

3.1.2 Méthodes

Pour une raison de facilité de multiplexage (Valérie Laucou, communication personnelle), ccmp3 et ccmp10 ont été retenus et analysés en suivant les conditions décrites par Péros et al. (2011). Les données ont été produites par Valérie Laucou lors du génotypage général de la collection de Vassal (cf. §2.3.3.1) et par Amandine Launay. Les haplotypes ont été assignés selon la codification d'Arroyo-Garcia et al. (2006) (tableau 1.2).

Les fréquences alléliques et haplotypiques ont été directement calculées à partir des effectifs regroupés dans la base BDT. Le logiciel GENALEX v.6.41 (Peakall et Smouse 2006) a été utilisé pour calculer la diversité allélique (H_e) et la diversité haplotypique (H_D) selon la même formule ($1 - \sum p_i^2$) où p_i est la fréquence respectivement de l'allèle et de l'haplotype (Weir 1996).

3.1.3 Résultats et discussion

Le chlorotype a été établi pour 550 des 595 individus de notre échantillon. Les données manquantes concernent surtout des lambrusques trop récemment entrées en collection pour lesquelles le prélèvement et/ou l'extraction d'ADN n'a pas été satisfaisante.

Trois **allèles** ont été rencontrés pour le locus ccmp3 (105, 106 et 107) et cinq allèles pour ccmp10 (113, 114, 115, 116 et 125) (tableau 3.1). L'allèle ccmp3/105 n'a été trouvé que chez *V. californica* et *M. rotundifolia* mais pas chez *V. vinifera*, ce qui infirme les résultats de Salmaso et al. (2008). L'allèle ccmp10/125 n'a été trouvé que chez *M. rotundifolia* conformément à Péros et al. (2011). Les mêmes allèles ont été rencontrés dans les deux compartiments de *V. vinifera*; seules les fréquences sont différentes entre *sativa* et *sylvestris*.

La nomenclature établie par les précédents auteurs (cf. tableau 1.2) a permis d'assigner les cépages et lambrusques génotypés aux **quatre haplotypes principaux** A, B, C et D. Aucun autre haplotype n'a été rencontré, et notamment pas les haplotypes rares E, VI et III que les deux cpSSR utilisés auraient logiquement permis de trouver. De plus, la présence de cépages communs entre les publications qui faisaient état de ces haplotypes et notre échantillon a permis de confronter les résultats. Il en résulte qu'aucun de ces haplotypes rares, pourtant décrits chez *vinifera*, n'a été confirmé (tableau 3.2). Aussi, en l'état, nous considérerons que pour les marqueurs utilisés, il n'existe que quatre haplotypes au sein de cette espèce. Dès lors il convient d'être prudent sur certaines conclusions antérieures puisque la présence d'autres chlorotypes rares avait servi comme arguments en faveur de domestications secondaires.

Tableau 3.3. Fréquence et diversité (HD) des haplotypes définis à l'aide des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10 pour les différents pools génétiques composant l'échantillon de travail.

Code	Pool génétique	N	Fréquence						AMU	ARZ	CAL	DAV	MUS	ROM	HD
			A	B	C	D									
CEPA	Cépages	447	32%	6%	24%	38%	0	0	0	0	0	0	0	0.69	
L-INT	Lamb. interm.	22	77%	5%	5%	14%	0	0	0	0	0	0	0	0.38	
L-SIIV	Lamb. autoch.	70	90%	3%	6%	1%	0	0	0	0	0	0	0	0.19	
VISP	<i>Vitis sp.</i>	11	0	27%	0	0	9%	27%	9%	9%	9%	9%	9%	0.81	

Tableau 3.4. Fréquence et diversité (HD) des haplotypes définis à l'aide des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10 pour les lambrusques incluses dans l'échantillon de travail.

Code	Groupes et catégories	N	Fréquence				HD
			A	B	C	D	
Statut taxonomique							
L-INT	Lambrusques autochtones	22	90%	3%	6%	1%	0.19
L-SILV	Lambrusques intermédiaires	70	77%	5%	5%	14%	0.38
Origine géographique							
MAGH	Maghreb	19	84%	0	16%	0	0.27
IBER	Péninsule ibérique	7	100%	0	0	0	0.00
WEUR	Europe occidentale	42	93%	0	2%	5%	0.14
CEUR	Europe centrale	14	86%	0	0	14%	0.25
EEUR	Europe de l'Est	2	50%	50%	0	0	0.50
ITAP	Péninsule italienne	3	100%	0	0	0	0.00
BALP	Péninsule balkanique	3	67%	0	33%	0	0.44
CAUC	Caucase & Turquie	2	0%	100%	0	0	0.00

Tableau 3.5. Fréquence et diversité (HD) des haplotypes définis à l'aide des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10 pour les 447 variétés cultivées (*V. vinifera* subsp. *sativa*) de l'échantillon de travail.

Code	Groupes et catégories	N	Fréquence				HD
			A	B	C	D	
Statut historique							
C-PRIM	Cépages primitifs	58	53%	10%	9%	28%	0.620
C-ANCI	Cépages anciens	189	27%	4%	22%	47%	0.655
C-MODE	Cépages modernes	74	30%	5%	31%	34%	0.698
C-CONT	Cépages contemporains	61	34%	10%	34%	21%	0.708
Origine géographique							
MAGH	Maghreb	23	35%	13%	30%	22%	0.722
IBER	Péninsule ibérique	47	81%	2%	9%	9%	0.331
WCEUR	Europe de l'Ouest & Europe centrale	131	45%	3%	21%	31%	0.657
ITAP	Péninsule italienne	61	21%	2%	8%	69%	0.474
BALK	Balkans	71	8%	7%	41%	44%	0.630
RUUK	Russie & Ukraine	18	6%	6%	61%	28%	0.543
EMCA	Méditerranée orientale & Caucase	50	18%	16%	20%	46%	0.690
MFEAS	Moyen & Extrême-Orient	15	0%	0%	40%	60%	0.480
NEWO	Nouveau Monde viticole	25	28%	8%	20%	44%	0.682
Utilisation des fruits							
C	Raisin de cuve	279	39%	4%	18%	39%	0.659
T	Raisin de table	118	16%	13%	41%	31%	0.699
CT	Raisin à double fin	48	27%	2%	21%	50%	0.633
Couleur des baies							
N	Noir (dont teinturier)	182	37%	6%	17%	40%	0.671
B	Blanc	202	29%	6%	28%	38%	0.696
autres	Autres (NR, Rg, G, Rs)	59	25%	5%	36%	34%	0.691
Saveur des baies							
Sim	Simple	411	32%	6%	24%	38%	0.692
Mus	Muscaté et aromatique	24	33%	4%	29%	33%	0.691
Pépins							
pep	Présence	428	32%	6%	24%	38%	0.689
apyr	Absence (apyrène)	18	22%	11%	33%	33%	0.716
Sexe							
H	Hermaphrodite	380	32%	6%	22%	39%	0.687
F	Femelle	54	24%	6%	39%	31%	0.689
Groupes basés sur les marqueurs neutres							
N1	Cuve, Europe occidentale	192	46%	3%	17%	34%	0.640
N1A	Cuve Europe méditerranéenne	92	37%	3%	20%	40%	0.662
N1Aa	Cuve, Europe méditerranéenne	50	50%	2%	26%	22%	0.634
N1Ab	Cuve(-table), Italie & alentours	38	24%	5%	13%	58%	0.589
N1B	Cuve, Europe atlantique & alpine	104	53%	2%	14%	31%	0.604
N1Ba	Cuve, Europe atlant. & alpine	59	54%	3%	17%	25%	0.611
N1Bb	Cuve, Europe atlant., alpine & Italie	45	51%	0%	11%	38%	0.584
N2	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	61	13%	0%	38%	49%	0.599
N2A	Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	61	13%	0%	38%	49%	0.599
N2Aa	Cuve, Europe Est & Sud	45	9%	0%	44%	47%	0.577
N2Ab	Cuve, Europe centrale	16	25%	0%	19%	56%	0.586
N3	Cuve-table, Méditerranée & Caucase	93	37%	12%	14%	38%	0.691
N3A	Cuve(-table), Péninsule ibérique	21	71%	0%	0%	29%	0.408
N3Aa	Cuve(-table), Péninsule ibérique	21	71%	0%	0%	29%	0.408
N3B	Cuve-table, Méditer. orientale & Caucase	72	26%	15%	18%	40%	0.712
N3Ba	Cuve, Géorgie & Ukraine	12	50%	33%	8%	8%	0.625
N3Bb	Table(-cuve), Caucase & Moyen-Orient	9	0%	0%	67%	33%	0.444
N3Bc	Cuve-table, Bassin méditerranéen	51	25%	14%	12%	49%	0.662
N4	Variétés de table, Magrheb & Orient	101	11%	10%	39%	41%	0.664
N4A	Table(-cuve), Magrheb & Méditerranée	46	13%	7%	33%	48%	0.644
N4Aa	Table(-cuve), Magrheb & Proche-Orient	32	0%	3%	31%	66%	0.471
N4Ab	Table(-cuve), Magrheb, Espagne & Italie	18	33%	11%	28%	28%	0.722
N4B	Table, Orient	51	10%	14%	47%	29%	0.664
N4Ba	Table, Moyen-Orient	40	13%	15%	40%	33%	0.696
N4Bb	Table, Moyen & Extrême-Orient	11	0%	9%	73%	18%	0.430
Total		447	32%	6%	24%	38%	0.69

Les résultats haplotypiques individuels pour les lambrusques et les cépages sont indiqués respectivement dans les annexes A et D. Les fréquences haplotypiques sont présentées dans le tableau 3.3. pour les différents pools génétiques, dans le tableau 3.4 pour les lambrusques et dans le tableau 3.5 pour les cépages. Comme attendu, la diversité haplotypique est plus importante chez les espèces de *Vitis* (tableau 3.3). Concernant l'espèce *V. vinifera*, le compartiment sauvage présente une diversité haplotypique (HD) nettement plus faible que le compartiment cultivé, avec une position intermédiaire des lambrusques considérées comme métisses. Ces résultats sont en accord avec des publications précédentes (Grassi et al. 2006; De Mattia et al. 2008) et semblent confirmer la forte érosion génétique qu'ont subie les *sylvestris* au cours des temps.

Chez les **lambrusques**, l'haplotype A est très majoritaire (90%) qu'elle que soit leur origine géographique, y compris le Maghreb (tableau 3.4). Ces résultats confirment les travaux antérieurs (cf. tableau 1.1). Les faibles effectifs d'Europe de l'Est et de la péninsule balkanique ne permettent pas de conclure à une plus faible fréquence dans ces régions. Cette surreprésentation de l'haplotype A chez les *sylvestris* constitue un argument pour le considérer comme ancestral au sein de l'espèce *V. vinifera*. Toutefois, l'haplotype B est retrouvé chez les deux lambrusques autochtones de Turquie (i.e. les plus proches de la zone supposée de domestication) ainsi que chez une lambrusque métisse de Hongrie. L'haplotype C ne concerne quasiment que des lambrusques du Maghreb, en accord avec les précédentes études. Quant au chlorotype D, considéré avec le A comme ancestral par Péros et al. (2011), nous constatons son absence de tous les groupes géographiques à l'exception des *sylvestris* provenant d'Europe occidentale (5 %) et surtout d'Europe centrale (14 %). On notera toutefois que les effectifs et la représentativité géographique de l'échantillon de *sylvestris* nous autorisent seulement à interpréter les résultats relatifs à l'haplotype A et au pool sauvage occidental.

Chez les **variétés cultivées**, seules les fréquences haplotypiques changent par rapport aux *sylvestris*, mais aucun nouveau chlorotype n'a été observé (tableau 3.5). Concernant les **groupes historiques** a priori, le chlorotype A est plus fréquent chez les cépages primitifs et le D chez les cépages anciens. La fréquence du chlorotype C augmente depuis les cépages primitifs jusqu'aux contemporains. Il en est de même de la diversité haplotypique, ce qui pourrait traduire une diversification croissante au cours de l'histoire.

Au **niveau géographique**, le chlorotype A est très fréquent en Espagne, en accord avec Arroyo-Garcia et al. (2002) et dans une moindre mesure dans le reste de l'Europe occidentale ; il se montre au contraire moins présent dans la péninsule balkanique, dans la zone Russie-Ukraine et absent du Moyen et Extrême-Orient. Contrairement à De Mattia et al. (2008) nous n'avons pas trouvé ce chlorotype spécifique du bassin méditerranéen. Les fréquences les plus élevées du chlorotype B ont été trouvées dans la région « Méditerranée orientale et Caucase » et au Maghreb. Ce chlorotype est absent du Moyen et Extrême-Orient. Les faibles fréquences rencontrées en Europe occidentale et centrale sont en accord avec Rossoni et al. (2003), De Mattia et al. 2008 et Salmaso et al. (2008). En revanche, nos résultats sont en désaccord avec Imazio et al. (2006) concernant l'Italie et la Grèce puisque cet auteur considère le chlorotype B comme caractéristique de ces pays alors que nous ne l'y trouvons qu'en très faible fréquence. Les plus fortes fréquences du chlorotype C se rencontrent au Moyen et Extrême-Orient et surtout dans la région Russie-Ukraine ; les plus faibles correspondent aux péninsules ibérique et italienne. Contrairement à De Mattia et al. (2008), nos résultats montrent que ce chlorotype est présent dans le Caucase (17 %

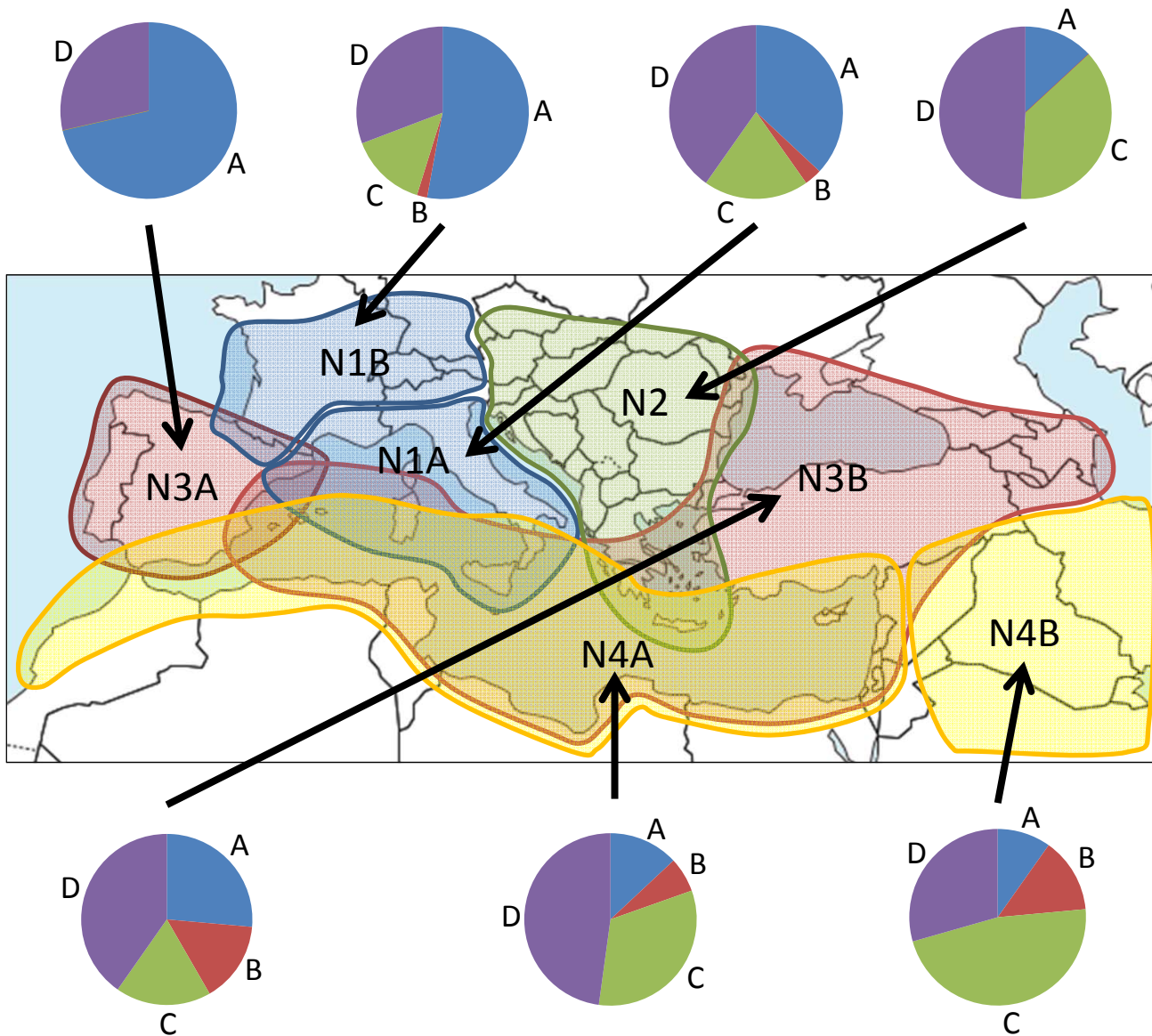


Figure 3.1. Fréquences chlorotypiques des 447 variétés cultivées (*V. vinifera* subsp. *sativa*) en fonction des 4 et 7 groupes de diversité neutre définis à l'aide de 20 marqueurs microsatellites nucléaires. Les chlorotypes ont été définis à l'aide des microsatellites chloroplastiques ccmp3 et ccmp10.

des cépages). Les plus fortes fréquences du chlorotype D se rencontrent en Italie et dans le Moyen et Extrême-Orient ; les plus faibles correspondent à l'Espagne et au Maghreb. En cela, nos résultats diffèrent de ceux obtenus sur des effectifs plus importants par Arroyo-Garcia et al. (2002) pour qui les plus fortes fréquences étaient en Grèce, et par Imazio et al. (2006) pour qui ce chlorotype était spécifique de la Géorgie.

La projection des fréquences chlorotypiques sur les **groupes neutres** établis dans le deuxième chapitre (cf. §2.3.3.2) s'avère plus intéressante que sur les groupes géographiques (figure 3.1) :

- le groupe N1 (cuve Europe occidentale) est caractérisé par la forte fréquence des chlorotypes A et D et la très faible fréquence de B. Au plus petit niveau de subdivision (i.e. 14 groupes, tableau 3.5) il est intéressant de noter que les fréquences chlorotypiques sont assez distinctes entre les groupes N1Aa (cuve Europe méditerranéenne) et N1Ab (cuve Italie).
- le groupe N2 (cuve Europe orientale) est caractérisé par la forte fréquence du chlorotype D (49 %) et C, ainsi que par l'absence de B. Ce groupe montre aussi la plus faible diversité haplotypique. La forte représentation de D peut être mise en relation avec la présence déjà notée plus haut de ce chlorotype dans les lambrusques de la même zone. Les subdivisions N2Aa (cuve Europe Est et Sud) et N2Ab (cuve Europe centrale) présentent des fréquences distinctes pour A et C.
- le groupe N3 (cuve-table Méditerranée et Caucase), et particulièrement le sous-groupe N3B (pôle oriental), présente la plus importante diversité haplotypique. Un fort contraste existe toutefois entre ce sous-groupe et le N3A (pôle ibérique), très peu diversifié et essentiellement représenté par le chlorotype A.
- le groupe N4 (table Orient et Maghreb) est caractérisé par une forte proportion de chlorotypes C et B. Cette composition peut être mise en relation avec la présence de C chez les lambrusques du Maghreb et avec la présence comparable de B dans le groupe N3B ci-dessus. Les subdivisions N4A (pôle maghrébin) et N4B (pôle oriental) présentent des fréquences distinctes pour B et D.

A l'échelle de temps correspondant à la domestication de la vigne, les microsattellites chloroplastiques n'ont pas révélé de création de diversité (i.e. allèles, chlorotypes) entre les *sylvestris* et les *sativa*. Ceci est compatible avec le rythme lent d'évolution de ces marqueurs qui rendent davantage compte d'événements évolutifs à des niveaux spécifiques voire supra-spécifiques. En revanche, les différences notables de diversité haplotypique entre les deux compartiments traduisent une diversification des variétés cultivées par rapport aux lambrusques. La taille et la représentativité du sous-échantillon de lambrusques n'est pas suffisant pour valider ni l'existence ni le nombre de centres de domestication secondaires, mais les résultats obtenus sur le sous-échantillon cultivé représentatif sont compatibles avec l'hypothèse de plusieurs centres de domestication secondaires. Les fréquences et la diversité haplotypiques sont également compatibles avec l'existence du centre primaire de domestication généralement admis en Transcaucasie (i.e. groupe neutre N3B). Ces fréquences tendent également à confirmer la structuration générale en 4 groupes de diversité mis en évidence à l'aide des microsattellites nucléaires et documentent la différenciation entre des groupes de niveau inférieur (i.e. N1Aa/N1Ab ; N2Aa/N2Ab ; N3A/N3B ; N4A/N4B).

3.2 Etude complémentaire des microsatellites nucléaires

Le complément d'étude des microsatellites nucléaires présenté ci-après vise à mieux cerner les relations existant entre les groupes de diversité préalablement définis (groupes historiques a priori et groupes neutres) et leurs particularités. Pour cela, nous avons estimé une série de paramètres de diversité et de différenciation qui sont traditionnellement utilisés pour inférer l'histoire des populations et plus particulièrement leur origine géographique (Nei 1978; Holsinger et Weir 2009).

3.2.1 Méthodes

Les **données microsatellites** nucléaires utilisées ont déjà été décrites durant la phase d'échantillonnage (cf. §2.3.3 et article en annexe B). Parmi les 595 génotypes de l'échantillon de travail, 11 lambrusques ont été écartées car leur profil microsatellites comportait plus de deux données manquantes. L'analyse a donc porté sur une matrice de 584 génotypes.

Pour chacun des groupes neutres et historiques considérés, les indices de **diversité génétique** ont été calculés à l'aide du logiciel GENALEX v.6.41 (Peakall et Smouse 2006) : nombre moyen d'allèles (N_a), nombre d'allèles spécifiques au groupe (NPA), hétérozygotie observée (H_o), hétérozygotie attendue (H_e) (Nei 1978). Les index de fixation ou coefficients d'autofécondation de Wright (F_{is}) ont été estimés avec GENETIX v.4.05 (Belkhir et al. 2004) ainsi que leur significativité ($F_{is} \neq 0$) testée sur 500 permutations, selon la méthode de (Weir et Cockerham 1984). Une valeur positive de F_{is} indique un déficit d'hétérozygotes par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg, alors qu'une valeur négative indique un excès d'hétérozygotes.

La **différenciation génétique** entre les groupes a été estimée d'une part avec les valeurs de F_{st} (Wright 1931) selon la méthode de (Weir et Cockerham 1984) à l'aide du logiciel GENETIX v.4.05 (Belkhir et al. 2004) et d'autre part avec les valeurs D définies par Hedrick (Hedrick 2005) et Jost (Jost 2008) à l'aide du logiciel SMOGD v.1.2.5 (Crawford 2010). La significativité des F_{st} a été estimée par un test sur 500 permutations à l'aide du logiciel GENETIX. L'utilisation de l'indice de différenciation F_{st} est aujourd'hui généralisée (Holsinger et Weir 2009), mais étant donné sa liaison négative avec le niveau de polymorphisme des locus étudiés (Hedrick 2005), la correction apportée par le D de Jost permettrait de ne pas sous-estimer la différenciation entre groupes (Jost 2008) ; de ce fait il est pertinent de calculer les deux paramètres (Meirmans et Hedrick 2011).

Les paramètres de diversité et de différenciation ont successivement été appliqués aux **niveaux de regroupement** suivants :

- groupes historiques a priori, sur l'ensemble de l'échantillon ;
- groupes de diversité neutre, sur les cépages ;
- et de façon plus focalisée, trois séries croisées « historique/neutre » particulières :
 - groupe N1B (variétés de cuve de l'Europe atlantique et alpine) et les lambrusques autochtones de la même région qui sont suffisamment représentées dans notre échantillon de travail, soit un total de 143 génotypes ;
 - groupe N4 (variétés de table du Maghreb et d'Orient), soit 92 génotypes ;
 - groupe N3B (variétés à double fin de Méditerranée et du Caucase), soit 61 génotypes.

Table 3.6. Estimation de la diversité génétique. Moyennes et écarts-types calculés sur 20 locus nSSR pour chaque groupe historique de l'échantillon. Nombre d'individus (*N*); nombre d'allèles spécifiques (*NPA*); nombre d'allèles différents (*Na*); hétérozygotie observée (*Ho*); hétérozygotie attendue (*He*); coefficient de consanguinité ou index de fixation (*Fis*). Les valeurs significatives de *Fis* (seuil 5%) sont indiquées en gras.

Code	Groupe	N	NPA		Na	Ho	He	Fis
VISP	<i>Vitis sp.</i>	11	81	Mean:	10.6	0.509	0.816	0.418
				SE:	0.8	0.048	0.047	
L-SILV	Lambrusques vraies	71	6	Mean:	9.6	0.586	0.683	0.150
				SE:	0.7	0.026	0.022	
L-INT	Lambrusques intermédiaires	23	4	Mean:	9.1	0.724	0.780	0.094
				SE:	0.7	0.027	0.018	
C-PRIM	Cépages primitifs	59	1	Mean:	10.2	0.778	0.769	-0.002
				SE:	0.8	0.029	0.025	
C-ANCI	Cépages anciens	199	15	Mean:	13.0	0.774	0.777	0.006
				SE:	1.1	0.028	0.025	
C-MODE	Cépages modernes	78	2	Mean:	9.8	0.742	0.760	0.031
				SE:	0.8	0.032	0.026	
C-CONT	Cépages contemp.	69	1	Mean:	8.7	0.721	0.745	0.040
				SE:	0.6	0.022	0.022	
nd	non déterminé	74	9	Mean:	11.4	0.752	0.776	0.038
				SE:	1.0	0.031	0.027	
	Total	584	119	Mean:	10.3	0.698	0.763	
				SE:	0.3	0.013	0.010	

Table 3.7. Indices de différenciation *Fst* (au-dessous de la diagonale) et *Dest* (au-dessus de la diagonale) entre les groupes historiques, calculés sur 20 locus nSSR. Les valeurs significatives de *Fst* (seuil 5%) sont indiquées en gras.

	VITIS	L-SILV	L-INTE	C-PRIM	C-ANCI	C-MODE	C-CONT	C-ND
VITIS	0	0.5922	0.4283	0.4811	0.4901	0.4918	0.5374	0.4769
L-SILV	0.1685	0	0.0697	0.1411	0.3462	0.3499	0.3638	0.3489
L-INT	0.0947	0.0387	0	0.0167	0.1009	0.1189	0.1512	0.1032
C-PRIM	0.1170	0.0576	0.0138	0	0.0560	0.0575	0.0856	0.0650
C-ANCI	0.1203	0.1161	0.0378	0.0211	0	0.0009	0.0370	-0.0001
C-MODE	0.1258	0.1235	0.0433	0.0239	0.0014	0	0.0217	0.0001
C-CONT	0.1297	0.1359	0.0556	0.0324	0.0158	0.0127	0	0.0370
C-ND	0.1156	0.1179	0.0377	0.0241	-0.0005	0.0009	0.0171	0

Remarque : outre l'intérêt propre d'étudier plus précisément les trois séries ci-dessus (i.e. origine géographique et spécialisation des raisins contrastés), certains sous-effectifs de *sylvestris* (cf. tableau 2.7) et/ou de *sativa* (cf. tableau 2.9) étaient trop faibles pour envisager d'étudier d'autres séries.

3.2.2 Résultats et discussion

3.2.2.1 Différenciation globale des groupes historiques

La plus grande **diversité génétique** se trouve au sein des espèces de *Vitis* et la plus faible au sein des lambrusques autochtones (tableau 3.6). Les *sativa* présentent des niveaux de diversité intermédiaires et comparables, avec toutefois une valeur légèrement plus faible chez les cépages contemporains. La comparaison avec l'hétérozygotie observée (H_o) montre un déficit pour les *Vitis* et les lambrusques (y compris de statut intermédiaire), en accord avec les valeurs significativement positives de F_{is} . Ce résultat confirmerait le plus fort niveau de consanguinité dans le compartiment sauvage de *V. vinifera* dû à la réduction d'effectif des populations par érosion génétique (Aradhya et al. 2003; Di Vecchi-Staraz et al. 2009a; De Andres et al. 2012). Pour les *sativa*, un léger déficit d'hétérozygotie est seulement noté chez les cépages modernes (F_{is} non significatif) et contemporains. Il peut être mis en relation avec le nombre relativement restreint de géniteurs utilisés pour l'amélioration de la vigne durant les deux derniers siècles (Lacombe et al. 2012). Le nombre moyen d'allèles (N_a) le plus important est enregistré pour les cépages anciens, alors que nous aurions attendu ce maximum pour les cépages primitifs. Cette valeur doit toutefois être relativisée étant donné la corrélation positive généralement observée entre l'effectif du groupe et le nombre d'allèles (Riahi et al. 2010; De Andres et al. 2012). La valeur moyenne minimale de N_a concerne les cépages contemporains, ce qui est en accord avec le processus de sélection au cours du temps. En dehors des *Vitis*, le nombre d'allèles spécifiques est plus important chez les lambrusques autochtones et chez les cépages anciens, avec la même remarque que précédemment vis-à-vis des effectifs considérés. Concernant tous ces paramètres de diversité, on notera enfin que les lambrusques classées comme intermédiaires se situent effectivement entre les lambrusques autochtones et les cépages.

La **différenciation génétique** entre les différents pools deux-à-deux est présentée dans le tableau 3.7. Les deux estimateurs utilisés (F_{st} et D) donnent la même tendance. Parmi les *vinifera*, on note une différenciation croissante et logique des lambrusques autochtones avec les lambrusques intermédiaires, les cépages primitifs, les cépages anciens et les cépages contemporains. De la même façon les cépages primitifs se trouvent différenciés de façon croissante avec les cépages anciens, modernes et contemporains.

En revanche, les cépages anciens ne sont pas significativement différenciés des cépages modernes et très peu des contemporains, de même que les cépages modernes des contemporains. Ceci illustre de nouveau un important flux génique au niveau global entre ces groupes historiques a priori ; il est en accord avec l'origine génétique récente et à base étroite des cépages modernes et contemporains montrée dans l'étude des parentés (Lacombe et al. 2012).

L'ensemble de ces résultats tend à valider l'existence d'une catégorie de cépages primitifs qui se positionnerait chronologiquement entre un pool sauvage et des cépages plus évolués. Parmi

Table 3.8. Estimation de la diversité génétique. Moyennes et écarts-types calculés sur 20 locus nSSR pour chaque groupe neutre de l'échantillon. Nombre d'individus (*N*); nombre d'allèles spécifiques (*NPA*); nombre d'allèles différents (*Na*); hétérozygotie observée (*Ho*); hétérozygotie attendue (*He*); coefficient de consanguinité ou index de fixation (*Fis*). Les valeurs significatives de *Fis* (seuil 5%) sont indiquées en gras.

Groupe Neutre	N	NPA		Na	Ho	He	Fis
N1A Cuve Europe méditerranéenne	94	13	Mean:	11.2	0.779	0.762	-0.018
			SE:	0.9	0.031	0.027	
N1B Cuve, Europe atlantique & alpine	110	10	Mean:	10.0	0.769	0.744	-0.029
			SE:	0.7	0.028	0.025	
N2A Cuve, Europe centrale, Est & Balkans	69	1	Mean:	8.2	0.749	0.721	-0.032
			SE:	0.6	0.031	0.027	
N3A Cuve(-table), Péninsule ibérique	22	0	Mean:	6.3	0.8	0.686	-0.144
			SE:	0.5	0.033	0.028	
N3B Cuve-table, Méditer. orientale & Caucase	75	14	Mean:	11.6	0.742	0.766	0.038
			SE:	0.9	0.033	0.029	
N4A Table(-cuve), Magrheb & Méditerranée	50	7	Mean:	9.5	0.729	0.733	0.016
			SE:	0.8	0.038	0.037	
N4B Table, Orient	59	3	Mean:	8.8	0.744	0.743	0.007
			SE:	0.7	0.022	0.023	
Total	479	48	Mean:	9.4	0.759	0.736	
			SE:	0.3	0.012	0.011	

Table 3.9. Indices de différenciation *Fst* (au-dessous de la diagonale) et *Dest* (au-dessus de la diagonale) entre les groupes neutres, calculés sur 20 locus nSSR. Toutes les valeurs de *Fst* sont significatives (seuil 5%).

	N1A	N1B	N2A	N3A	N3B	N4A	N4B
N1A	0	0.0709	0.0883	0.0925	0.0386	0.0742	0.0975
N1B	0.02683	0	0.1296	0.2171	0.1675	0.1830	0.1903
N2A	0.03654	0.0527	0	0.1527	0.0947	0.1272	0.1367
N3A	0.04834	0.08926	0.07818	0	0.0733	0.0888	0.1335
N3B	0.02039	0.05957	0.04141	0.03663	0	0.0387	0.0482
N4A	0.03123	0.07883	0.06402	0.04615	0.01957	0	0.0504
N4B	0.03867	0.07196	0.06303	0.06477	0.02412	0.02798	0

ceux-ci, qui ne sont pas différenciés à ce niveau global, les cépages considérés comme anciens présentent une diversité supérieure aux cépages définis comme modernes et contemporains.

3.2.2.2 Différenciation globale des groupes de diversité neutre

Les mêmes résultats que précédemment sont maintenant donnés en fonction des groupes de diversité neutre définis dans le deuxième chapitre, au niveau de sept subdivisions (tableaux 3.8 et 3.9). Ce niveau de structuration été retenu d'une part pour sa pertinence (géographie, histoire, usage des fruits, cf. §2.3.3.2.) et d'autre part parce que les sous-effectifs des groupes sont relativement équilibrés (ce qui n'est pas la cas du niveau inférieur de 14 subdivisions).

Les valeurs H_e montrent la plus grande **diversité génétique** pour le groupe N3B et la plus petite pour le groupe N3A. Proportionnellement aux effectifs, le groupe N3B présente également les plus grand nombre d'allèles (avec N4A) et d'allèles spécifiques. L'hétérozygotie observée (H_o) n'est inférieure à l'attendue (H_e) que pour le groupe N3B, en accord avec la seule valeur de F_{is} significativement positive, illustrant un plus grand niveau de consanguinité dans ce groupe. Dans les autres groupes, on constate soit un léger excès d'hétérozygotes (N1B, N2A, N3A), soit un équilibre (N1A, N4A, N4B) avec des valeurs de F_{is} non significatives traduisant des croisements aléatoires au sein de ces groupes. Le nombre moyen d'allèles (N_a) de même que le nombre d'allèles spécifiques (N_{PA}) sont maximaux pour les groupes N1A et N3B qui couvrent les deux pôles du bassin méditerranéen. Ces deux paramètres sont minimaux pour le groupe N3A.

La **différenciation génétique** globale est, de façon inattendue, plus faible que celle présentée pour les groupes historiques. Les plus grandes valeurs (F_{st} et D) sont observées entre le groupe N1B et les groupes N3A, N4A et N4B. Dans une moindre mesure, il en est de même pour N2A vis-à-vis de ces trois groupes. Ces différenciations peuvent être mises en rapport avec les distances géographiques qui séparent les zones d'origine des cépages qui les composent, à l'exception notable de N1B / N3A qui sont séparés « seulement » par les Pyrénées.

A l'inverse, les plus faibles différenciations (toutes significatives au seuil de 1%) sont celles entre le groupe N3B et les groupes N1A et N4A, qui représentent logiquement trois pôles méditerranéens, respectivement oriental, européen et maghrébin.

En résumé, cette analyse nous a d'abord permis de confirmer l'originalité du groupe neutre N1B (cuve Europe atlantique et alpine) déjà notée par Cuisset (1998) et Di Vecchi-Staraz (2007).

Elle a ensuite porté l'attention sur le groupe N3, d'une part dans sa composante N3A (cuve-table péninsule ibérique) qui fait montre d'une certaine originalité génétique et d'autre part – surtout – dans sa composante N3B (cuve-table Méditerranée orientale et Caucase). Ce dernier groupe se trouve en effet être diversifié et différencié par rapport aux autres. Au niveau géographique, il a la particularité de contenir la zone supposée de domestication et se trouve génétiquement proche des deux autres groupes de cépages méditerranéens N1A (cuve Europe méditerranéenne) et N4A (table Maghreb et Méditerranée). L'ensemble de ces considérations sont autant d'arguments en faveur d'une position centrale et/ou ancestrale de ce groupe de cépage N3A, dont la connaissance serait à approfondir.

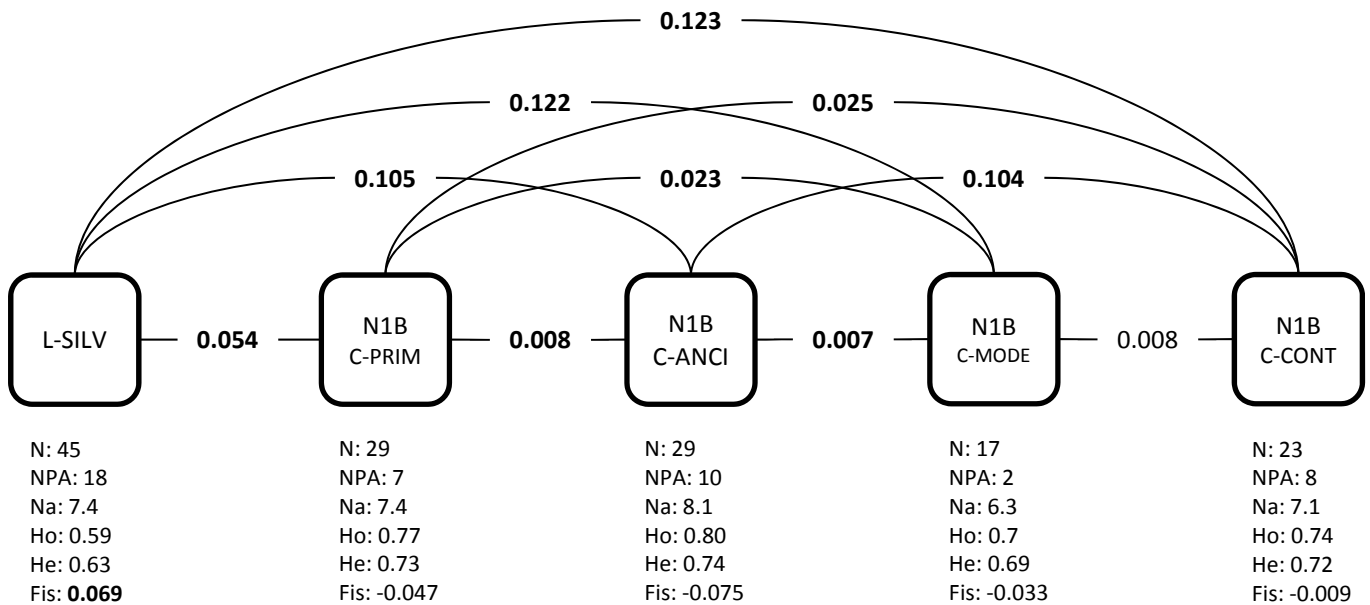


Figure 3.2. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N1B (cépages de cuve d'Europe atlantique et alpine) calculées sur 20 locus nSSR. Les valeurs de F_{st} deux-à-deux figurent dans la partie supérieure. Pour chaque groupe sont donnés dans la partie inférieure : le nombre d'individus (N); le nombre d'allèles spécifiques (NPA); le nombre d'allèles différents (Na); l'hétérozygotie observée (Ho); l'hétérozygotie attendue (He); le coefficient de consanguinité ou index de fixation (Fis). Les valeurs significatives de F_{st} et de F_{is} (seuil 5%) sont indiquées en gras. Groupes historiques : L-SILV lambrusques autochtones de la même zone géographique, C-PRIM cépages primitifs, C-ANCI cépages anciens, C-MODE cépages modernes, C-CONT cépages contemporains.

3.2.2.3 Différenciation de séries historiques pour trois groupes neutres particuliers

Après avoir étudié de façon globale la différenciation au niveau des regroupements historique et neutre, il nous a semblé pertinent de focaliser l'étude sur des séries plus restreintes de cépages dont la sélection n'était pas nécessairement la même. Les trois analyses réalisées représentent ainsi des « focus » historiques spécifiques aux groupes neutres N1B, N4 et N3B, et permettent d'aborder des situations contrastées en termes d'origine géographique et d'utilisation des fruits.

La première série concerne les **cépages de cuve de l'Europe atlantique et alpine** (groupe N1B) **et les lambrusques autochtones de la même zone**. Les résultats de diversité et de différenciation pour les groupes historiques sont présentés en figure 3.2. Il ressort que la diversité est minimale chez les lambrusques avec un déficit d'hétérozygotes significatif. Proportionnellement à l'effectif, c'est dans ce groupe que le nombre d'allèles est le plus faible. Ce nombre d'allèle est également faible chez les cépages modernes, avec peu d'allèles spécifiques. Il est en revanche plus élevé chez les cépages primitifs et contemporains. Proportionnellement aux effectifs, les cépages primitifs comptent le plus d'allèles et d'allèles spécifiques. Toutes les catégories de cépages présentent un excès d'hétérozygotie observée ce qui pourrait traduire des événements successifs d'introgression d'autres pools cultivés.

La différenciation est du même ordre de grandeur que pour l'échantillon total. Comme attendu, elle est croissante entre les lambrusques, les cépages primitifs, les cépages anciens et les cépages modernes et contemporains. Seuls les cépages anciens et contemporains ne sont pas significativement différenciés.

Ces résultats illustrent pour ce pool occidental, l'érosion génétique du compartiment sauvage dont le fonctionnement actuel en populations d'effectifs réduits se traduit par une consanguinité accrue. Dans le compartiment cultivé, les résultats suggèrent une diversification entre les cépages primitifs et les anciens, vraisemblablement par introgression d'autres pools cultivés. Cette phase aurait été suivie d'un certain appauvrissement variétal entre la période ancienne et moderne (i.e. \approx Moyen Age), peut-être à cause d'une réduction des échanges de matériel végétal ou d'un nombre de géniteurs plus réduit qu'auparavant. Dans une dernière phase, l'augmentation de la diversité variétale pourrait s'expliquer par la mise en place progressive d'une sélection impliquant des géniteurs plus diversifiés.

La deuxième série concerne les **variétés de table orientales** (groupe neutre N4). Les résultats de diversité et de différenciation pour trois groupes historiques sont présentés en figure 3.3. Il ressort que la diversité est plus importante chez les variétés définies comme anciennes. Elle se montre intermédiaire chez les variétés modernes et plus réduite chez les variétés contemporaines. Aucune des valeurs de Fis n'est significative, traduisant des croisements aléatoires au sein des groupes qui pourraient s'expliquer par les pratiques anciennes en Orient de propagation de la vigne par semis. Toutefois, une valeur négative pour les variétés contemporaines, accompagnée d'un excès d'hétérozygote, pourrait s'expliquer par le choix récent d'un nombre réduit de géniteurs, pour créer les variétés de table actuelles.

La différenciation est globalement plus faible que dans le groupe N1B précédemment étudié mais toutes les valeurs de Fst sont significatives. Ceci traduit, de nouveau, de forts flux de gènes entre les catégories historiques définies a priori, en rapport avec l'intensité des croisements et

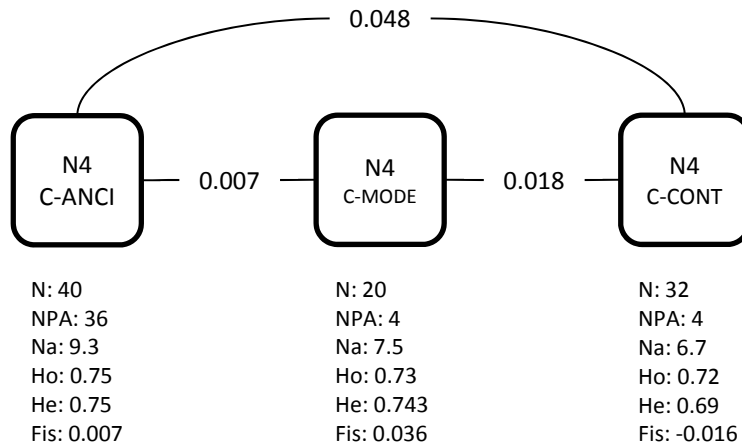


Figure 3.3. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N4 (variétés de table orientales) calculées sur 20 locus nSSR. Les valeurs de *Fst* deux-à-deux figurent dans la partie supérieure. Pour chaque groupe sont donnés dans la partie inférieure : le nombre d'individus (*N*); le nombre d'allèles spécifiques (*NPA*); le nombre d'allèles différents (*Na*); l'hétérozygotie observée (*Ho*); l'hétérozygotie attendue (*He*); le coefficient de consanguinité ou index de fixation (*Fis*). Aucune valeur de *Fst* ni de *Fis* n'est significative (seuil 5%). Groupes historiques : C-ANCI cépages anciens, C-MODE cépages modernes, C-CONT cépages contemporains.

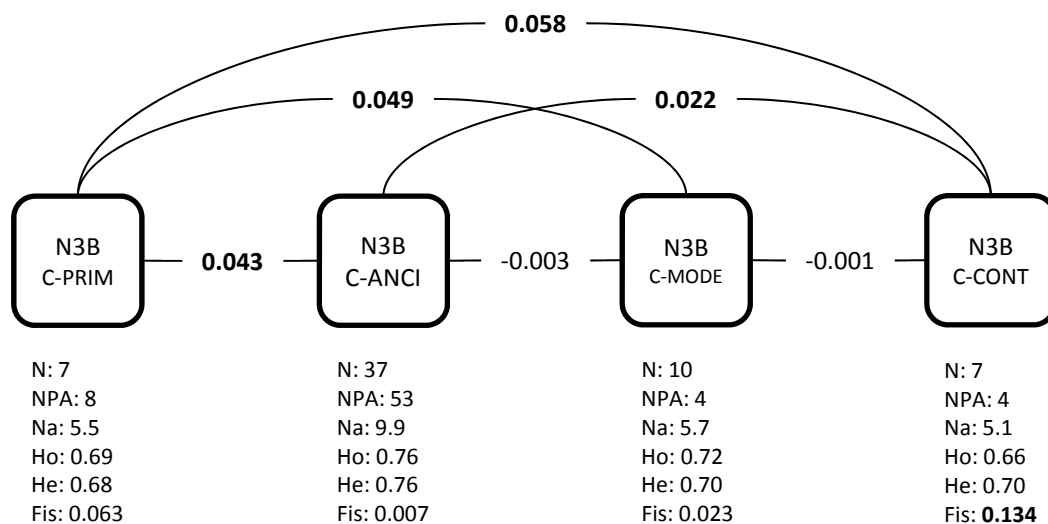


Figure 3.4. Diversité génétique et différenciation des groupes historiques au sein du groupe neutre N3B (variétés à double fin de Méditerranée orientale et du Caucase) calculées sur 20 locus nSSR. Les valeurs de *Fst* deux-à-deux figurent dans la partie supérieure. Pour chaque groupe sont donnés dans la partie inférieure : le nombre d'individus (*N*); le nombre d'allèles spécifiques (*NPA*); le nombre d'allèles différents (*Na*); l'hétérozygotie observée (*Ho*); l'hétérozygotie attendue (*He*); le coefficient de consanguinité ou index de fixation (*Fis*). Les valeurs significatives de *Fst* et de *Fis* (seuil 5%) sont indiquées en gras. Groupes historiques : C-PRIM cépages primitifs, C-ANCI cépages anciens, C-MODE cépages modernes, C-CONT cépages contemporains.

l'amélioration des raisins de table. La différenciation va croissant entre les variétés anciennes, modernes et contemporaines, comme attendu.

Ces résultats traduisent une réduction de la diversité des raisins de table au cours des phases récentes de sélection, sans doute liée à la concentration progressive du choix des géniteurs utilisés. Ils confirment aussi la particularité du groupe des variétés de raisin de table d'avoir été plus intensément croisés au cours de leur amélioration.

La dernière série concerne les **variétés à double fin de Méditerranée orientale et du Caucase** (groupe neutre N3B). Les résultats de diversité et de différenciation pour trois groupes historiques sont présentés en figure 3.4. La diversité la plus faible est rencontrée chez les cépages primitifs, mais ce résultat doit être relativisé étant donné le petit effectif de cette catégorie. De la même manière, la plus forte diversité est rencontrée chez les cépages anciens qui ont le plus fort effectif. Proportionnellement à l'effectif des groupes, le nombre d'allèles spécifiques est comparable. Seul le groupe des cépages contemporains présente un déficit d'hétérozygotie significatif, ainsi qu'une plus faible diversité. Ceci pourrait traduire une certaine homogénéisation due aux récents programmes d'amélioration privilégiant là aussi un nombre restreint de géniteurs.

Les valeurs de *F_{st}* sont croissantes deux-à-deux entre les cépages primitifs, anciens, modernes, et contemporains, mais les valeurs de *D* donnent une tendance légèrement différente. A contrario, les cépages modernes ne sont pas différenciés des cépages anciens, ni contemporains.

Au final, l'interprétation des résultats pour ce groupe de diversité est plus délicate, soulignant ainsi de nouveau son originalité au sein de la structuration générale de la diversité des cépages. Il est possible que pour ce groupe de cépages complexe et vraisemblablement ancien, les sous-échantillons historiques considérés ne soient pas suffisants pour bien appréhender son évolution.

3.3 Conclusion

L'ensemble des résultats de ce chapitre nous amènent d'abord à valider au niveau génétique l'existence de quatre groupes chronologiques au cours de l'histoire de l'amélioration de la vigne : lambrusques → cépages primitifs → cépages anciens → cépages « récents ». Pour ces derniers, il n'existe pour l'instant pas d'argument génétique justifiant de distinguer les catégories moderne et contemporaine, telles que définies dans les hypothèses de travail, même si les cépages qui les composent peuvent avoir été créés à plusieurs siècles d'intervalle (ex. 'Melon' connu depuis 1567 vs 'Caladoc' obtenu en 1958).

Ces résultats nous conduisent aussi à proposer de relier les principaux groupes de diversité selon la chronologie suivante (figure 3.5), avec à chaque étape une contribution possible et d'intensité variable des pools de *sylvestris* locaux (domestications secondaires) :

- le groupe N3B (cuve-table Méditerranée orientale et Caucase) serait le plus ancestral. Il serait issu de la phase de domestication primaire en Transcaucasie et aurait été diffusé précocement en Asie Mineure et sur les pourtours de la Mer Noire et de la Mer Méditerranée ;
- ce groupe aurait d'abord donné naissance au groupe ibérique (N3A, cuve-table) qui représenterait l'autre étape de cette diffusion précoce ;

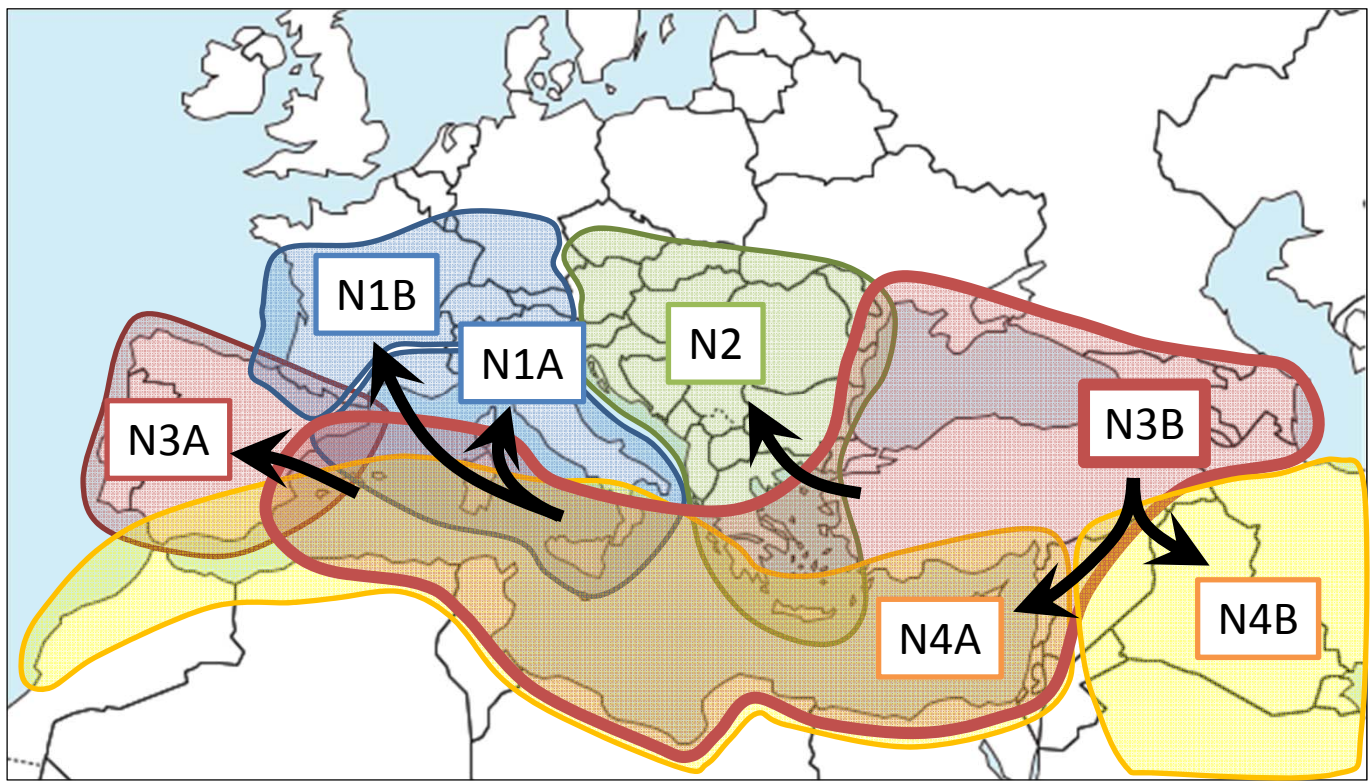


Figure 3.5. Relations chronologiques possibles entre les groupes de diversité neutre définis chez la vigne cultivée (*V. vinifera* subsp. *sativa*) sur la base de 20 marqueurs microsatellites nucléaires.

- dans un second temps, le groupe ancestral N3B aurait engendré les groupes plus spécialisés N4 (table Orient et Maghreb), N2 (cuve Europe orientale) et N1 (cuve Europe occidentale) ;
- par la suite, des flux de gènes d'intensité et de durée variables auraient eu lieu entre ces différents groupes de diversité.

Ce schéma, basé sur des résultats issus de l'analyse de marqueurs moléculaires neutres, se trouve finalement être en accord avec les grandes lignes de l'histoire de la diffusion de la vigne cultivée et de la viticulture établie par les archéologues et les historiens (Fregoni 1991; Forini 2004; cf. figure 1.8).

Chapitre 4

Etude du polymorphisme de séquence de gènes d'intérêt

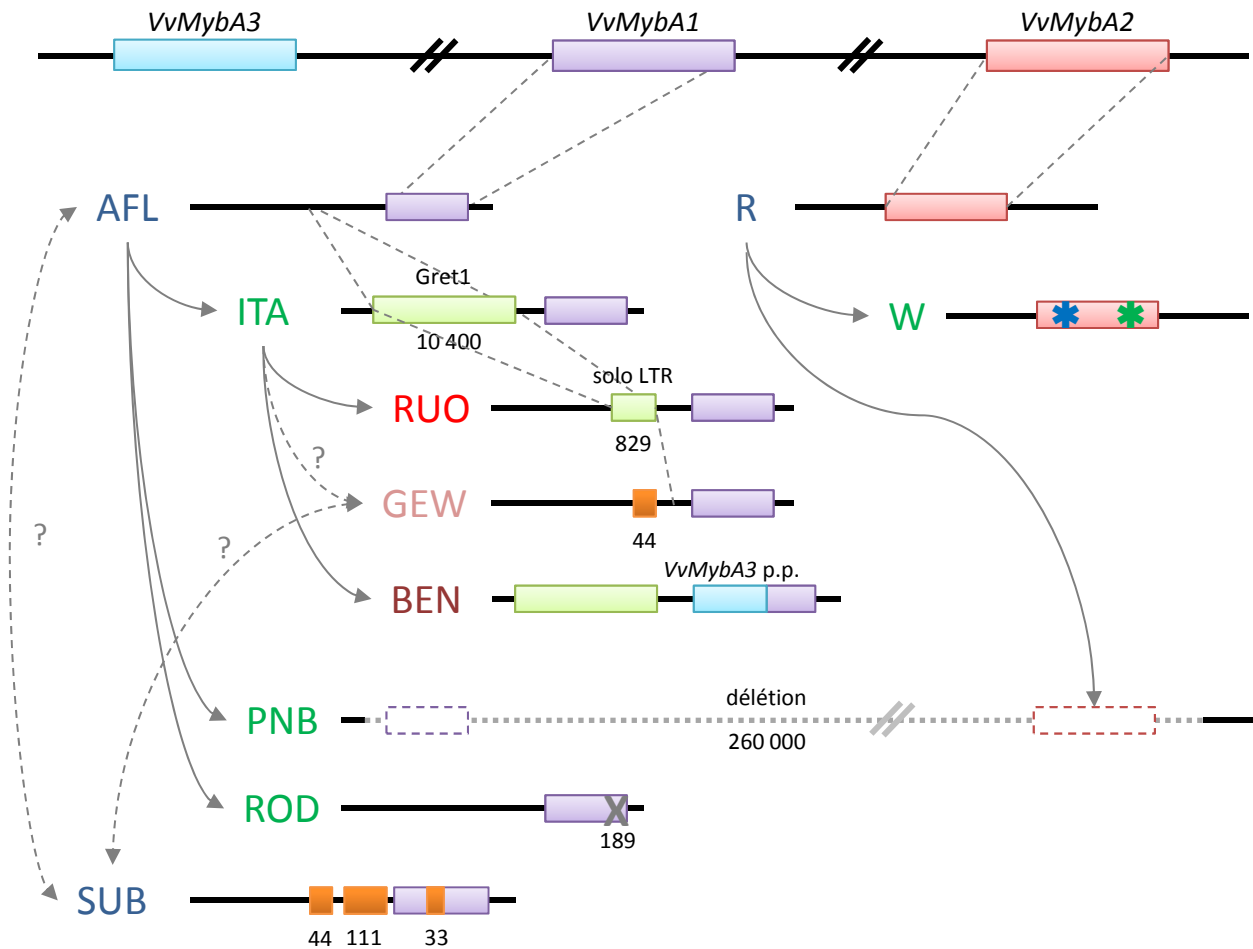


Figure 4.1. Représentation schématique des haplotypes répertoriés pour les gènes *VvMybA* de la vigne (d'après Kobayashi et al. 2004, Lijavetzski et al. 2006, Walker et al. 2006, This et al. 2007, Walker et al. 2007, Azuma et al. 2008, Fournier-Level et al. 2009 et Pelsy 2010). La taille des INDEL est indiquée en pb.

Tableau 4.1. Couleurs des baies de *V. vinifera* en fonction des haplotypes et génotypes répertoriés pour les gènes *VvMybA1* et *VvMybA2* (d'après Kobayashi et al. 2004, Lijavetzski et al. 2006, Walker et al. 2006, This et al. 2007, Walker et al. 2007, Azuma et al. 2008, Fournier-Level et al. 2009 et Pelsy 2010).

Génotype	Haplotype <i>VvMybA1</i>								Haplotype <i>VvMybA2</i>			Phénotype	Exemples (* mutants)
	AFL	ITA	SUB	GEW	RUO	ROD	BEN	PNB	R	W	PNB		
A	x								x			Noir	Alphonse Lavallée
B	x	x							x	x		Noir, Rouge	Pinot noir, Cabernet-Sauvignon, Cardinal
C	x		x						x	?		Noir	Black Monukka
D		x								x		Blanc	Italia
E		x	x						?	x		Blanc, Rose, Noir	Sultanine, Sultanine rose*, Ophtalmo, Mission
F	x									x		Rose, Rouge	Heunish rot
G		x		x						x		Rose	Gewurztraminer*
H		x			x					x		Rose-rouge, Rose	Rubi Okuyama*, Chardonnay rose*
I		x					x			x		Rouge foncé	Benitaka*
J		x				x			?	?		Blanc (rose)	Rhoditis
K		x						x			x	Blanc	Pinot blanc*, Shalistin*

4 Etude du polymorphisme de séquence de gènes d'intérêt

4.1 Introduction

L'analyse des polymorphismes de séquence présente aujourd'hui un grand intérêt pour étudier la diversité et l'histoire évolutive des espèces (Nesbitt et Tanksley 2002; Brumfield et al. 2003). Ces polymorphismes permettent en effet d'étudier la diversité génétique au niveau de gènes particuliers. Dans le cas de la vigne, des études ont déjà été réalisées pour analyser l'impact de la sélection artificielle au niveau de gènes impliqués dans des caractères d'intérêt agro-technologique (Emanuelli et al. 2010; Houel et al. 2010; Riahi et al. 2013).

L'objectif de ce chapitre est de savoir si la diversité nucléotidique de gènes associés à des caractères d'intérêt agronomique sélectionnés par l'Homme reflète l'évolution générale du compartiment cultivé dans ses dimensions temporelle et spatiale ou seulement l'adaptation liée directement au caractère cible étudié. Pour répondre à cette question, des gènes cibles ont été choisis puis séquencés et les polymorphismes obtenus ont été confrontés aux groupes de diversité établis dans les chapitres précédents sur la base de l'étude de marqueurs moléculaires neutres.

Les choix des caractères d'intérêt agronomique ont été faits selon deux critères principaux. Ils devaient tout d'abord correspondre à des traits modifiés par le processus de sélection artificielle, c'est-à-dire être impliqués dans le syndrome de domestication-amélioration de *V. vinifera* (cf. §1.1.2.4). Ensuite, la base génétique de ces caractères devait être suffisamment bien établie afin que les gènes étudiés soient bien ceux qui les sous-tendent et que les polymorphismes de séquence soient correctement associés à la diversité phénotypique. Ce second critère s'est révélé assez sélectif étant donné l'état des connaissances sur le déterminisme génétique des principaux caractères d'intérêt agronomique (Welter et al. 2011).

Finalement, deux cibles ont été retenues : 1) la couleur de la pellicule des baies au travers de l'étude des gènes *VvMybA1*, *VvMybA2* et *VvMybA3* sur la base des travaux de Fournier-Level et al. (2009) et 2) la ramification de la grappe avec le gène *VvTFL1A* exploré par Fernandez et al. (Fernandez et al. 2010a; Fernandez et al. 2010b). En revanche, d'autres cibles pourtant intéressantes vis-à-vis de notre questionnement général et envisagées initialement n'ont pu être abordées du fait de leur déterminisme génétique insuffisamment connu et/ou de contraintes logistiques : sexe (Fechter et al. 2012; Picq 2012), ramification (gène *LEAFY*, Fernandez, communication personnelle), taux de sucre et acidité (Romieu, communication personnelle) ou taille de la baie (Houel et al. 2010; Houel 2011)

4.1.1 Gènes *VvMybA*

Depuis la découverte que l'insertion de l'élément transposable *Gret1* dans la région promotrice du gène *VvMybA1* était responsable de la couleur blanche des baies de raisin (Kobayashi et al. 2004), les gènes de la famille *VvMybA* ont été particulièrement étudiés (voir Pelsy 2010 pour revue). Cette famille est constituée de trois gènes situés sur le chromosome 2

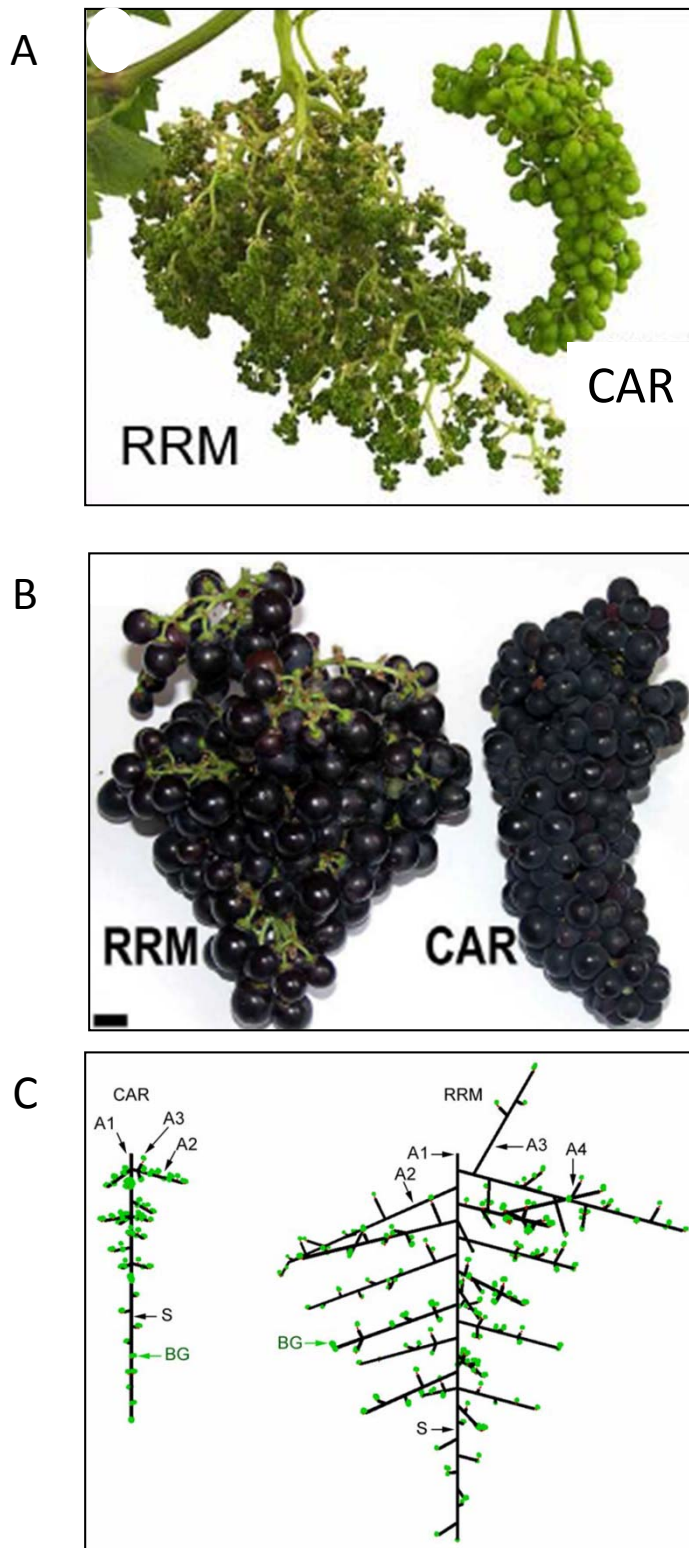


Figure 4.2. Différences morphologiques entre le cépage 'Carignan' et le mutant 'Carignan RRM' : inflorescences (A) et grappes (B) au même stade phénologique ; schéma de l'architecture des grappes (C) (extrait de Fernandez et al. 2010).

(*VvMybA1*, *VvMybA2* et *VvMybA3*) qui sont impliqués dans la voie de biosynthèse des anthocyanes. Il a été montré que *VvMybA1* et *VvMybA2* étaient fonctionnels (Kobayashi et al. 2002; Walker et al. 2007) alors que *VvMybA3*, pourtant statistiquement associé au déterminisme de la couleur, n'a pas été fonctionnellement validé (Fournier-Level et al. 2009). D'autres polymorphismes que l'élément *Gret1* ont été rencontrés sur ces gènes (figure 4.1 et tableau 4.1) et expliqueraient la plupart des variations de couleur de pellicule observées chez les variétés cultivées (Lijavetzky et al. 2006; Walker et al. 2006; This et al. 2007; Walker et al. 2007; Azuma et al. 2008; Azuma et al. 2009; Fournier-Level et al. 2009). L'insertion de l'élément *Gret1* ne serait intervenue que dans l'espèce *V. vinifera* (Mitani et al. 2009). Ce retro-transposon se rencontre maintenant dans l'ensemble du pool cultivé de cette espèce (Fournier-Level et al. 2010) ainsi que dans le compartiment sauvage (Mitani et al. 2009) et chez des hybrides interspécifiques issus de *vinifera* (Walker et al. 2007; Azuma et al. 2008).

Chez *V. vinifera*, le **phénotype noir** (sauvage) implique très majoritairement les haplotypes *VvMybA1*^{ALF} et *VvMybA2*^R, le plus souvent à l'état hétérozygote (*VvMybA1*^{ALF/TTA} et *VvMybA2*^{R/W}) et rarement à l'état homozygote (*VvMybA1*^{ALF/ALF} et *VvMybA2*^{R/R}). Cependant d'autres génotypes noirs ont été décrits en présence de l'haplotype *VvMybA1*^{SUB} (figure 4.1 et tableau 4.1).

Le **phénotype blanc** est majoritairement dû aux haplotypes *VvMybA1*^{TTA} (contenant *Gret1*) et *VvMybA2*^W à l'état homozygote, mais un certain nombre de génotypes *VvMybA1*^{TTA/SUB} ont été décrits pour cette couleur, ainsi que trois mutations particulières et distinctes ayant les génotypes *VvMybA1*^{TTA/PNB} et *VvMybA1*^{TTA/ROD} (figure 4.1 et tableau 4.1). On notera que l'existence, et donc le phénotype, d'individus homozygote pour l'haplotype *VvMybA1*^{SUB} n'a pas été décrite à ce jour.

Le déterminisme génétique des **phénotypes rose, rouge et rouge foncé** est plus varié (tableau 4.1, génotypes B, E, F, G, H, I et J) avec notamment des mutants présentant une modification plus ou moins importante de la région promotrice de *VvMybA1* (figure 4.1 et tableau 4.1).

L'étude de diversité des trois gènes *VvMybA1*, *VvMybA2* et *VvMybA3* réalisée par Fournier-Level et al. (2010) sur 137 cépages diversifiés a permis de proposer un scénario dans lequel l'allèle blanc principal (i.e. *Gret1*) aurait émergé d'un groupe plus diversifié de variétés à baies rouges (elles-mêmes issues de variétés noires) et se serait récemment et massivement diffusé par hybridation dans tous les pools de diversité de *sativa* actuels.

4.1.2 Gène *VvTFL1A*

Chez *Arabidopsis*, le gène *TERMINAL FLOWER 1* (*TFL1*) intervient dans le contrôle de l'architecture de l'inflorescence (Bradley et al. 1997) et sa surexpression dans cette plante aboutit à des phénotypes ayant de grandes inflorescences et une floraison tardive (Carmona et al. 2007).

Cinq gènes de la même famille ont été identifiés chez *Vitis vinifera* dont *VvTFL1A* (Carmona et al. 2007). L'étude d'un mutant de 'Carignan' à grappes rameuses (RRM, figure 4.2) a permis de montrer que la ramification exagérée de la rafle et le retard de floraison de ce génotype étaient dus à une seule mutation dominante (Fernandez et al. 2010b). Cette mutation a été identifiée comme étant une insertion de l'élément transposable *Hatvine1-rrm* dans la région promotrice de *VvTFL1A*, induisant une surexpression de celui-ci (Fernandez et al. 2010b).

Tableau 4.2 : Liste des mutants retenus pour les caractères cibles étudiés.

Caractère muté	Nom du mutant	Code accession
Architecture grappe	Carignan mutant grappe et floral	18Mtp7
	Pinot mutant grappe	193Mtp101
	Ugni blanc mutant grappe rameuse	0Mtp1811
Couleur baie	Chenin rose	2608Mtp1
	Grenache blanc	37Mtp1
	Grenache gris	35Mtp9
	Muscat à petits grains roses	559Mtp8
	Muscat à petits grains rouges	558Mtp16
	Pinot blanc	194Mtp4
	Pinot gris	195Mtp5
	Pinot teinturier	1193Mtp1

Tableau 4.3. Liste des amorces utilisées pour séquencer les gènes *VvMybA1*, *VvMybA2*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.

Gène	Région (taille en pb)	Amorce forward (référence)	Amorce reverse (référence)
<i>VvMybA1</i>	1 (noir) = B-C (947)	5-GGACGTTAAAAATGGTTGCACGTG-3 (This et al. 2007)	5-GA ACCTCCTTTTTGAAGTGGTGACT-3 (This et al. 2007)
	1 (blanc) = LTR5-C (923)	5-AGAAGGGGATCCTCCTGGTA-3 (This et al. 2007)	5-GAACCTCCTTTTTGAAGTGGTGACT-3 (This et al. 2007)
	2 (900)	5-TTCCAGGGAGGACTGCTAATGATG-3 (Fournier-Level et al. 2009)	5-TTGGCACCATAATTTCCATTTTC-3 (Fournier-Level et al. 2009)
<i>VvMybA2</i>	1 (1200)	5-GTGAGGAGAGTACATTGTA GGA-3 (Fournier-Level et al. 2009)	5-GAACCTTCTTTTCAGGTGGTGACC-3 (Fournier-Level et al. 2009)
	2 (950)	5-TTCCAGGGAGGACTGCTAA TGATG-3 (Fournier-Level et al. 2009)	5-GGTGGTGCAATGACCTATAG-3 (Fournier-Level et al. 2009)
<i>VvMybA3</i>	1 (1263)	5-AACCCGGTCATTGAATTGACAATAG-3 (Fournier-Level et al.2009)	5-GAACCTTCTTTTCAAGTGGTGACC-3 (Fournier-Level et al. 2009, modifié)
	2 (800)	5-CCTTGATTGCGGGTAGGCTTC-3 (Fournier-Level et al.2009)	5-GGGCCCTCAAATGGAGAAGT-3 (Fournier-Level et al.2009)
<i>VvTFL1A</i>	A (864)	5-CATACGCACATAGGAAAGGC-3 (Fernandez et al. 2010b)	5-TCCACACCCACCAATCAACA-3 (Fernandez et al. 2010b)
	B (724)	5-GTTAATTAGCATAGACCCATC-3 (Fernandez et al. 2010b)	5-GAGTCCCAGAGGTCAACTT-3 (Fernandez et al. 2010b)

Afin d'analyser la possible contribution de ce gène à la variation phénotypique de l'architecture des grappes chez la vigne cultivée, le polymorphisme de séquence de *VvTFL1A* a été analysé sur un échantillon de 140 cépages (Fernandez et al. 2010a; Fernandez et al. en préparation). Dans cette étude, aucun des cépages analysés ne présentait d'insertion de transposon dans la région promotrice de *VvTFL1A*. L'étude d'association a montré que cinq polymorphismes avaient un effet significatif sur l'architecture de la grappe ainsi que sur la date de floraison. L'analyse de la diversité de l'ensemble des polymorphismes de séquence a mis en évidence une structuration en trois groupes basés sur l'usage des raisins et l'origine géographique : variétés de cuve occidentales, variétés de table orientales et variétés à double fin orientales, dont les deux premiers seraient en cohérence avec respectivement le *proles occidentalis* et le *proles orientalis* de Negrul (1946).

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Matériel végétal

Pour cette étude de diversité de gènes, l'échantillon de thèse de 595 géotypes a été complété par des accessions présentant des mutations phénotypiques pour les caractères cibles étudiés. Le travail d'identification de la collection (cf. §2.3.3.1) a en effet permis de dresser une liste de 225 mutants dont 89 concernent la couleur des baies ou l'architecture des grappes. Parmi eux, 11 mutants ont été retenus en prenant en compte la présence de leurs contreparties « sauvages » dans l'échantillon (tableau 4.2), ce qui a porté à 606 le nombre de géotypes prévus pour cette étude.

Une action spécifique de phénotypage de l'architecture des grappes a été menée en 2011. Elle a porté sur les traits associés à l'activité du gène *VvTFL1A* (Fernandez et al. 2010a) : compacité et largeur de la grappe. La compacité a été notée en 5 classes qualitatives : grappes très compactes, compactes, moyennes, lâches et très lâches. La largeur des grappes a été mesurée en centimètres puis convertie en 5 classes : grappes très étroites, étroites, moyennes, larges et très larges. Les données ont pu être acquises sur 316 géotypes.

4.2.2 Séquençages

Les extractions d'ADN ont été réalisées par Amandine Launay en suivant le protocole décrit par Laucou et al. (2011). Les séquençages de type Sanger ont été réalisés d'une part sur la plateforme AMM de l'équipe DAVEM-AGAP de Montpellier par Amandine Launay (gènes *VvMybA*) et d'autre part au Centre National de Génotypage d'Evry, Unité EPGV-INRA 1279, par Aurélie Bérard (gène *VvTFL1A*).

La position des quatre gènes étudiés sur le génome de référence PN40024 version 12X (*Grape Genome Browser*, www.genoscope.cns.fr/externe/GenomeBrowser/Vitis) est indiquée en **annexe E**. Ces gènes ont été amplifiés et séquencés dans les deux sens *forward* et *reverse*. Les trois gènes *VvMyb* ont été séquencés selon le protocole décrit par Fournier-Level et al. (2009). Les deux régions de la partie codante du gène *VvTFL1A* ont été séquencées selon le protocole décrit par Fernandez et al. (2010b) avec les modifications suivantes : i) amplification PCR réalisée avec la polymérase Taq de Qiagen, ii) purification des produits PCR selon la méthode Agencourt

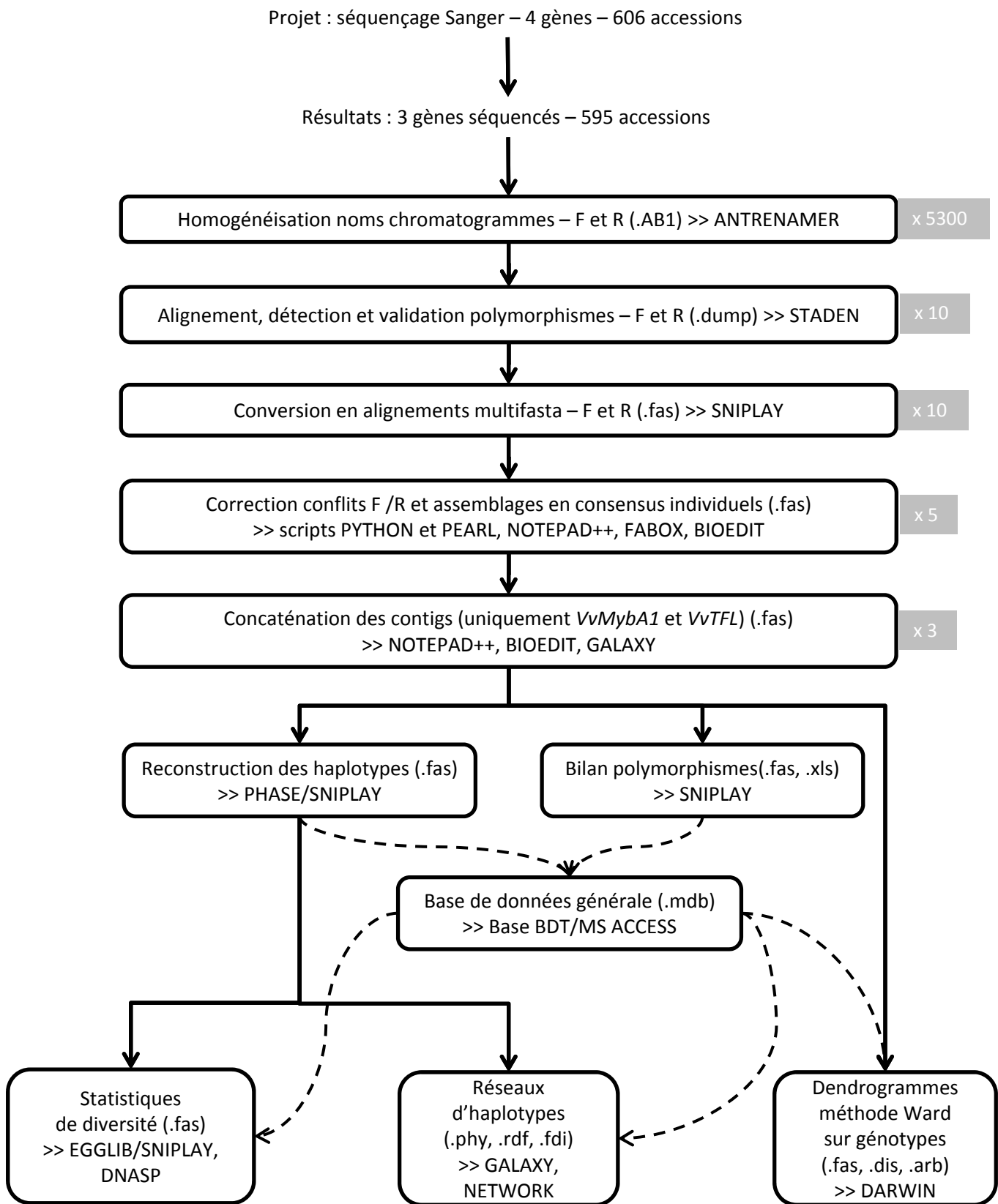


Figure 4.3. Schéma d'analyse des données de polymorphisme de séquence. Les logiciels utilisés sont écrits en majuscules et les formats des fichiers informatiques sont indiqués entre parenthèses.

AMPure (Beckman Coulter, Danvers MA, Etats-Unis), iii) séquençage direct dans les deux sens à l'aide du kit Big Dye Sequencing selon les spécifications du fabricant (Applied Biosystems, Carlsbad CA, Etats-Unis), iv) purification des produits de séquence selon la méthode Agencourt CleanSeq (Beckman Coulter) et v) utilisation d'un séquenceur ABI prism 3130 XL (Applied Biosystems). Les couples d'amorces utilisés sont indiqués dans le tableau 4.3.

4.2.3 Validation et traitement des polymorphismes de séquence

La figure 4.3 présente de schéma général d'analyse des données de polymorphisme depuis le séquençage des amplicons jusqu'au résultat d'analyse de la structuration de la diversité.

Le nom des fichiers de chromatogrammes provenant du CNG d'Evry ont tout d'abord été homogénéisés avec ceux obtenus à Montpellier en série grâce au logiciel ANTRENAMER v2.10 (www.antp.be/software/renamer). L'alignement des séquences a été réalisé avec le programme PREGAP4 v1.5 du logiciel STADEN PACKAGE v2.0.0b8 (Staden et al. 1998). La détection automatique et la validation manuelle des polymorphismes SNP et INDEL ont été faites à l'aide du programme GAP4 v4.10 du même STADEN PACKAGE. La conversion au format « .fasta » des alignements obtenus en sortie de STADEN a été réalisée avec le logiciel en ligne SNIPLAY (Dereeper et al. 2011).

Pour chacune des régions, l'assemblage des séquences F et R en consensus individuels a été fait à l'aide de deux scripts PYTHON et PEARL spécifiques créés par Vincent Maillol et Alexis Dereeper (communications personnelles), ainsi qu'à divers formats de fichiers intermédiaires réalisés avec l'éditeur NOTEPAD++ (<http://notepad-plus-plus.org>), le logiciel BIOEDIT (www.mbio.ncsu.edu/bioedit) et la suite logicielle FABOX ((Villesen 2007). Les consensus individuels des deux régions de *VvMybA1* et des deux régions de *deVvTFL1A* ont été concaténés en un contig par gène avec l'outil « *Concatenate* » de l'environnement GALAXY (Goecks et al. 2010) sur la plateforme SOUTHGREEN (<http://southgreen.cirad.fr>). L'outil « *Compute sequence length* » de cet environnement a été utilisé pour établir le bilan des longueurs des contigs.

Le bilan des polymorphismes, leur fréquence, leur annotation et les tableaux génotypiques ont été générés avec SNIPLAY. Les SNP et INDEL ont été désignés par leur numéro d'ordre sur la séquence consensus de chaque gène, de #1 à #n. Les données génotypiques individuelles ont ensuite été incorporées dans la base BDT pour stockage et création des requêtes faisant appel aux données passeport des génotypes et à leur appartenance aux groupes de diversité définis dans les chapitre précédents.

La reconstruction des haplotypes a été faite avec le programme PHASE v2.1 (Stephens et Donnelly 2003) implémenté dans SNIPLAY, après avoir éliminé les polymorphismes rares ($\leq 0,2$ % i.e. presque exclusivement les singletons). Au cours de cette opération les INDEL ont été codés en SNP bi-alléliques selon : insertion = A, délétion = T et hétérozygote = W.

Les statistiques de diversité ont été calculées sur les alignements génotypiques phasés grâce au programme EGGLIB (De Mita et Siol 2012) implémenté dans SNIPLAY et au logiciel DNASP v5.10 (Librado et Rozas 2009) : nombre de sites polymorphes (S), nombre d'haplotypes (H), diversité haplotypique (H_d), diversité nucléotidique (π), estimateur Theta de Waterson (θ_w) et statistique D de Tajima (D). Les mêmes calculs ont été faits par groupe après avoir généré les sous-fichiers fasta correspondants à l'aide de la base BDT et du logiciel FABOX (Villesen 2007).

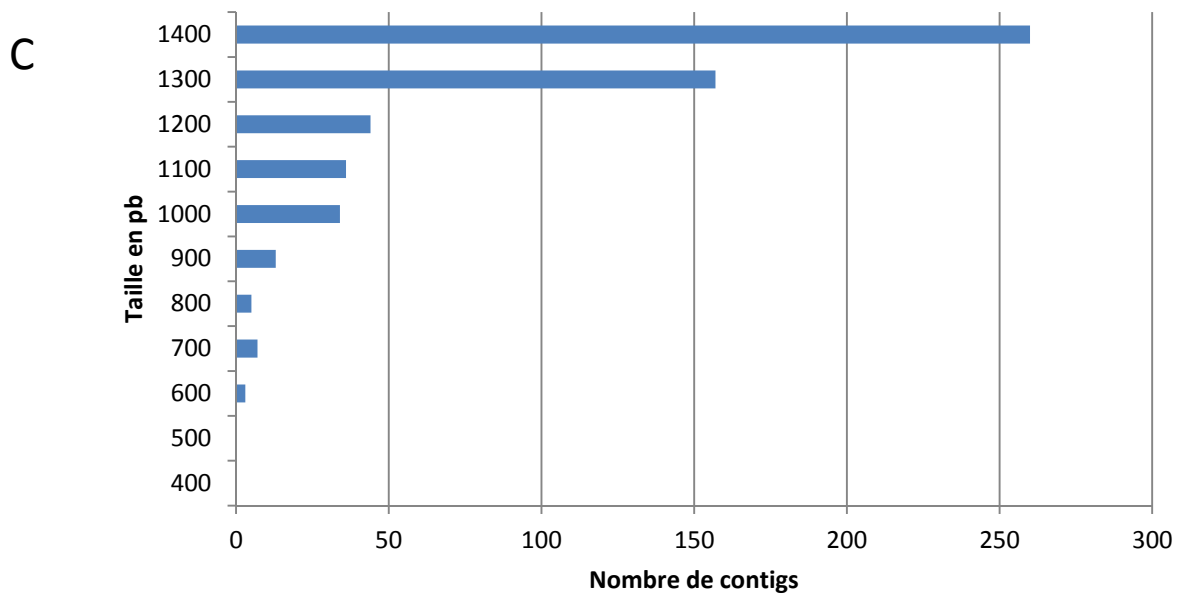
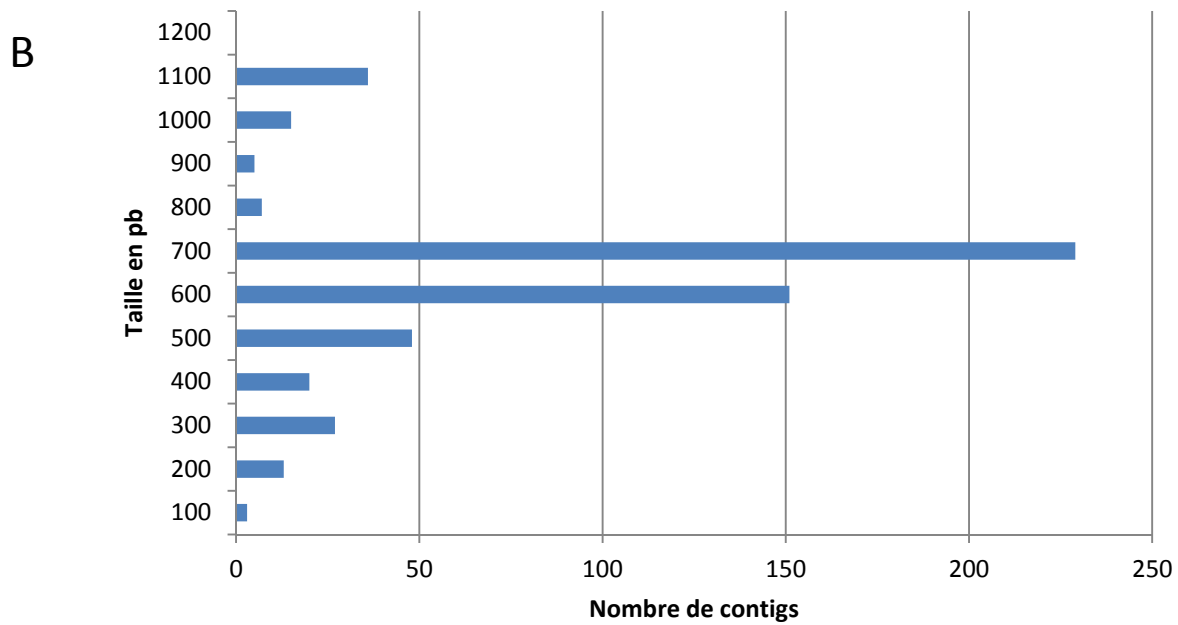
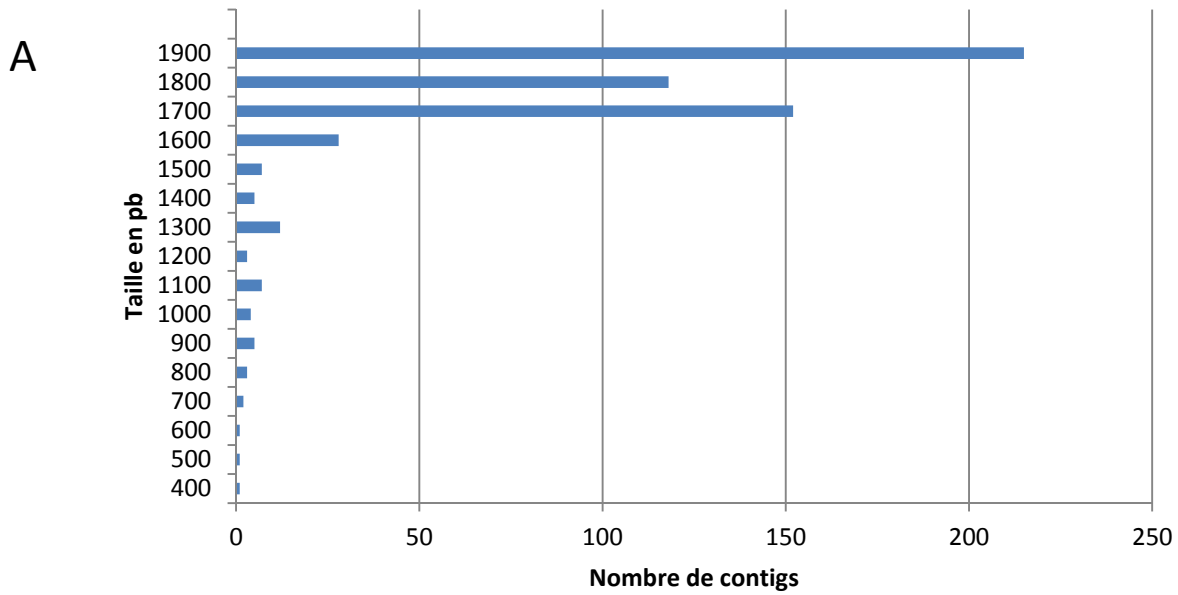


Figure 4.4. Taille des contigs obtenus pour les gènes *VvMybA1* (A), *VvMybA3* (B) et *VvTFL1A* (C).

4.2.4 Structuration de la diversité et représentations graphiques

Après conversion des alignements multifasta par SNIPLAY, une analyse de la totalité des polymorphismes génotypiques détectés a été réalisée pour chaque gène selon la méthode de regroupement hiérarchique de Ward (1963) à l'aide du logiciel DARWIN v5.0.158 (Perrier et Jacquemoud-Collet 2006). Les dissimilarités ont été préalablement calculées sur les génotypes présentant au plus 50 % de données manquantes deux-à-deux. Les dendrogrammes obtenus ont été enracinés sur une espèce *outgroup*, *M. rotundifolia* ou à défaut sur une espèce asiatique de *Vitis*. Les principaux clades mis en évidence pour chacun des trois arbres ont été numérotés afin d'incorporer l'assignation de chaque individu à la base BDT. L'utilisation de cette base a ensuite permis d'établir le profil de chacun des clades en fonction des caractéristiques des variétés.

Afin de mieux comprendre les relations entre les groupes de polymorphisme, des réseaux d'haplotypes ont été construits en utilisant la méthode *median-joining* (Bandelt et al. 1999) implémentée dans le logiciel NETWORK v4.6.1 (Fluxus Technology, www.fluxus-engineering.com) sur les haplotypes non-uniqes.

4.3 Résultats

4.3.1 Séquençages, polymorphismes et diversité nucléotidique

Chacun des quatre gènes étudiés a été séquencé dans deux régions contigües. Malgré les différentes tentatives, les couples d'amorces et les conditions utilisées (Fournier-Level et al. 2009; Fournier-Level et al. 2010) n'ont pas permis d'obtenir d'amplification pour la région 2 (en 5') du gène *VvMybA3* ni pour les deux régions du gène *VvMybA2*. Concernant les cinq autres régions séquencées, seuls 13 individus parmi les 606 étudiés n'ont donné aucun résultat, vraisemblablement à cause d'une qualité et/ou d'une quantité insuffisante de l'ADN extrait.

L'alignement des amplicons pour chaque amorce de séquençage utilisée (i.e. 10 bases STADEN, pour un total de 5304 amplicons), leur assemblage en consensus individuels pour les cinq régions et finalement leur concaténation en trois contigs ont permis d'obtenir des alignements de 564 génotypes pour *VvMybA1*, 555 génotypes pour *VvMybA3* et 560 génotypes pour *VvTFL1A*. La figure 4.4 montre la taille des contigs obtenus pour les trois gènes. La taille moyenne des contigs a été respectivement de 1788 pb, 712 pb et 1326 pb pour des consensus de 1984 pb, 1180 pb et 1460 pb. Les moins bons résultats obtenus pour la région 1 de *VvMybA3* sont à mettre en relation avec une lecture/validation des polymorphismes plus délicate et avec l'absence de résultats pour la région 2 théoriquement chevauchante à l'extrémité 5'.

Le tableau 4.4. présente le bilan général des polymorphismes mis en évidence sur les trois gènes séquencés. Un plus grand nombre de polymorphismes a été trouvé dans le gène *VvMybA1*, aussi bien pour les SNP que pour les INDEL. Les deux autres gènes présentent des valeurs comparables. La fréquence des SNP pour ces trois gènes (1/14 pb à 1/18 pb) est nettement supérieure à celle rencontrée dans d'autres gènes de la vigne (1/49 pb à 1/62 pb) (Lijavetzky et al. 2007; Le Cunff et al. 2008; Emanuelli et al. 2010). Ce résultat s'explique par le fait que ces auteurs avaient analysé un nombre plus restreint de génotypes de *V. vinifera* subsp. *sativa*, alors que notre échantillon est plus grand et comporte aussi des représentants de *sylvestris*, ainsi que des espèces

Tableau 4.4. Bilan général des polymorphismes mis en évidence dans les gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.

Paramètres	<i>VvMybA1</i>	<i>VvMybA3</i>*	<i>VvTFL1A</i>
Nb. accessions	564	555	560
Longueur alignement (pb)	1984	1180	1460
Taille moyenne contigs (pb)	1788	712	1326
Taille régions codantes (pb)	1165	683	1199
Nb. introns	2	2	3
Nb. exons	3	3	4
Taille ORF cADN (pb)	753	468	522
Taille protéine prédite (aa)	250	155	173
Nb. sites polymorphes	167	73	92
Nb. SNP (codant/non-codant)	143 (58/85)	67 (13/54)	79 (16/63)
Nb. INDEL (codant/non-codant)	24 (3/21)	6 (0/6)	10 (0/10)
Nb. SSR (codant/non-codant)	0 -	0 -	3 (0/3)
Freq. SNP	1 par 14 pb	1 par 18 pb	1 par 18 pb
Freq. SNP codant	1 par 13 pb	1 par 21 pb	1 par 32 pb
Freq. SNP non-codant	1 par 14 pb	1 par 16 pb	1 par 14 pb
Freq. INDEL	1 par 83 pb	1 par 197 pb	1 par 146 pb
Freq. INDEL codant	1 par 251 pb	-	-
Freq. INDEL non-codant	1 par 59 pb	1 par 151 pb	1 par 94 pb
Nb. polymorphismes synonymes	17	2	10
Nb. polymorphismes non-synonymes	41	11	6

* Séquence du gène incomplète (exon3 tronqué)

Tableau 4.5. Diversité nucléotidique et haplotypique des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*.

Paramètres	<i>VvMybA1</i>	<i>VvMybA3</i>	<i>VvTFL1A</i>
Nb sites polymorphes (S) (freq > 0.2%)	72	30	43
Nb haplotypes (H)	170	82	58
Diversité haplotypique par site (Hd)	0.843	0.790	0.857
Diversité nucléotidique par site (π)	0.0053	0.0052	0.0024
Estimateur Theta de Watterson par site (θ_W)	0.0076	0.0066	0.0044
Statistique D de Tajima (D)	-0.8134	-0.5173	-1.1826

de *Vitis*. Pour ces mêmes raisons, la fréquence des polymorphismes nucléotidiques des deux gènes *VvMyb* est supérieure à celle décrite par Fournier-Level et al. (2010). Concernant *VvTFL1A*, la fréquence des SNP ne peut être comparée à celle décrite par Fernandez et al. (en préparation) puisque d'une part la région séquencée (3489 pb) comprenait une région promotrice bien plus importante et d'autre part leur échantillon était plus restreint et uniquement composé de *sativa*. Au sein des régions codantes, les SNP sont moins fréquents dans *VvTFL1A* et plus de deux fois plus fréquents dans *VvMybA1*.

La diversité nucléotidique globale, calculée après reconstruction des génotypes phasés en ne retenant que les polymorphismes $\geq 0,2\%$ (i.e. élimination des singletons), est présentée dans le tableau 4.5. Ces résultats confirment la moindre diversité nucléotidique par site du gène *VvTFL1A* et la plus grande diversité de *VvMybA1*. Au niveau de l'échantillon global, aucune des valeurs D de Tajima calculées n'indique un écart significatif à l'hypothèse de neutralité.

4.3.2 Structuration de la diversité du gène *VvMybA1*

4.3.2.1 Polymorphisme de séquence

Le bilan des polymorphismes de séquence mis en évidence dans le gène *VvMybA1* est présenté en figure 4.5. Un total de 167 polymorphismes a été détecté (143 SNP et 24 INDEL), dont 61 dans les exons (1/12 pb), 28 dans les introns (1/7 pb) et 15 dans les régions non traduites (*untranslated regions* ou UTR) (1/10 pb). Parmi ceux-ci, 34 sont non-synonymes dont les trois INDEL de l'exon 3. Seuls 72 polymorphismes ont une fréquence supérieure à 0,2 % (i.e. non singletons) dont 60 chez les cépages, 25 chez les lambrusques et 67 chez les *Vitis sp.*

Ces nombres sont à comparer aux 20 polymorphismes trouvés par Fournier-Level et al. (2009) dans la même région sur 141 cépages, aux 46 polymorphismes (36 SNP et 10 INDEL) trouvés par This et al. (2007) sur 100 cépages à baies colorées et aux 198 polymorphismes (167 SNP et 31 INDEL) trouvés par Péros et al. (en préparation) sur 40 espèces de *Vitis*.

Les 31 SNP non-synonymes se positionnent dans les trois exons et concernent une proportion importante des lambrusques autochtones analysées (77 %), la totalité des espèces de *Vitis* ainsi que 114 cépages plutôt anciens, de cuve et à baies noires (mais aussi roses et rouges).

Parmi les INDEL remarquables, l'élément *Gret1* (polymorphisme #10) est rencontré chez 196 variétés cultivées à baies blanches ; il correspond à l'haplotype *VvMybA1^{T^A}* publié (cf. figure 4.1). En revanche, le couple d'amorces LTR5-C utilisé n'a pas permis d'amplifier la région promotrice indiquant la présence de cet allèle chez 11 variétés blanches (ex. 'Valenci blanco', 'Khalt'). Par ailleurs, l'élément *Gret1* a été trouvé à l'état hétérozygote chez 10 lambrusques autochtones¹⁶ (40 % d'entre-elles). Les 196 variétés à baies blanches ayant *Gret1* sont remarquablement homogènes. Dix-sept polymorphismes permettent cependant d'individualiser deux groupes de cépages blancs particuliers :

- SNP #165, #166 et #167 : 'Agadaï', 'Arneis', 'Bellone', 'Blanc de Rafsaï', 'Muscat à petits grains blancs', 'Olivette blanche', 'Torrantes riojano' et 'Valenci blanco'.

¹⁶ La présence de l'allèle *Gret1* à l'état hétérozygote n'a pas été recherchée sur les cépages à baies colorées, ni sur les accessions de *Vitis sp.*

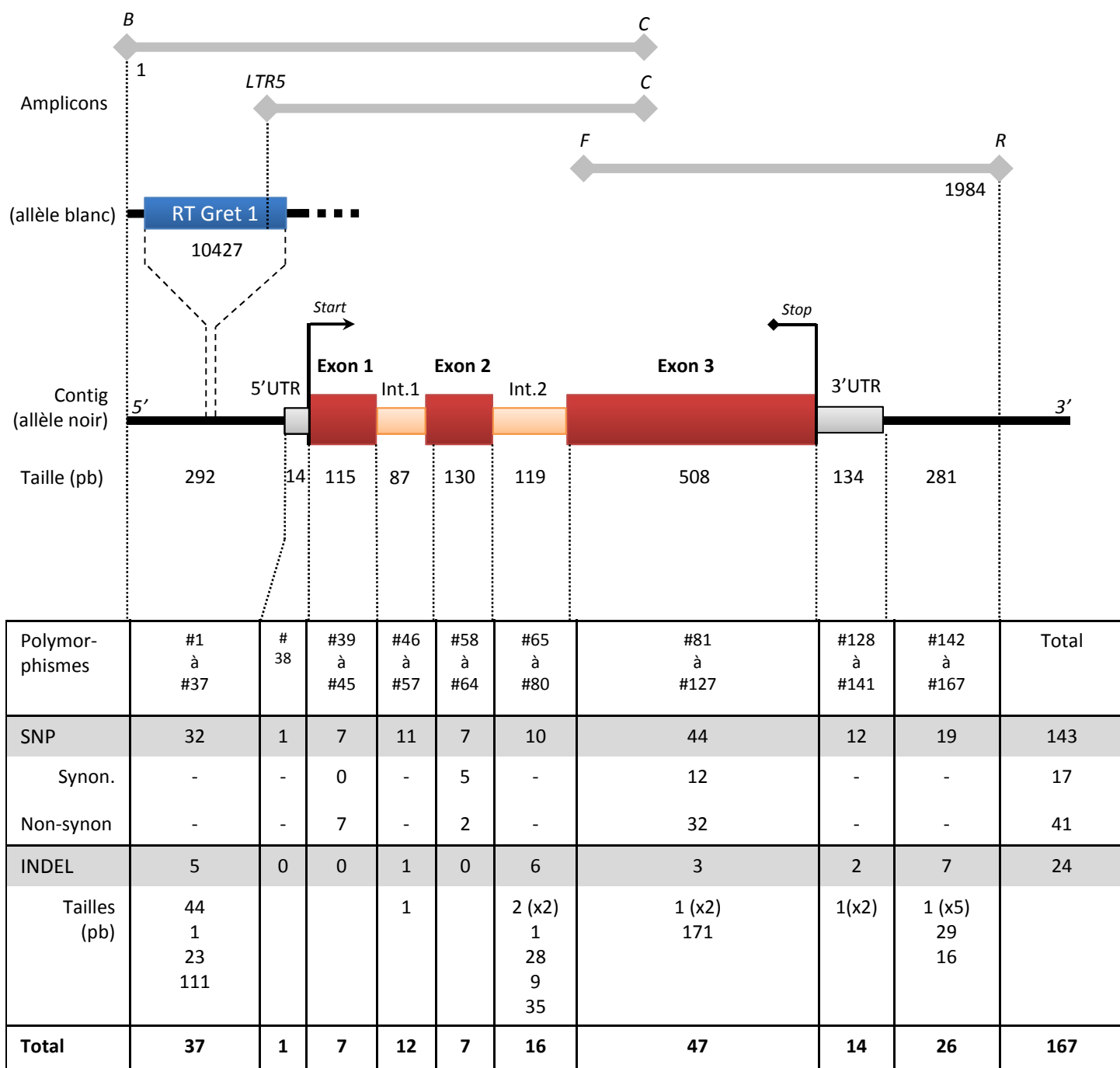


Figure 4.5. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvMybA1* pour les 564 génotypes de l'échantillon étudié.

- SNP #89, #97, #104, #131, #142, #145, #156, #161, #163, #164 et INDEL #140 (1 pb) : 'Bombino bianco', 'Khoussainé blanc', 'Rannii Vira' et 'Siah'.

L'élément *Gret1* n'a été retrouvé à l'état homozygote chez aucun des cépages roses ou rouges analysés. En revanche, l'élément « solo LTR » de 829 pb correspondant à l'élimination de *Gret1* (i.e. haplotype *VvmybA1^{RUO}*, cf. figure 4.1) a été retrouvé chez quatre cépages roses ou rouges : 'Aragatzi', 'Muscat à petits grains roses', 'Olivette rose', et 'Razachie rosie'.

Quatre autres INDEL ont été trouvés associés : #6 (44 pb), #15 (1 pb), #20 (111 pb) et #74 (33 bp). Ils correspondent à l'haplotype *VvMybA1^{SUB}* déjà répertorié. Nous avons rencontré cet haplotype chez 15 variétés noires, 1 rouge et 1 rose, principalement grecques et orientales : 'Aetonychi mavro', 'Aidani mavro', 'Assouad karech', 'Chava', 'Criolla grande sanjuanina', 'Heptakilo', 'Ichkimar', 'Kara ouzume Aschkhabadsky', 'Kizil sapak faux', 'Koutlaksy belyi', 'Maratheftico', 'Matrassa', 'Mission', 'Montepulciano', 'Roméico', 'Voudomato', 'Wildrebe von Bauer'.

Nous avons mis en évidence une insertion de 29 pb (INDEL #154) présente à l'état homozygote dans 5 espèces asiatiques et américaines (noté aussi par Péros et al. en préparation), 26 lambrusques et 16 cépages : 'Black Morocco', 'Blank Blauer', 'Brachetto', 'César', 'Freisa', 'Fumin', 'Lambrusco Marani', 'Molinera gorda', 'Mondeuse', 'Mourisco tinto', 'Muscat de Roussé', 'Muscat d'Eisenstadt', 'Nero grosso', 'Nimrang rouge', 'Roi des précoces' et 'Tinta Barroca'. Cet INDEL se retrouve également à l'état hétérozygote dans 101 autres génotypes diversifiés, dont la plupart des lambrusques (remarque : ce résultats, obtenu en lecture *reverse*, devra être confirmé dans le sens *forward*). Cet INDEL #154 pouvant être associé aux deux haplotypes publiés *VvMybA1^{AFL}* et *VvMybA1^{SUB}*, ou aux INDEL #6 et #20 nous proposons de codifier trois nouveaux haplotypes :

- *VvMybA1^{FRE}* (pour 'Freisa') quand il est associé au *VvMybA1^{AFL}* ;
- *VvMybA1^{VCA}* (pour *V. californica*) quand il est associé au *VvMybA1^{SUB}* ;
- *VvMybA1^{BAL}* (pour *V. balanseana*) quand il est associé aux INDEL #6 et #154.

On notera que *VvMybA1^{FRE}* est représenté uniquement par des variétés de *vinifera*, alors que *VvMybA1^{VCA}* et *VvMybA1^{BAL}* ne sont représentés que par des espèces de *Vitis*.

Enfin, 5 autres INDEL ont été rencontrés uniquement chez des espèces hors-groupe : #17 (23 pb) concerne *V. cinerea* et *V. riparia* ; #69 (28 pb) est spécifique de *V. californica* ; #70 (9 pb) et #160 (16 pb) sont spécifiques de *V. balanseana* ; #115 (171 pb) concerne *V. balanseana*, *V. californica*, *V. davidii*, *V. flexuosa* et *V. pentagona*. Ceci confirme les résultats de Péros et al. (en préparation).

Les mutants de couleur de baie des variétés 'Grenache', 'Muscat à petits grains' et 'Pinot' diffèrent respectivement par 6, 2 et 7 polymorphismes (tableau 4.6). Malheureusement, la forme sauvage 'Pinot noir' n'a pu être séquencée pour ce gène, ainsi que le mutant 'Chenin rose'.

Après élimination des polymorphismes rares (fréquence $\leq 0,2\%$), 72 sites polymorphes (43 %) ont été utilisés pour reconstruire les haplotypes. Au total, 170 haplotypes distincts ont été reconstruits, dont 94 correspondaient à un seul génotype. Le réseau a été construit avec les 76 haplotypes trouvés au moins deux fois dans l'échantillon.

Tableau 4.6. Polymorphismes de séquence du gène *VvMybA1* pour des mutants de couleur des baies du 'Grenache', 'Muscat à petits grains' et 'Pinot'.

Locus	Cépages et polymorphismes		
	Grenache blanc	Grenache gris	Grenache noir
INDEL #10 = <i>Gret1</i>	Présence	Absence	Absence
SNP #90 (exon3, non syn.)	G : G	G : G	G : T
SNP #133	T : T	T : T	C : T
SNP #141	Présence	Présence	Hétérozygote
SNP #146	Présence	Présence	Hétérozygote
SNP #161	C : C	C : C	T : T
	Muscat à petits grains blancs	Muscat à petits grains roses	Muscat à petits grains rouges
INDEL #10 = <i>Gret1</i>	Présence	Absence	?
SNP #166	A : A	C : C	C : C
SNP #167	C : C	A : A	A : A
	Pinot blanc	Pinot gris	Pinot teinturier
INDEL #10 = <i>Gret1</i>	Présence	Absence	Absence
SNP #89 (exon3, syn.)	C : C	C : C	A : C
SNP #90 (exon3, non syn.)	G : G	G : G	T : T
SNP #106 (exon3, non syn.)	A : A	A : A	T : T
INDEL #155	Absence	Absence	Hétérozygote
SNP #156	T : T	T : T	A : T
SNP #161	C : C	C : C	T : T
SNP #164	T : T	T : T	A : A

Tableau 4.7. Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvMybA1*.

Paramètres	<i>Lambrusques autochtones</i>	Cépages (total)	Cépages noirs	Cépages blancs	Cépages roses et rouges	Groupe neutre N1	Groupe neutre N2	Groupe neutre N3	Groupe neutre N4	Cépages primitifs	Cépages anciens	Cépages modernes	Cépages contemp.
Nb accessions (N)	61	429	190	196	40	202	78	94	114	59	201	87	66
Nb sites polymorphes (S) (freq > 0.2%)	25	60	53	17	40	60	55	41	47	58	59	50	36
Nb haplotypes (H)	28	155	116	8	24	99	33	55	57	43	88	48	40
Diversité haplotypique par site (Hd)	0.86059	0.7949	0.99735	0.03544	0.79937	0.84373	0.6909	0.73114	0.7484	0.86788	0.72793	0.7745	0.81147
Diversité nucléotidique par site (π)	0.00224	0.00499	0.00674	0.00014	0.00507	0.00457	0.00365	0.00531	0.00572	0.00488	0.00517	0.00481	0.00413
Estimateur Theta de Watterson par site (θ_W)	0.0035	0.00612	0.00603	0.00197	0.00606	0.00663	0.0073	0.00582	0.00642	0.00778	0.00678	0.00659	0.00525
Statistique D de Tajima (D)	-1.05405	-0.49866	0.3349	-2.27099	-0.52407	-0.88559	-1.53247	-0.25771	-0.3208	-1.1776	-0.6779	-0.81257	-0.64281

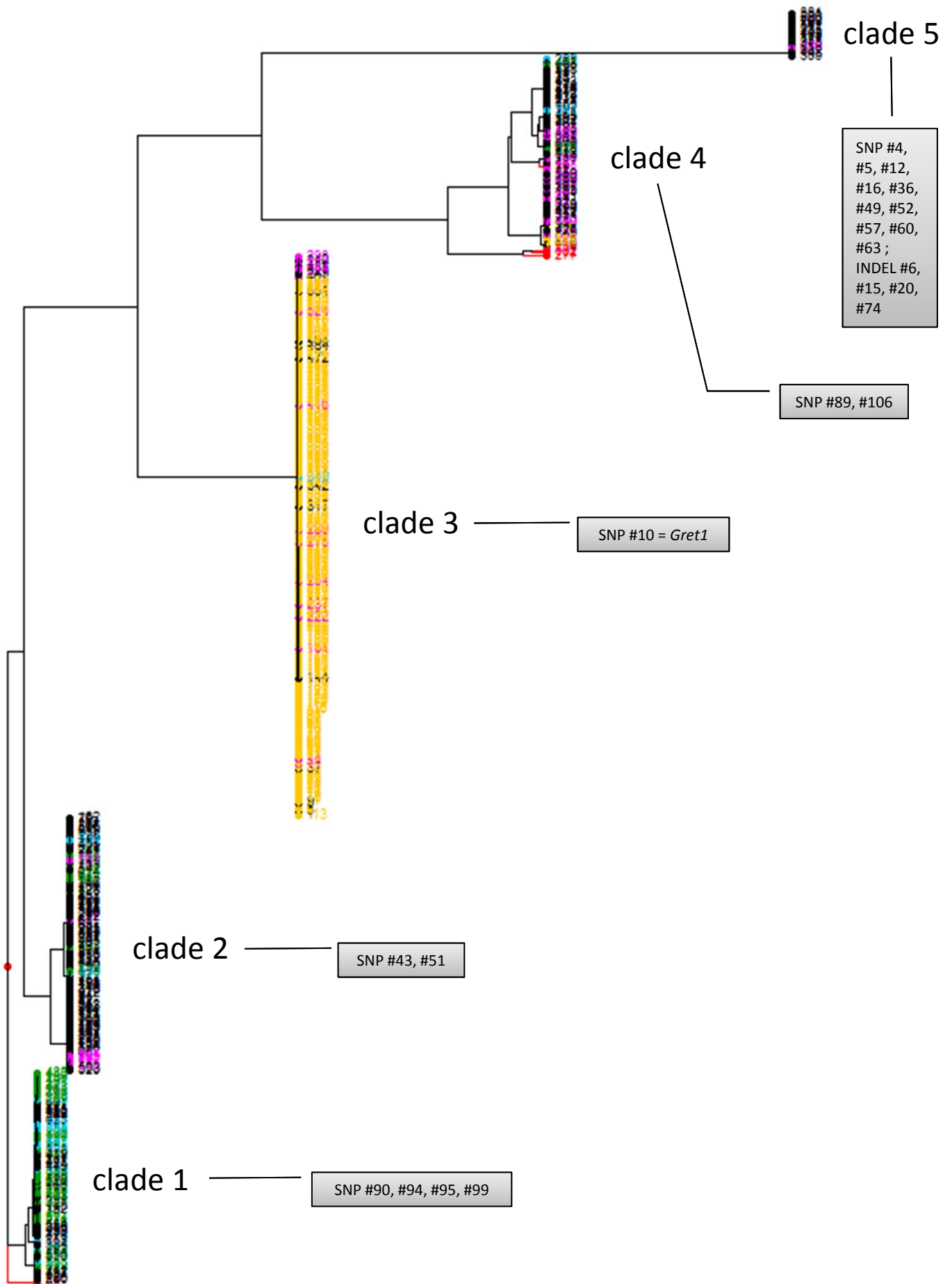


Figure 4.6. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VvMybA1*. Code couleur des accessions : *Vitis sp.* (rouge) ; lambrusques autochtones (vert) ; lambrusques intermédiaires (bleu clair) ; cépages à baies blanches (jaune) ; cépages à baies rouges ou roses (rose) ; cépages à baies noires (noir). Les principaux polymorphismes de séquence caractérisant les clades sont indiqués.

Les statistiques de diversité nucléotidique calculées avec les 170 haplotypes pour différents niveaux de regroupement (couleur de baies, groupes neutres, groupes historiques) figurent dans le tableau 4.7.

Bien que les effectifs ne soient pas équilibrés entre les *sylvestris* et les *sativa*, on observe une diversité nucléotidique et haplotypique légèrement plus faible chez les lambrusques que chez les cépages, en rapport avec la création de diversité pour ce caractère phénotypique majeur.

Toutes les valeurs de diversité nucléotidique (π) et de Théta de Watterson (θ_W) calculées sur 429 cépages puis sur les trois groupes de couleur ont été trouvées supérieures à celles obtenues par Fournier-Level et al. (2009) sur 137 cépages. De même, nos résultats confirment sur un plus grand échantillon la diversité plus importante existant chez les cépages noirs et roses-rouges par rapport aux blancs ainsi que la valeur négative du D de Tajima (-2,27, significative au seuil de 1 %) qui rend compte de la sélection de ce gène. Aucune autre valeur de D de Tajima n'est significative au seuil de 10 %.

Enfin, les groupes historiques sont également peu différenciés à l'exception des variétés définies comme primitives (C-PRIM) qui montrent une diversité un peu supérieure et un D de Tajima négatif (valeur non significative).

4.3.2.2 Dendrogramme

L'arbre obtenu par la méthode de regroupement hiérarchique de Ward sur la totalité des polymorphismes de la séquence de *VvMybA1* est présenté en figure 4.6. Ce dendrogramme a été enraciné sur l'espèce *M. rotundifolia*. Il compte 5 clades principaux.

Le **clade 1** est principalement expliqué par les polymorphismes suivants : SNP 1 (région intergénique 5') et SNP #90, #94, #95 et #99 (exon 3, les deux premiers étant non-synonymes). Il est composé de 85 génotypes, majoritairement des lambrusques autochtones (76 % de l'effectif analysé) et intermédiaires (71 % de l'effectif analysé). Deux espèces font partie de ce clade (*V. amurensis* et *V. coignetiae*). Il compte également des cépages primitifs (ex. 'Colorino', 'Mancin', 'Corbeau', 'Tinto Cao') et des cépages anciens (ex. 'Carcajolo', 'Fer', 'Pinot'). Les 32 cépages de ce clade sont exclusivement des raisins de cuve à baies noires et appartiennent très majoritairement au groupe neutre N1 occidental. 76 % des accessions de ce clade ont le chlorotype A, 13 % le chlorotype D et 6 % le chlorotype C.

Le **clade 2** est principalement expliqué par les SNP #43 (exon 1, non synonyme) et #51 (intron 1). Il est composé de 104 génotypes, principalement des cépages primitifs (ex. 'Petit Verdot', 'Ancellota', 'Sytnich', 'Croatina') et anciens (ex. 'Ahmeur bou Ahmeur', 'Cabernet franc', 'Grenache', 'Primitivo', 'Xynomavro'). Il compte également 10 lambrusques autochtones (20 % de l'effectif analysé) et 2 lambrusques intermédiaires. Les cépages de ce clade sont surtout des raisins de cuve mais aussi des raisins à double fin. Ce clade regroupe la plupart des variétés à baies noires de l'échantillon analysé (45 %), ainsi que quelques variétés roses et rouges (ex. 'Ahmeur bou Ahmeur', 'Grec rouge', 'Kövidinka') regroupés dans un sous-clade bien individualisé. Il compte relativement peu de variétés femelles par rapport aux autres clades. Les cépages appartiennent à 57 % au groupe neutre N1 occidental et à 16 % au groupe N2 centre-européen. 45 % des accessions de ce clade ont le chlorotype A, 26 % le chlorotype C et 26 % le chlorotype D et 2 % le chlorotype B.

Le **clade 3** est caractérisé par l'INDEL #10 (élément *Gret1*) et regroupe logiquement de ce fait la totalité des variétés à baies blanches analysées, quel que soit leur usage ou leur origine (qui sont tous deux diversifiés), à l'exception de trois variétés orientales ('Khoussainé blanc', 'Rannii Vira' et 'Siah') qui se positionnent dans le clade 4. Aucune lambrusque autochtone ne fait partie de ce clade. Au sein du sous-clade non-polymorphe des 196 variétés blanches figurent aussi 11 variétés à baies roses (60 % de l'effectif analysé). Dans le second sous-clade bien individualisé on rencontre une variété rose ('Moscatel rosado') et trois variétés traditionnelles rouges ('Rosa menna di vacca', 'Molinerà gorda' et 'Roussaïtis'). Ce clade regroupe la quasi-totalité des variétés muscatées et aromatiques analysées et plus de la moitié des variétés apyrènes ce qui est à mettre en relation avec la couleur des baies. Au niveau chlorotypique, il s'agit du clade ayant la composition la plus diversifiée : 30 % des variétés portent le chlorotype A (33 % de l'échantillon), 6 % le chlorotype B (50 % de l'échantillon), 26 % le chlorotype C (49 % de l'échantillon) et 37 % le chlorotype D (50 % de l'échantillon).

Le **clade 4** est principalement relié aux SNP #89 et #106 (exon 3, non synonymes) et dans une moindre mesure à 34 autres SNP de faible fréquence. Il est composé de 81 génotypes : 73 cépages, 2 lambrusques autochtones, 2 lambrusques intermédiaires et 4 espèces (*V. balanseana*, *V. californica*, *V. flexuosa* et *V. riparia*). Les cépages sont historiquement récents (40 % de C-MODE et C-CONT) et anciens (29 %, ex. 'Abouhou', 'Cahours', 'Grignolino', 'Saperavi') ; seuls 10 % sont des cépages primitifs, tous italiens (ex. 'Freisa', 'Lambrusco Maestri', 'Rossignola'). Ce clade contient une majorité des cépages à baies noires mais également 12 variétés à baies rouges, soit 70 % de l'effectif analysé, (ex. 'Ferral', 'Glycostaphyllo', 'Muscat rouge de Madère', 'Naosé', 'Nimrang rouge'), 3 variétés roses ('Aragatzi', 'Coadà vulpii' et 'Kizil Yakdona') ainsi que les trois variétés blanches atypiques évoquées dans le clade précédent ('Khoussainé blanc', 'Rannii Vira' et 'Siah'). On notera que l'étude de parenté présentée dans le chapitre 2 avait permis de découvrir que l' 'Aragatzi' et le 'Kizil Yakdona' étaient issus du 'Khoussainé blanc'. La proportion de variétés de table, apyrènes et femelles est plus importante que dans les autres clades. De la même façon c'est le clade qui, proportionnellement à sa taille, regroupe les plus de variétés des groupes neutres N3 et N4 orientaux. Le profil chlorotypique de ce clade se caractérise par une prépondérance de l'haplotype D (43 %) face aux haplotypes A (25 %), C (22 %) et B (10 %).

Le **clade 5** est nettement relié aux SNP #4, #5, #12, #16, #36, #49, #52, #57, #60, #63 et aux INDEL #6, #15, #20, #74 qui correspondent à l'haplotype *VvMybA1^{SUB}* particulier. Il n'est composé que de 18 cépages majoritairement grecs et orientaux (ex. 'Heptakilo', 'Aetonychi mavro', 'Assouad karech' et aussi 'Mission' d'Espagne et 'Montepulciano' d'Italie) faisant partie des groupes neutres N3 et N4. Ces variétés de cuve et de table sont généralement anciennes, à baies noires (à deux exceptions, 'Ichkimar' rouge et 'Koutlaksy belyi' rose) et avec une forte proportion de variétés à fleurs femelles (22 %). Le chlorotype D est majoritaire (50 %) suivi du C (37 %) et du B (13 %) ; le chlorotype A n'est pas représenté. On remarquera dans ce clade la présence d'un cépage à l'origine géographique atypique, le 'Wildrebe von Bauer'.

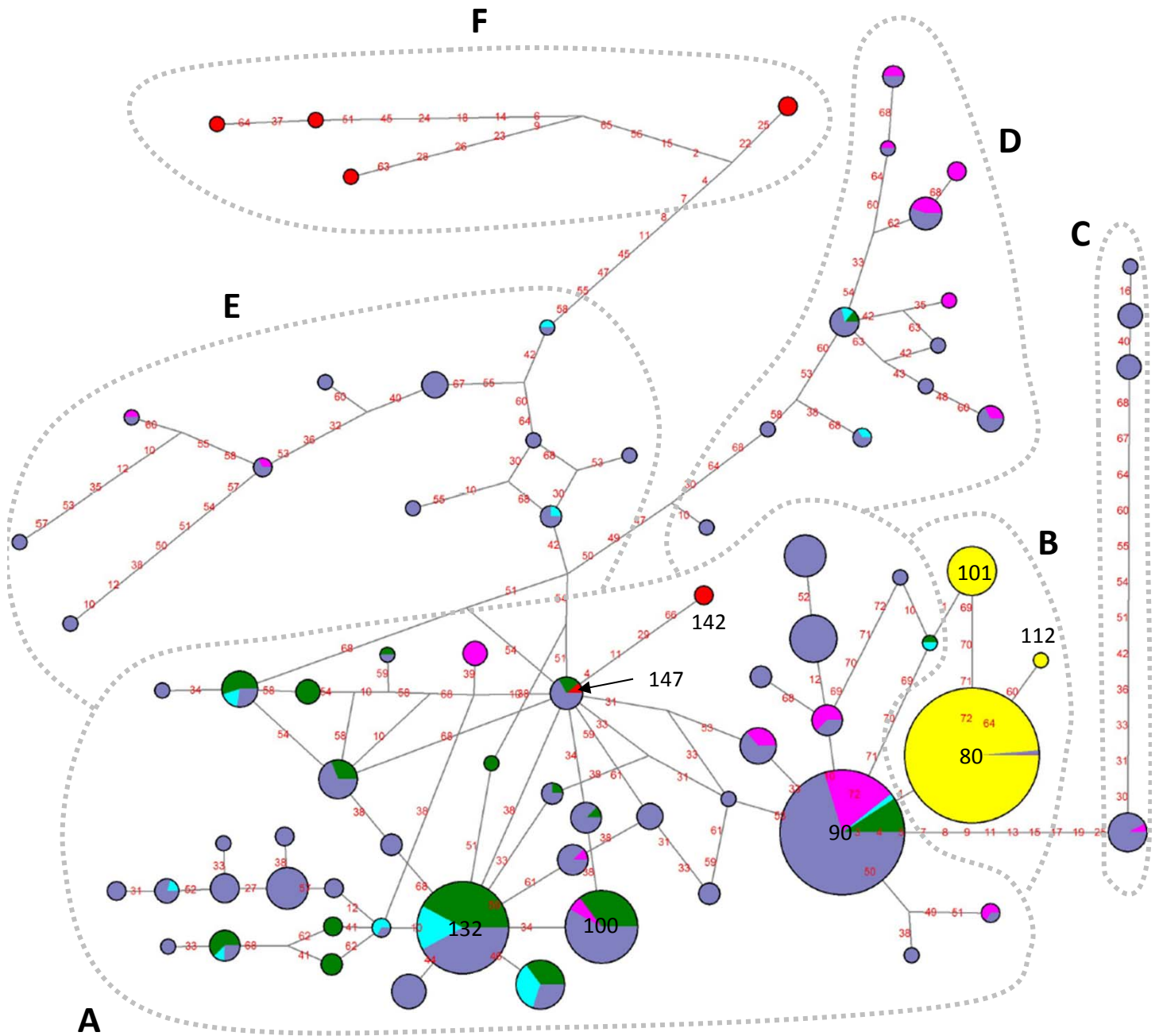


Figure 4.7. Réseau obtenu selon la méthode *median-joining* avec 73 haplotypes reconstruits pour le gène *VvMybA1*. Chaque diagramme circulaire représente un haplotype distinct. Leur taille est proportionnelle à leur fréquence. Les espèces de *Vitis* autres que *V. vinifera* sont représentées en rouge, les lambrusques autochtones (subsp. *sylvestris*) sont représentées en vert, les lambrusques métisses en bleu clair, les cépages à baies noires en violet, les cépages à baies roses ou rouges en fuchsia et les cépages à baies blanches en jaune.

4.3.2.3 Réseaux d'haplotypes

Le réseau obtenu avec les 76 haplotypes non-uniqes reconstruits pour le gène *VvMybA1* est présenté en figure 4.7. Il présente une topologie générale en six groupes qui s'articulent autour de l'haplotype 147 représenté par l'espèce asiatique *V. pentagona*, deux *sylvestris* et six cépages traditionnels (ex. 'Badagui noir'). Cet haplotype se trouve connecté à l'haplotype 142 représenté par les espèces asiatiques *V. amurensis* et *V. coignetiae*.

L'haplotype 147 est contenu dans le groupe A qui correspond à la totalité des clades 1 et 2 du dendrogramme présenté dans la figure précédente ainsi qu'à une petite partie des clades 3 et 4. Les 23 variétés qui figuraient dans le clade 3 sont à baies roses (ex. 'Turki'), rouges (ex. 'Molinera gorda') ou noir-rougeâtres (ex. 'Skylopnichtis'). Les 15 variétés du clade 4 sont également roses (ex. 'Coadă vulpii'), noir-rougeâtres (ex. 'Hunisa') et surtout rouges (ex. 'Muscat rouge de Madère', 'Ahmar Derani'). C'est le seul groupe à contenir des haplotypes de *sylvestris* (ex. 100, 132). L'haplotype 90 est représenté par 120 variétés et lambrusques d'origine diversifiée et correspond à l'haplotype *VvMybA1*^{AFL} typique.

Le groupe B, principalement représenté par l'haplotype 82, est celui de l'allèle blanc de *VvMybA1* contenant l'élément *Gret1* (i.e. *VvMybA1*^{TA}) qui les distingue de l'haplotype 90. L'haplotype 101 est représenté par les 8 variétés blanches distinguées par les SNP #165, #166 et #167 ('Agadaï', 'Arneis', 'Bellone', 'Blanc de Rafsaï', 'Muscat à petits grains blancs', 'Olivette blanche', 'Torrantes riojano' et 'Valenci blanco'). L'haplotype 112 est représenté par le 'Bombino bianco' et la 'Sultanine'. Ce groupe correspond à plus de 90 % au clade 3 du dendrogramme précédent, à l'exception des haplotypes de 23 variétés évoquées ci-dessus qui se retrouvent dans le groupe A.

Le groupe C, bien individualisé, correspond exactement au clade 5 du dendrogramme (anciens cépages de cuve grecs et orientaux) et à l'haplotype *VvMybA1*^{SUB}. Dans ce réseau, cet haplogroupe semble dériver de l'haplotype 90.

Les groupes D, E, F, bien individualisés dans le réseau, correspondent à une subdivision du clade 4 du dendrogramme.

Le groupe D correspond à des variations de l'haplotype *VvMybA1*^{FRE}. Il contient les haplotypes de variétés de tables plutôt récentes appartenant au groupe neutre N4 oriental, à baies noires (ex. 'Black Monukka') ou rouges (ex. 'Nimrang rouge') ainsi que des variétés traditionnelles de cuve du groupe neutre N1 occidental (ex. 'Poulsard', 'Mondeuse', 'Tibouren').

Le groupe E correspond à des variétés d'origine diversifiée. Leurs seuls points communs semblent être leur chlorotype majoritaire D et leur groupe de diversité neutre N3 et N4 (ex. 'Danugue', 'Morrastel', 'Cornalin', 'Naosé', 'Odjaleschi', 'Saperavi', 'Tinta Barroca', 'Vintaïu').

Enfin le groupe F contient tous les haplotypes des *Vitis* *sp.* qui n'étaient pas associées à l'haplotype 147 (*V. balanseana*, *V. californica*, *V. cinerea*, *V. riparia*), c'est-à-dire des variations de l'haplotype *VvMyb*^{VCA}.

4.3.3 Structuration de la diversité du gène *VvMybA3*

4.3.3.1 Polymorphisme de séquence

Le bilan des polymorphismes de séquence mis en évidence dans le gène *VvMybA3* est présenté en figure 4.8. Un total de 73 polymorphismes a été détecté (67 SNP et 6 INDEL), dont 13 dans les exons (1/36 pb), 14 dans les introns (1/15 pb) et 46 dans la région promotrice (1/14 pb). Ce nombre est à comparer aux 19 polymorphismes trouvés sur 141 cépages par Fournier-Level et al. (2009) dans la même région. Parmi les 67 SNP, 11 sont non-synonymes. Seuls 30 polymorphismes ont une fréquence supérieure à 0,2 %, dont 19 chez les cépages et 10 chez les lambrusques autochtones.

Les 11 SNP non-synonymes se positionnent dans les deux premiers exons et concernent 20 cépages, 22 lambrusques (37 %) et 4 espèces.

Parmi les INDEL, l'insertion #4 (8 pb) ne concerne que l'espèce *V. californica*, l'insertion #64 (2 pb) que l'espèce *V. davidii* et la délétion #74 (22 pb) que *V. amurensis* et *V. riparia*.

La délétion #37 (2 pb) et l'insertion #63 (1 pb) concernent 2 lambrusques et 6 cépages ('Assyl kara', 'Kichmich tcherni', 'Monica femelle' et 'Velica') mais elles se retrouvent étrangement à l'état hétérozygote dans la totalité des autres accessions.

Aucun polymorphisme n'a été noté chez les mutants de couleur de baie par rapport à leur contrepartie sauvage, à l'exception du SNP #26, de lecture très problématique, entre les différentes formes de 'Chenin' et de 'Grenache'.

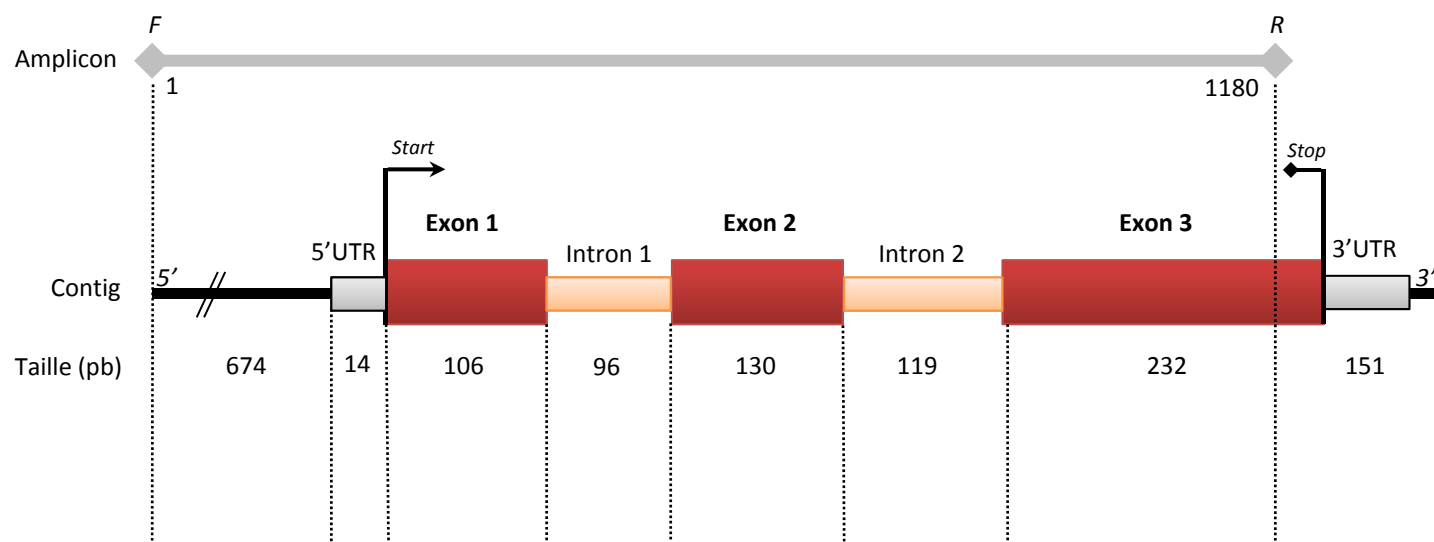
Après élimination des polymorphismes rares (fréquence $\leq 0,2$ %), 30 sites polymorphes (41 %) ont été utilisés pour reconstruire les haplotypes. Au total, 82 haplotypes distincts ont été reconstruits, dont 28 correspondait à un seul génotype. Le réseau a été construit avec les 54 haplotypes trouvés au moins deux fois dans l'échantillon.

Les statistiques de diversité nucléotidique et haplotypique calculées avec les 82 haplotypes pour différents niveaux de regroupement (couleur de baies, groupes neutres et groupes historiques) figurent dans le tableau 4.8. Etant donné les effectifs considérés, il n'existe pas de différence notable de diversité nucléotidique ni haplotypique entre les groupes étudiés, à l'exception des cépages à baies blanches qui apparaissent légèrement moins diversifiés avec une valeur D de Tajima positive (1,92) mais non significative. Ce résultat est toutefois en contradiction avec la valeur significativement négative (-2,15) trouvée par Fournier-Level et al. (2009) qui était interprétée comme la sélection de *VvMybA3* par effet « autostop » avec l'élément *Gret1* de *VvMybA1*.

4.3.3.2 Dendrogramme

L'arbre obtenu par la méthode Ward sur la totalité des polymorphismes de la séquence de *VvMybA3* est présenté en figure 4.9. Ce dendrogramme a été enraciné sur l'espèce *V. flexuosa* étant donné que la séquence de *M. rotundifolia* n'était pas disponible. Il compte 5 clades principaux.

Le tableau 4.9 donne la correspondance de ces clades avec ceux mis en évidence précédemment pour *VvMybA1*. On constate que les structures de la diversité des deux gènes ne sont pas superposables, sauf pour deux cas particuliers :



Polymorphismes	#1 à #45	#46	#47 à #53	#54 à #65	#66 à #71	#72 et #73	-	Total
SNP	42	1	7	10	6	1	0	67
Synon.	-	-	0	-	2	-	-	2
Non-synon	-	-	7	-	4	-	-	11
INDEL	3	0	0	2	0	1	0	6
Tailles (pb)	8 1 2			1 2		22		
Total	45	1	7	12	6	2	0	73

Figure 4.8. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvMybA3* pour les 555 génotypes de l'échantillon étudié.

Tableau 4.8. Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvMybA3*.

Paramètres	Lambrusques autochtones	Cépages (total)	Cépages noirs	Cépages blancs	Cépages roses et rouges	Groupe neutre N1	Groupe neutre N2	Groupe neutre N3	Groupe neutre N4	Cépages primitifs	Cépages anciens modernes	Cépages contemp.
Nb accessions (N)	59	424	187	194	40	198	76	97	110	59	198	87
Nb sites polymorphes (S) (freq > 0.2%)	10	19	19	9	8	18	13	14	13	13	15	13
Nb haplotypes (H)	26	54	54	12	10	40	22	25	25	21	38	23
Diversité haplotypique par site (Hd)	0.8605	0.75787	0.86318	0.57248	0.71108	0.78473	0.72159	0.75632	0.74994	0.77908	0.74701	0.803
Diversité nucléotidique par site (π)	0.00284	0.00523	0.00554	0.00441	0.00343	0.00537	0.00459	0.00537	0.00518	0.00497	0.00521	0.00546
Estimateur Theta de Watterson par site (Θ_W)	0.00246	0.00443	0.00561	0.00231	0.00223	0.00463	0.0039	0.00419	0.00369	0.00408	0.00389	0.00396
Statistique D de Tajima (D)	0.38424	0.42007	-0.02939	1.92431	1.35958	0.39183	0.44764	0.71326	0.98661	0.57989	0.80482	0.95066

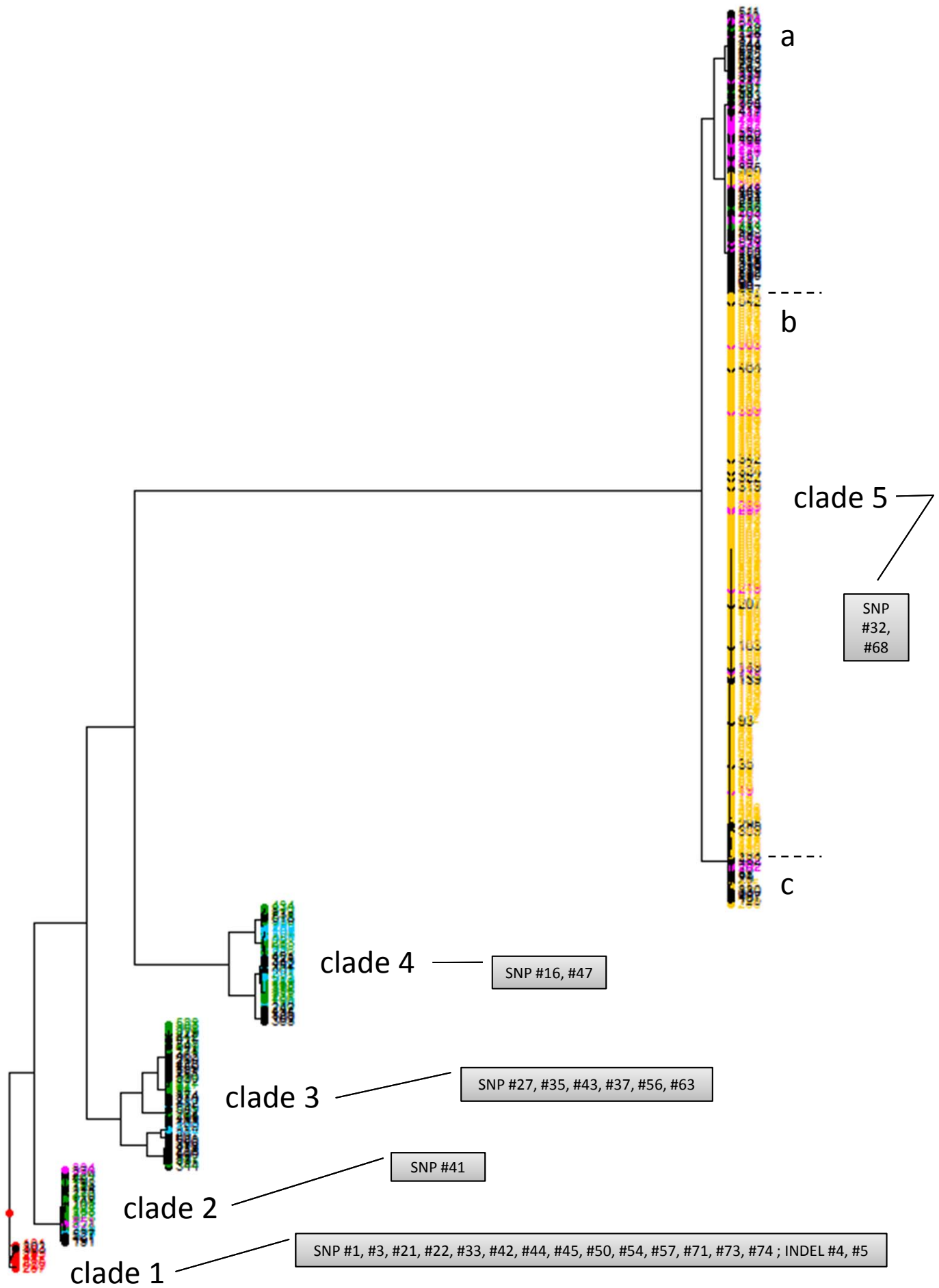


Figure 4.9. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VvMybA3*. Code couleur des accessions : *Vitis sp.* (rouge) ; lambrusques autochtones (vert) ; lambrusques intermédiaires (bleu clair) ; cépages à baies blanches (jaune) ; cépages à baies rouges ou roses (rose) ; cépages à baies noires (noir). Les principaux polymorphismes de séquence caractérisant les clades sont indiqués.

- les clades 2 et 3 de *VvMybA1* correspondent à la majorité du clade 5 de *VvMybA3* ;
- la quasi-totalité du clade 4 de *VvMybA3* est incluse dans le clade 1 de *VvMybA1*.

Dans l'arbre obtenu pour *VvMybA3*, le clade 1 est en relation avec de nombreux **polymorphismes** à faible fréquence, particuliers aux espèces de *Vitis* : SNP #1, #3, #21, #22, #33, #42, #44, #45 et INDEL #4 et #5 (région intergénique 5') ; SNP #50 et #54 (exon 1, non synonymes) ; SNP #57 (intron 1) ; SNP #71 (exon 2, non synonyme) ; SNP #73 et #74 (intron 2). Le clade 2 est relié au SNP #61 (intron 1) et dans une moindre mesure au SNP #41 (région intergénique 5') qu'il partage avec le clade 3. Celui-ci est principalement relié aux SNP #27, #35, #43 et INDEL #37 (région intergénique 5'), SNP #56 et #63 (intron 1) ainsi que secondairement aux SNP #23, #25, #28 (région intergénique 5'), SNP #48, #49, #52 (exon 1, non synonymes). Le clade 4 correspond aux SNP #16 (région intergénique 5'), SNP #47 (UTR 5') et dans une moindre mesure aux SNP #29 et #13 (région intergénique 5'). Enfin le clade 5 est associé aux SNP #32 (région intergénique 5') et #68 (exon 2, synonyme).

Toutes les **espèces de *Vitis*** forment le clade 1 dans lequel figure aussi le cépage primitif 'Wilrebe von Bauer'. On notera que ce cépage occupait déjà une position particulière à la base du clade 5 de *VvMybA1*.

Les **lambrusques autochtones** figurent parmi les clades 2, 3 et 4. Seules 6 d'entre-elles sont dans le clade 5-a. Les lambrusques métisses figurent principalement dans le clade 4. Concernant leur catégorie historique, les cépages sont indistinctement répartis dans tous les clades. Il en est globalement de même pour les groupes neutres dont la répartition ne montre aucune tendance claire.

En revanche, la **couleur des baies** n'est pas également répartie entre les clades. Les clades 1, 2, 3 et 4 ne sont représentés que par des génotypes noirs, à deux exceptions près ('Nimrang rouge' et 'Naosé' à baies rouges, positionnés dans le clade 2). Toutes les autres variétés roses et rouges se concentrent dans le clade 5 et plus particulièrement le sous-clade 5a. La totalité des cépages blancs font partie du clade 5 et notamment du sous-clade 5b. Seules 3 variétés blanches font partie du sous-clade 5a ('Askéri', 'Itchkimar bely' et 'Pardina') et du sous-clade 5c ('Genk Uzum', 'Humagne blanc' et 'Khoussainé blanc'). A l'inverse, seuls 5 cépages à baies noires font partie du sous-clade 5b ('Dimrit', 'Frankenthal', 'Nero grosso', 'Piedirosso', 'Prieto picudo').

Les clades 2, 3 et 4 ne comportent que ces variétés de **cuve** à saveur neutre. Le clade 5 regroupe la quasi-totalité des variétés de **table** et à double fin ainsi que de nombreuses variétés de cuve, y compris toutes les variétés muscatées et aromatiques. Les variétés **femelles** sont proportionnellement plus présentes dans le clade 3.

Les **chlorotypes** B et C sont presque uniquement présents dans le clade 5. Les clades 2 et 3 sont composés environ pour moitié par les chlorotypes A et D alors que dans le clade 4 le chlorotype A domine nettement.

4.3.3.3 Réseau d'haplotypes

Le réseau obtenu avec les 53 haplotypes non-uniqes reconstruits pour le gène *VvMybA3* est présenté en figure 4.10. L'aspect général réticulé de ce réseau, différent de celui observé pour *VvMybA1*, rend délicat l'individualisation de groupes d'haplotypes.

Tableau 4.9. Correspondance entre la structuration de la diversité des gènes *VvMybA1* et *VvMybA3*. Les nombres indiquent les individus communs aux deux analyses. Le numéro des clades fait références aux figures 4.8 et 4.10.

		<i>VvMybA3</i>				
		clade 1	clade 2	clade 3	clade 4	clade 5
<i>VvMybA1</i>	clade 1	1	9	15	28	3
	clade 2		2	2	1	60
	clade 3					160
	clade 4	4	13	14	1	19
	clade 5	1		4		7

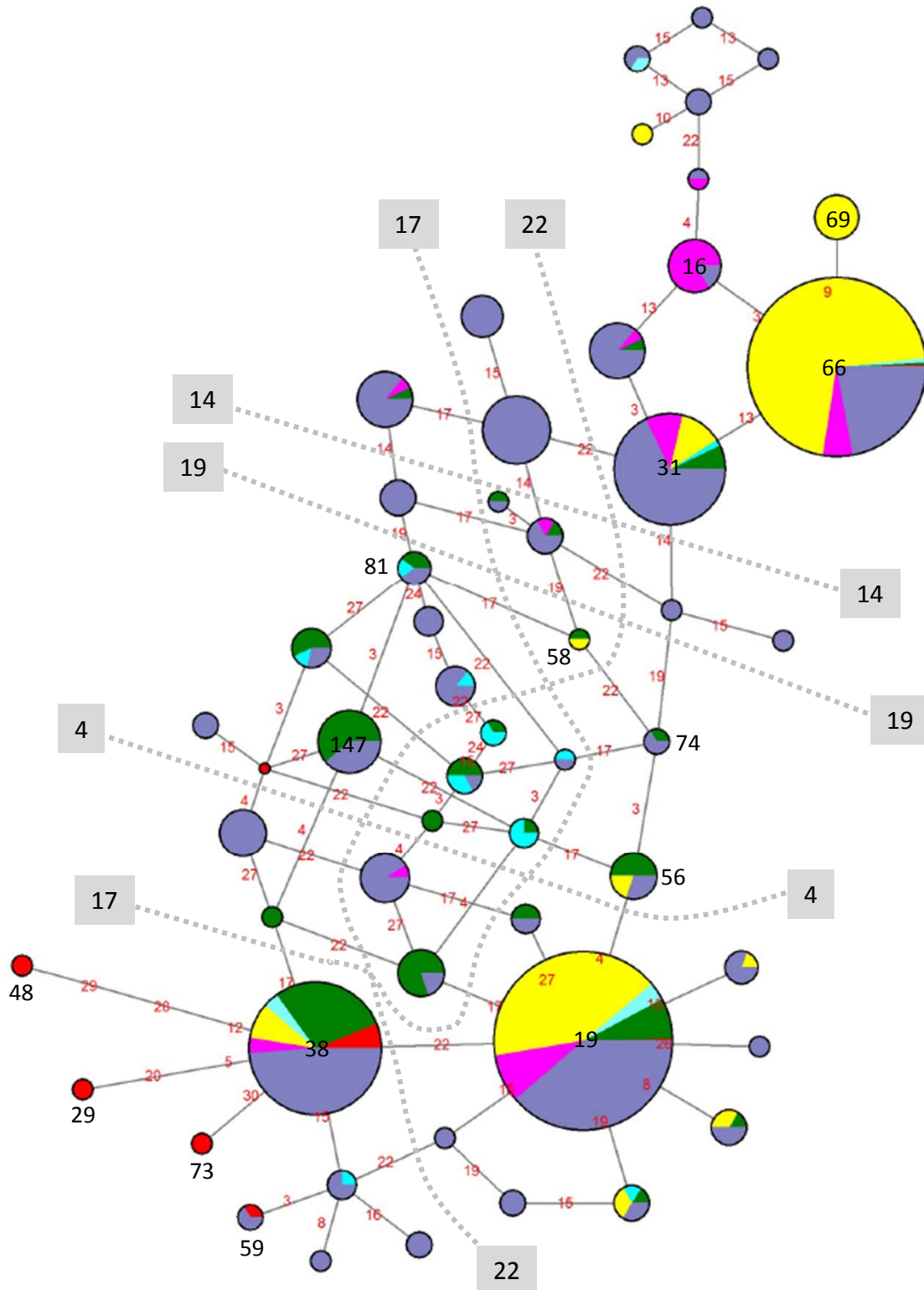


Figure 4.10. Réseau obtenu selon la méthode *median-joining* avec 73 haplotypes reconstruits pour le gène *VvMybA3*. Chaque diagramme circulaire représente un haplotype distinct. Leur taille est proportionnelle à leur fréquence. Les espèces de *Vitis* autres que *V. vinifera* sont représentées en rouge, les lambrusques autochtones (*V. v. sylvestris*) sont représentées en vert, les lambrusques métissées en bleu clair, les cépages à baies noires en violet, les cépages à baies roses ou rouges en fuschia et les cépages à baies blanches en jaune.

Les **espèces de *Vitis*** sont représentées par les haplotypes 19, 29, 38, 48 et 73. Les haplotypes 19 et 38 qui ne diffèrent que par une mutation, structurent la base du réseau et contiennent également de nombreuses lambrusques autochtones. Ils peuvent donc être considérés comme ancestraux. Les *sylvestris*, ainsi que les lambrusques intermédiaires, sont également représentés par une série d'haplotypes connexes dans la moitié inférieure du réseau.

Les **cépages** qui figuraient dans le clade 2 du dendrogramme sont représentés par les haplotypes 19 et directement connexes. Le clade 4 est représenté par une série d'haplotypes interconnectés et positionnés sous une ligne fictive correspondant à la variation haplotypique 19. En revanche les haplotypes correspondant aux clades 3 et 5 se répartissent dans l'ensemble du réseau, sans tendance apparente.

La partie supérieure du réseau comporte des haplotypes de **variétés noires** appartenant pour moitié au groupe neutre N1 occidental. Elle contient également plusieurs haplotypes (le 16 notamment) de **variétés roses et rouges** qui se situaient exclusivement dans le clade 5 du dendrogramme. Connecté à l'haplotype 16, se trouve un petit groupe de variétés principalement noires et orientales (ex. 'Assyl kara', 'Tavkveri').

Les **haplotypes blancs** se partagent entre deux pôles du réseau principalement représentés par les haplotypes 19 et 66. Cette vision de la diversité diffère notablement de celle obtenue avec le dendrogramme où la totalité des variétés à baies blanches étaient regroupées dans le clade 5.

On notera enfin que la topologie réticulée de ce réseau permet de le diviser en plusieurs secteurs selon des lignes fictives représentées par le même changement nucléotidique : variations 4, 14, 17, 19 et 22.

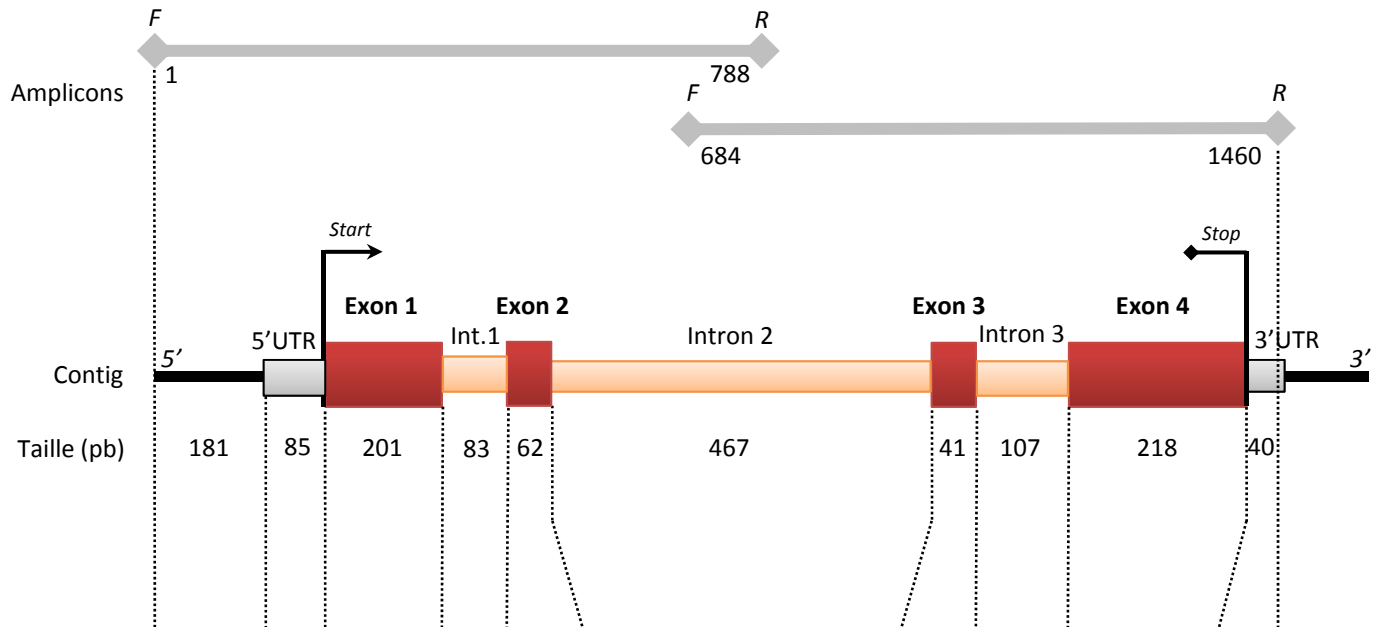
4.3.4 Structuration de la diversité du gène *VvTFL1A*

4.3.4.1 Polymorphisme de séquence

Les polymorphismes mis en évidence dans le gène *VvTFL1A* sont présentés dans la figure 4.11 ; 7 ont été rencontrés dans les régions UTR, 16 dans les exons et 62 dans les introns. Ces chiffres sont à comparer avec ceux de l'étude de Fernandez et al. (en préparation) portant sur 140 variétés de *vinifera* qui, dans les mêmes régions, trouvaient respectivement 4, 5 et 17 polymorphismes.

Tous les polymorphismes remarquables mis en évidence par ces auteurs ont été retrouvés :

- INDEL Ins-3 (nSSR dinucléotidique à motif TC, tri-allélique) dans le promoteur correspond au polymorphisme #14. Il permet d'individualiser 7 variétés orientales particulières ('Ag isioum', 'Hebron blanc', 'Krakhouna', 'Odjaleschi', 'Tsolikouri', 'Tzitzka', 'Yaï isioum rosovy') ainsi que les espèces *V. amurensis*, *V. balanseana*, *V. cinerea*, *V. coignetiae*, *V. flexuosa*, *V. riparia* et *M. rotundifolia* ;
- INDEL Ins+883 (1 pb) dans l'intron 3 correspond l'INDEL #80. Il concerne 119 variétés principalement de table, à baies blanches et faisant partie du groupe neutre N4 ;
- INDEL Ins+422 (nSSR di-nucléotide à motif GA) dans l'intron 2 correspond l'INDEL #34. Il permet d'individualiser deux groupes d'une soixantaine de variétés et lambrusques ;
- SNP exoniques W13, W1087 et M1094 non-synonymes correspondent aux polymorphismes #15, #90 et #92.



Polymorphismes	#1 à #7	#8 à #14	#15 à #23	#24 à #28	#29	#30 à #79	-	#80 à #85	#86 à #92		Total
SNP	7	6	9	5	1	39	0	6	6	0	79
Synon.	-	-	7	-	1	-	0	12	2	-	10
Non-synon	-	-	2	-	0	-	0	22	4	-	16
INDEL	0	0	0	0	0	9	0	1	0	0	10
Tailles (pb)						1 (x 5) 4 (x 4) 9 28		2			
SSR	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	3
motif		TC				GA		GA			
Total	7	7	9	5	1	49	0	8	6	0	92

Figure 4.11. Bilan des polymorphismes de séquence détectés dans le gène *VvTFL1A* pour les 560 génotypes de l'échantillon étudié.

Tableau 4.10. Diversité nucléotidique et haplotypique du gène *VvTFL1A*.

Paramètres	Lambrusques autochtones	Cépages (total)	Cépages de cuve	Cépages de table	Cépages à double fin	Groupe neutre N1	Groupe neutre N2	Groupe neutre N3	Groupe neutre N4	Cépages primitifs	Cépages anciens	Cépages modernes	Cépages contemp.
Nb accessions (N)	59	428	269	44	115	205	78	94	112	59	201	87	67
Nb sites polymorphes (S) (freq > 0.2%)	12	25	25	13	16	23	14	27	17	22	25	13	14
Nb haplotypes (H)	14	40	33	14	21	26	20	28	23	19	34	18	12
Diversité haplotypique par site (Hd)	0.84297	0.83411	0.85021	0.79807	0.75086	0.81256	0.86253	0.85476	0.74071	0.84601	0.86245	0.80606	0.77791
Diversité nucléotidique par site (π)	0.00288	0.00222	0.00237	0.00203	0.00165	0.00209	0.00241	0.00231	0.00153	0.00231	0.00225	0.00201	0.00191
Estimateur Theta de Watterson par site (θ_W)	0.0023	0.00267	0.00285	0.002	0.00205	0.0027	0.00192	0.00362	0.00219	0.00323	0.00295	0.00176	0.00197
Statistique D de Tajima (D)	0.64859	-0.41622	-0.42633	0.05168	-0.49827	-0.5827	0.66164	-1.01847	-0.77584	-0.8131	-0.6167	0.36478	-0.09069

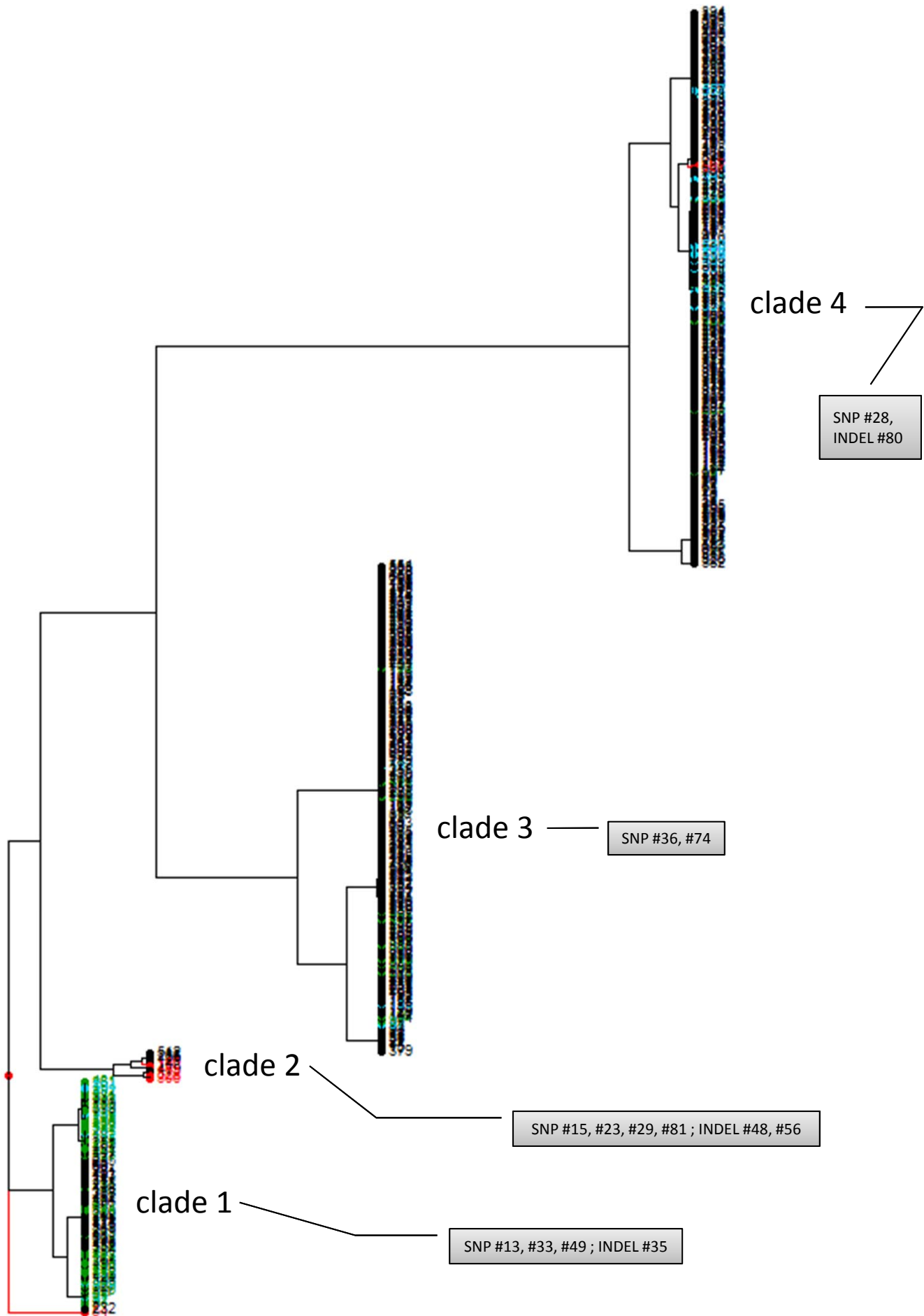


Figure 4.12. Structuration de la diversité nucléotidique mise en évidence dans le gène *VVTF1A*. Code couleur des accessions : *Vitis* sp. (rouge) ; lambrusques autochtones (vert) ; lambrusques intermédiaires (bleu clair) ; cépages (noir). Les principaux polymorphismes de séquence caractérisant les clades sont indiqués.

Nous avons identifié trois nouveaux polymorphismes pouvant avoir des conséquences fonctionnelles : un SNP non-synonyme dans l'exon 1 (#19) et deux dans l'exon 4 (#88, #91).

Aucune variation de séquence n'a été rencontrée entre deux des trois mutants à grappes rameuses et leurs contreparties sauvages ('Carignan' et 'Ugni blanc'). En revanche, le 'Pinot mutant grappe' s'est montré différent du 'Pinot noir' pour trois SNP sans conséquence fonctionnelle : #13 (région 5'UTR), #49 (intron 2) et #92 (intron 3).

Après élimination des polymorphismes rares (fréquence $\leq 0,2\%$), 43 sites polymorphes (47 %) ont été utilisés pour reconstruire les haplotypes. Au total, 58 haplotypes distincts ont été reconstruits, dont 17 correspondait à un seul génotype. Le réseau a été construit avec les 41 haplotypes trouvés au moins deux fois dans l'échantillon.

Les statistiques de diversité nucléotidique et haplotypique calculées avec les 58 haplotypes pour différents niveaux de regroupement (usage des fruits, groupes neutres et groupes historiques) figurent dans le tableau 4.10. Les différences sont globalement très peu marquées entre les groupes de diversité considérés. On peut noter une diversité légèrement plus faible chez les variétés de table (et le groupe neutre N4 correspondant), de même que chez les variétés contemporaines, mais aucune valeur de D de Tajima n'est significative au seuil de 10 %.

4.3.4.2 Dendrogramme

L'arbre obtenu par la méthode Ward sur la totalité des polymorphismes de la séquence de *VvTFL1A* est présenté en figure 4.12. Ce dendrogramme est enraciné sur l'espèce *M. rotundifolia*. Il compte 4 clades principaux.

Le **clade 1** correspond principalement aux SNP #13 (UTR 5'), SNP #33, #49 et INDEL #35 (intron 2). Il est composé de 93 génotypes dont 38 lambrusques autochtones (66 % de l'effectif analysé), 6 lambrusques intermédiaires, 15 cépages de cuve primitifs et 19 cépages anciens. Les cépages sont principalement à baies noires et font partie du groupe neutre N1 (ex. 'Grappenoux', 'Persan', 'Sytanich'). Le chlorotype A est majoritaire. Parmi les variétés de ce clade ayant pu être phénotypées pour l'architecture de la grappe (compacité et largeur), 75 % ont des grappes très étroites à étroites et 55 % des grappes très compactes à compactes. Les 19 % de grappes très lâches correspondent uniquement aux lambrusques fructifères qui, étant femelles, sont habituellement notées dans cette catégorie suite à une nouaison limitée et non à une architecture ramifiée de la rafle.

Le **clade 2** correspond à de nombreux polymorphismes spécifiques de faible fréquence (ex. #11) et aux polymorphismes SSR #15 (UTR 5'), SNP #23 (exon 1, synonyme), SNP #29 (exon 2, synonyme), INDEL #48 et #56 (intron 2) et SNP #81 (intron 3). Il est composé de 11 génotypes dont 6 espèces (*V. amurensis*, *V. balanseana*, *V. cinerea*, *V. coignetiae*, *V. flexuosa* et *V. riparia*) et 5 cépages de cuve, principalement blancs et originaires de Géorgie ('Ag isioum', 'Krakhouna', 'Odjaleschi', 'Tsolikouri' et 'Tzitzka').

Le **clade 3** correspond principalement aux SNP #36 et SNP #74 dans l'intron 2. Il est composé de 197 génotypes dont 11 lambrusques autochtones, 23 cépages primitifs (40 % de l'effectif de cette catégorie), 64 cépages anciens (36 % de l'effectif), 62 cépages modernes et

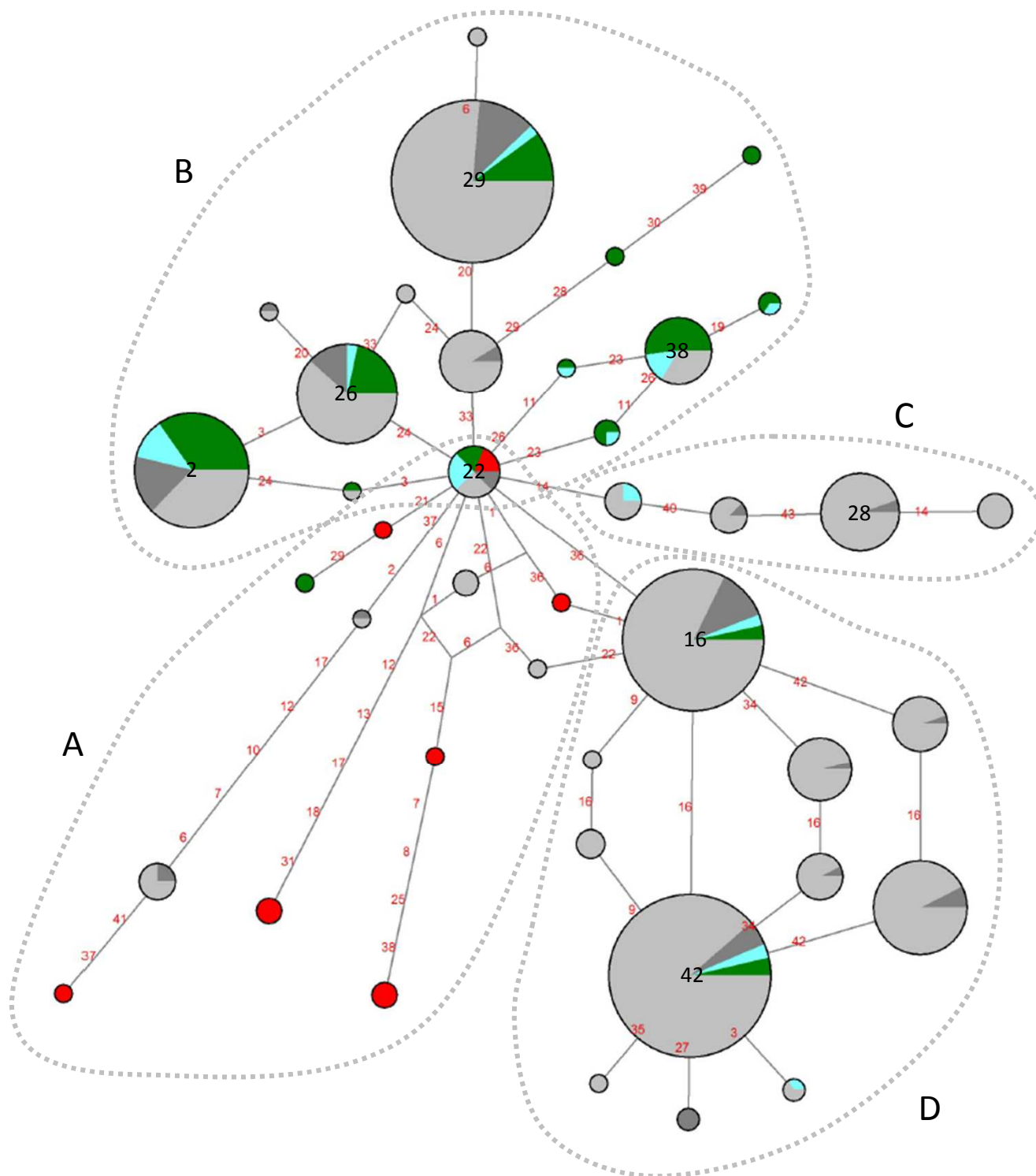


Figure 4.13. Réseau obtenu selon la méthode *median-joining* avec 41 haplotypes reconstruits pour le gène *VvTFL1A*. Chaque diagramme circulaire représente un haplotype distinct. Leur taille est proportionnelle à leur fréquence. Les espèces de *Vitis* autres que *V. vinifera* sont représentées en rouge, les lambrusques autochtones (*V. v. sylvestris*) sont représentées en vert, les lambrusques métisses en bleu clair, les cépages primitifs en gris foncé, les autres cépages en gris clair.

contemporains (47 % de l'effectif). Les cépages de cuve dominent, mais il existe 24 % de variétés de table. Les variétés à baies noires et blanches sont également représentées et il existe 8 roses (ex. 'Hans', 'Kövidinka') et 6 rouges (ex. 'Roussaitis', 'Razachie rosie'). Les variétés de ce clade font davantage partie des groupes neutres N1 et N2 que des groupes N4 et N3. Concernant l'architecture des fruits, 88 % des variétés ont des grappes étroites à moyennes et 58 % des grappes compactes à moyennement compactes.

Le **clade 4** est relié au SNP 28 (intron 1) et à l'INDEL 80 (intron 3). Il est composé de 223 génotypes dont 3 espèces de *Vitis* (*V. californica*, *V. davidii* et *V. pentagona*), 19 lambrusques autochtones et intermédiaires, 18 cépages primitifs, 91 cépages anciens (51 % de l'effectif) et cépages modernes et contemporains (47 % de l'effectif). Les cépages de cuve sont majoritaires, mais 58 % des variétés de table analysées sont aussi regroupées. Les variétés à baies blanches sont majoritaires dans ce clade qui compte aussi le plus grand nombre de variétés roses (ex. 'Turki', 'Velteliner rouge') et rouges (ex. 'Ahmar Derani', 'Kincsem'). La quasi-totalité des variétés apyrènes figurent ici. Les variétés de ce clade font davantage partie des groupes neutres N4 et N3 que le clade précédent. Concernant l'architecture des fruits, les variétés de ce clade présentent la plus forte proportion de grappes larges à très larges (20 %) et de grappes lâches à très lâches (36 %).

4.3.4.3 Réseau d'haplotypes

Le réseau obtenu avec les 41 haplotypes non-uniqes reconstruits pour le gène *VvMybTFL1A* est donné en figure 4.13. Il présente une topologie générale en étoile avec 4 haplogroupes principaux articulés autour de l'haplotype 22. Celui-ci est partagé par l'espèce *V. californica*, par 5 lambrusques (ex. Grésigne 16) et par 6 cépages traditionnels plutôt orientaux (ex. 'Aetonychi mavro', 'San Lorenzo', 'Sary pandass').

Dans le **groupe A** figurent les haplotypes de toutes les autres espèces de *Vitis* ainsi que les cépages traditionnels du Caucase qui se positionnaient également ensemble dans le clade 2 du dendrogramme.

Le **groupe B** réunit les haplotypes de la plupart des lambrusque autochtones et métisses. Il correspond au clade 1 du dendrogramme. Ce clade présente la plus forte proportion de cépages primitifs (ex. 'Petit Verdot'), notamment pour les haplotypes 2, 26 et 38.

Le **groupe C**, correspond aux haplotypes de variétés traditionnelles de cuve principalement originaires de la péninsule balkanique (groupe neutre N2) et portant le chlorotype D (ex. 'Ladikino', 'Prokupac'). Dans le dendrogramme précédent, ces variétés se répartissaient dans les clades 3 et 4.

Le **groupe D** est constitué par deux haplotypes majeurs 16 et 42 qui ne diffèrent que par une mutation. L'haplotype 16 correspond en grande partie au clade 3 du dendrogramme et l'haplotype 42 correspond au clade 4.

Le tableau 4.11 donne la correspondance entre les groupes mis en évidence lors de l'analyse du polymorphisme de séquence des trois gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A* ci-dessus d'une part, et les groupes historiques et neutres établis dans les chapitres précédents à l'aide de 20 marqueurs nSSR d'autre part, pour les variétés cultivées de l'échantillon de travail.

Tableau 4.11. Correspondance entre les groupes de polymorphisme de séquence des gènes *VvMybA1*, *VvMybA2* et *VvTFL1A*, et les groupes historiques et neutres définis à l'aide de 20 marqueurs nSSR, pour les variétés cultivées de l'échantillon étudié. Les nombres indiquent les individus communs aux analyses deux-à-deux.

<i>VvMybA1</i>	Clades dendrogramme					Groupes haplotypes				
	1	2	3	4	5	A	B	C	D	E
Groupes historiques										
C-PRIM	18	34	28	14	4	58	32	2	4	4
C-ANCI	18	70	188	42	16	106	187	12	13	7
C-MODE	12	24	72	26	8	50	66	5	6	3
C-CONT	10	20	58	32		50	50		10	6
Groupes neutres										
N1A	10	52	66	12	6	65	69	4	7	1
N1B	40	60	66	26		109	64		6	3
N2A	2	30	80	8	4	47	67	4	1	3
N3A	2	8	22	8		18	19			2
N3B	2	8	78	28	10	28	74	6	5	8
N4A	4	12	42	22	6	32	44	3	7	3
N4B		4	58	36	6	17	55	4	12	6

<i>VvMybA3</i>	Clades dendrogramme				
	1	2	3	4	5
Groupes historiques					
C-PRIM	2	6	6	4	68
C-ANCI		8	14	6	206
C-MODE		2	18	4	78
C-CONT		4	8	6	76
Groupes neutres					
N1A	2	6	4	6	90
N1B		8	12	14	106
N2A		6	6		84
N3A			2		20
N3B			8		86
N4A			14		50
N4B		6	8		64

<i>VvTFL1A</i>	Clades dendrogramme				Groupes haplotypes			
	1	2	3	4	A	B	C	D
Groupes historiques								
C-PRIM	24	2	42	34	3	62	5	35
C-ANCI	32	6	122	152	7	133	22	177
C-MODE	8		68	52	1	62	13	66
C-CONT	4		46	64		45	2	80
Groupes neutres								
N1A	16	2	66	50	2	73	4	72
N1B	56		86	38		146	6	46
N2A	2		68	52		45	24	54
N3A			10	26	1	8	6	25
N3B	2	8	44	72	12	37	11	77
N4A			34	54		25	1	67
N4B	2		28	68	1	19	1	83

L'assignation individuelle de ces variétés aux différents clades des trois dendrogrammes précédents, ainsi que leurs haplotypes pour les trois gènes sont donnés en **annexe F**.

4.4 Discussion

L'étude de la diversité de *V. vinifera* au travers du polymorphisme de séquence des gènes *VvMybA1* et *VvTFL1A* et le positionnement des autres espèces de *Vitis* apportent un argument supplémentaire en faveur d'une origine phylogénétique asiatique double de cette espèce (Péros et al. 2011).

La séparation des compartiments sauvage et cultivé de *V. vinifera* est ici confirmée via des outils moléculaires complémentaires de ceux utilisés dans les chapitres précédents. L'étude de la diversité des trois gènes montre en effet une différenciation globale entre les pools *sylvestris* et *sativa* de l'échantillon, avec une position souvent intermédiaire des lambrusques métisses et de plusieurs cépages préalablement définis comme primitifs et anciens. On peut citer par exemple quelques cépages se retrouvant proches des *sylvestris* quels que soient les gènes étudiés : 'Colorino', 'Freisa', 'Mancin', 'Servanin' ou 'Vinhaõ'.

Outre cette différenciation globale d'avec les lambrusques, la structuration de la diversité nucléotidique des cépages obtenue pour les trois gènes étudiés n'est globalement pas superposable à celle obtenue avec les marqueurs microsatellites nucléaires (tableau 4.11). Ceci tendrait à confirmer que ces gènes n'ont pas suivi l'histoire évolutive générale des cépages mais plutôt une évolution seulement liée à leur sélection propre. Pour s'en assurer, il serait souhaitable à l'avenir de comparer la diversité nucléotidique des trois gènes étudiés à celle d'un set de gènes « neutres », à l'exemple des 80 amplicons témoins sélectionnés à cet effet dans le projet SNP-GrpMap. Ainsi, la diversité de gènes supposés avoir été sélectionnés artificiellement pourrait être comparée à une diversité neutre de même nature.

Concernant la diversité des deux gènes impliqués dans la couleur des baies, nos résultats confirment globalement ceux d'études antérieures (Lijavetzky et al. 2006; Fournier-Level et al. 2010) et permettent d'en préciser certains aspects. Si la structuration de la diversité neutre n'est pas en relation avec la couleur des baies (Sefc et al. 2000), nous confirmons en effet que celle issue des polymorphismes de séquence du gène *VvMybA1* est en revanche fortement reliée à ce caractère.

L'étude d'un échantillon de grande taille a logiquement permis de révéler un nombre plus important de polymorphismes et de rencontrer plusieurs cas originaux non décrits jusque-là, comme par exemple des variations nucléotidiques pour l'allèle blanc contenant l'élément *Gret1* (*VvMybA1*^{ITA}). C'est aussi le cas pour plusieurs groupes de cépages à baies noires dont l'originalité a été mise en évidence (ex. haplotype *VvMybA1*^{FRE} et *VvMybA1*^{VCA}; haplotype 147; variétés orientales de l'haplo-groupe E) ou confirmée sur un plus grand effectif (haplotypes *VvMybA1*^{RUO} et *VvMybA1*^{SUB}). La diversité des haplotypes aboutissant à des phénotypes rose, rouge et rouge foncé est confirmée. Il faut ainsi concevoir que de multiples événements indépendants ont été sélectionnés pour parvenir aux variétés actuelles présentant ces couleurs, à partir de génotypes initiaux à baies soit noires, soit blanches.

Concernant les variétés à baies blanches, la présence de l'haplotype *VvMybA1*^{ITA} (i.e. *Gret1*) semble systématique, au moins à l'état hétérozygote. La diffusion massive de l'élément *Gret1* dans

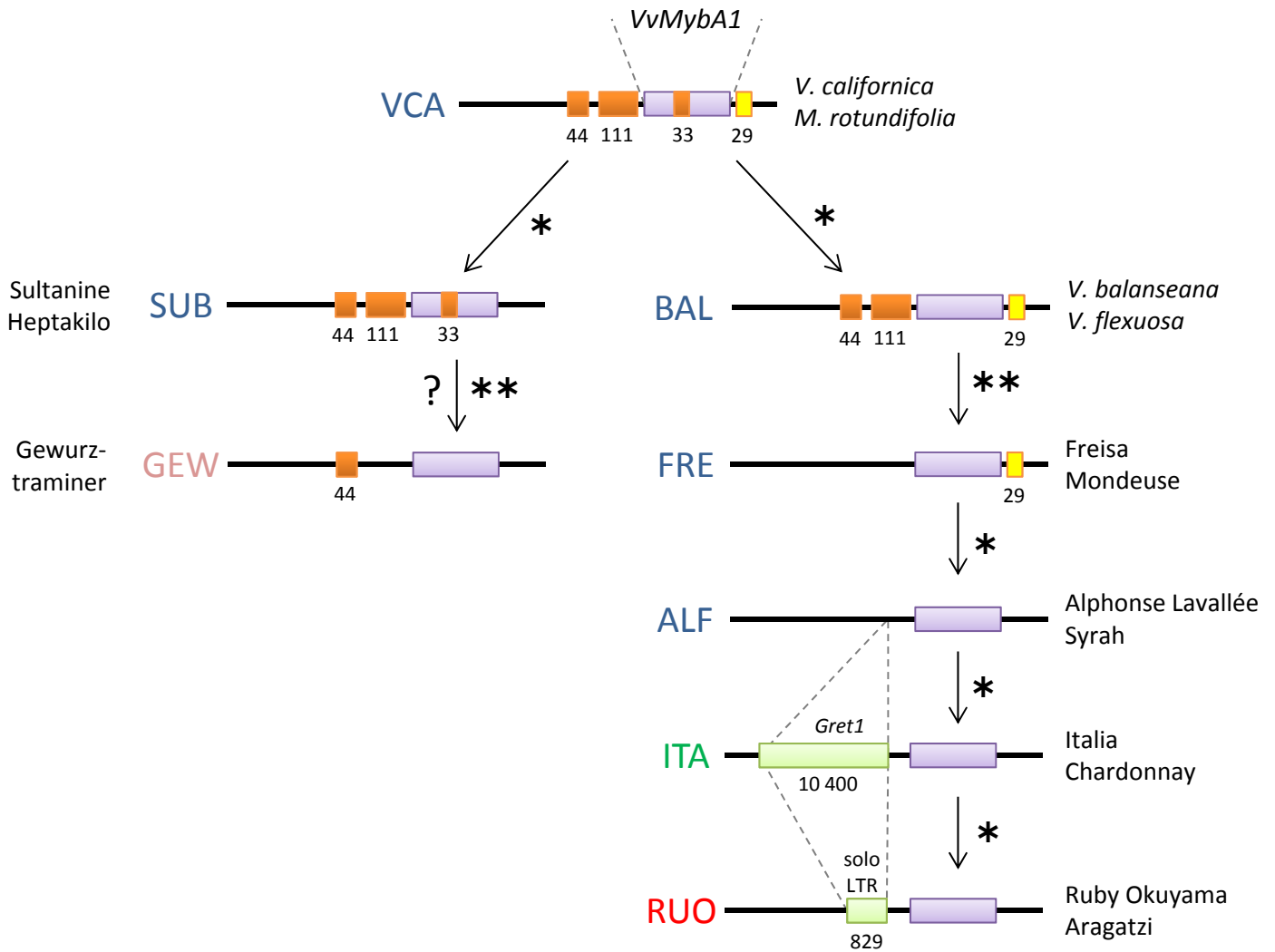


Figure 4.14. Relations hypothétiques entre les principaux haplotypes du gène *VvMybA1*. Les étoiles indiquent les événements d'insertion/délétion. La taille des INDEL est donnée en pb. Les exemples de variétés proviennent de ce travail et d'études antérieures (Kobayashi et al. 2004, Lijavetzski et al. 2006, Walker et al. 2006, This et al. 2007, Walker et al. 2007, Azuma et al. 2008, Fournier-Level et al. 2009, Péros et al. en préparation).

tous les groupes de diversité du pool *vinifera* (Fournier-Level et al. 2010) se trouve donc confirmée à une plus large échelle, ce qui reste paradoxal en regard du faible nombre de générations mis en évidence lors de l'étude des parentés. Certaines variétés blanches ont toutefois été décrites comme hétérozygotes $VvMybA1^{IT^A/SUB}$ (Lijavetzky et al. 2006) et, comme ces auteurs, nous avons retrouvé l'haplotype $VvMybA1^{SUB}$ chez 17 variétés à baies colorées. Il serait donc maintenant intéressant de rechercher des génotypes homozygotes $VvMybA1^{SUB/SUB}$ afin d'en connaître le phénotype et de préciser la fonctionnalité des allèles pour les variétés blanches hétérozygotes $VvMybA1^{IT^A/SUB}$. Ces éventuels génotypes homozygotes pourraient d'abord être recherchés parmi les 11 variétés blanches dont la région promotrice de $VvMybA1$ n'a pas été amplifiée avec le couple d'amorces LTR5-C spécifique de l'élément *Gret1* (ex. 'Valenci blanco', 'Khalt'). A défaut de trouver ces homozygotes en collection (ou en complément), il serait intéressant de créer expérimentalement de tels génotypes par croisement. Outre le déterminisme génétique lié à cet haplotype $VvMybA1^{SUB}$ porté par plusieurs cépages historiquement et généalogiquement importants (ex. 'Heptakilo', 'Mission', 'Sultanine'), son étude approfondie permettrait de mieux comprendre son origine au sein de *V. vinifera* et des autres espèces de *Vitis*, ainsi que ses relations avec d'autres haplotypes possiblement dérivés ($VvMybA1^{GEW}$?) ou ancestraux ($VvMybA1^{VCA}$?). En figure 4.14 nous proposons un schéma hypothétique des relations entre les principaux haplotypes de $VvMybA1$, y compris les trois nouveaux haplotypes $VvMybA1^{FRE}$, $VvMybA1^{VCA}$ et $VvMybA1^{BAL}$ que nous avons définis à l'aide de l'INDEL #154 de 29 pb. Cette proposition est en cohérence avec une possible émergence de cet INDEL chez les espèces de *Vitis* asiatiques et leur diffusion ultérieure vers l'Europe (Péros et al. en préparation).

Au niveau génotypique, la structuration de la diversité du gène ***VvMybA3*** semble relativement compatible avec celle de $VvMybA1$ (dendrogramme en figure 4.9). En revanche, le réseau construit sur les données haplotypiques (figure 4.10) pose un problème de cohérence avec ce résultat et donc d'interprétation. Cette incohérence s'ajoute à d'autres indices : difficulté de lecture des séquences, impossibilité de séquencer la région 3' du gène, contradiction de la valeur d'écart à l'hypothèse de neutralité par rapport à celle publiée par Fournier-Level et al. (2010), qui nous amènent à penser que les amplicons séquencés pourraient recouvrir en réalité deux régions paralogues. Ceci pourrait s'expliquer par un éventuel manque de spécificité des amorces utilisées (également noté pour $VvMybA2$). Dans cette hypothèse, il serait logique que la diversité « cumulée » des deux gènes confondus ($VvMybA3$ et $VvMybA2$?) soit cohérente avec celle de $VvMybA1$ au niveau génotypique mais pas avec celle des haplotypes reconstruits. Ceux-ci seraient alors fictifs puisque résultant de 4 brins d'ADN (et non 2) et aboutiraient au réseau « en miroir » selon plusieurs axes (figure 4.10). Pour confirmer cette hypothèse et le cas échéant corriger les données attribuées à $VvMybA3$, il faudrait redéfinir des couples d'amorces sur cette région. Par conséquent, nous retiendrons uniquement les résultats de structuration obtenus sur les données génotypiques qui, en dépit de ces réserves, contiennent une information de diversité.

La redéfinition d'amorces spécifiques vaut également pour le gène ***VvMybA2*** qui, malgré plusieurs tentatives n'a pu être séquencé selon le protocole suivi. L'accès au polymorphisme de ce gène continue pourtant de présenter un intérêt étant donné son implication dans l'émergence des phénotypes roses et rouges ancestraux et, partant, du phénotype blanc (Walker et al. 2007; Fournier-Level et al. 2009).

L'analyse du polymorphisme de séquence du **gène *VvTFL1A*** donne une autre vision de la diversité du compartiment cultivé de *V. vinifera* qui n'est superposable ni à celle des deux gènes précédents, ni à celle des marqueurs microsatellites. Seule la position relative des lambrusques et celle des autres espèces de *Vitis* sont comparables avec les structures de diversité obtenues précédemment.

Les variétés cultivées s'organisent en trois groupes principaux dont l'un regroupe également la quasi-totalité des lambrusques analysées. A l'exception de ce groupe qui contient des variétés majoritairement occidentales (groupe neutre N1), cette structuration ne reflète pas l'origine géographique des variétés. Seule l'utilisation des raisins (cuve vs table) permet, pour partie, d'interpréter ces regroupements, en relation avec l'architecture générale et des grappes qui caractérise les deux morphotypes principaux de vigne cultivée. L'association de ces groupes de diversité avec le phénotype de ramification des grappes existe mais se révèle d'une intensité seulement moyenne. Il faut toutefois relativiser ce constat eu égard aux données phénotypiques utilisées. En effet, par souci d'homogénéité de notation et pour limiter l'effet interannuel, nous avons préféré ne pas recourir aux données déjà enregistrées en collection et procéder à nos propres observations. Etant donné les contraintes logistiques et la fertilité des variétés, ces notations n'ont pu être réalisées que sur une seule campagne (2011) et pour 66 % des variétés. Il conviendra donc de répéter et de compléter ce phénotypage afin de poursuivre l'étude d'association en complément de celle réalisée par Fernandez et al. (en préparation). Toutefois il semble évident que pour les différentes variables qui caractérisent l'architecture de la grappe, plusieurs gènes sont impliqués et que l'association phénotype/génotype sur le seul gène *VvTFL1A* ne peut être du même type que celle rencontrée sur trait qualitatif (ou semi-qualitatif) comme la couleur des baies.

Chapitre 5

Conclusions et perspectives

5 Conclusions et perspectives

L'objectif général de cette thèse était de parfaire la connaissance que nous avons de l'origine historique, géographique et génétique des variétés cultivées de *V. vinifera*. Les résultats obtenus ont en partie permis de répondre aux questions portant sur la chronologie d'apparition de certains groupes variétaux, leur origine ou leur sélection.

Généalogie et datation relative des variétés

L'étude de la parenté des 2344 cépages de la collection de Vassal a tout d'abord permis d'établir l'ascendance directe (premier degré) de 828 d'entre eux (35 %). On peut donc estimer que l'origine génétique de ces variétés généalogiquement récentes a été résolue. Pour les cépages définis comme « modernes », seule la date du semis initial reste (et probablement restera) inconnue. La résolution de la parenté des variétés de cette catégorie s'est accompagnée le plus souvent de celle de leur origine géographique, à l'échelle du pays voire de la région. Concernant les cépages définis comme « contemporains », l'analyse qui ne devait au départ être qu'une simple validation des données d'hybrideurs, s'est révélée riche d'enseignement puisque 33 % des pédigrées annoncés se sont avérés partiellement ou totalement faux.

Le bilan des géniteurs impliqués a confirmé l'importance historique de certains cépages clés (ex. 'Pinot noir', 'Gouais blanc', 'Savagnin', 'Muscat à petits grains') mais nous avons également révélé l'importance d'autres géniteurs insoupçonnés. On peut citer pour la France les variétés 'Cahours', 'Fer', 'Grec rouge' et 'Pougayen'; pour la péninsule ibérique 'Gibi' et 'Alfrocheiro preto'; pour l'Italie 'Bombino bianco' et 'Bermestia bianca'; pour la Grèce 'Heptakilo'; en Europe centrale et de l'Est 'Blank Blauer', 'Coarna alba' et 'Kövidinka'; chez les variétés de table 'Black Morocco', 'Mayorquin' et 'Khoussainé blanc'. De plus, une liste de 278 variétés ne présentant aucune relation de parenté directe au sein de la collection de Vassal a été établie (cf. données supplémentaires de l'article en annexe C).

L'analyse des parentés a permis par ailleurs d'illustrer les principales caractéristiques de l'amélioration de la vigne au cours de l'histoire.

La première est la possibilité de chevauchements de générations due à la combinaison de la reproduction sexuée et de la multiplication végétative, accentuée par l'hermaphrodisme de la plupart des variétés. Chez les plantes cultivées clonales, cette combinaison est connue pour dessiner des trajectoires évolutives complexes (McKey et al. 2010). Chez la vigne, nos résultats montrent que ces chevauchements sont fréquents aux niveaux temporel et spatial. Ainsi, le nombre d'événements d'hybridation séparant les variétés récentes des formes ancestrales peut être très différent. C'est notamment le cas entre les variétés de cuve et de table, ces dernières ayant été plus intensément croisées et améliorées.

La deuxième caractéristique est le petit nombre de générations rencontrées dans les pédigrées, avec un maximum de sept générations résolues sur la plus longue branche. Ceci peut être dû à l'érosion génétique progressive qui nous prive aujourd'hui de géniteurs intermédiaires. Mais il est également possible que le nombre de générations ait été réellement faible depuis la

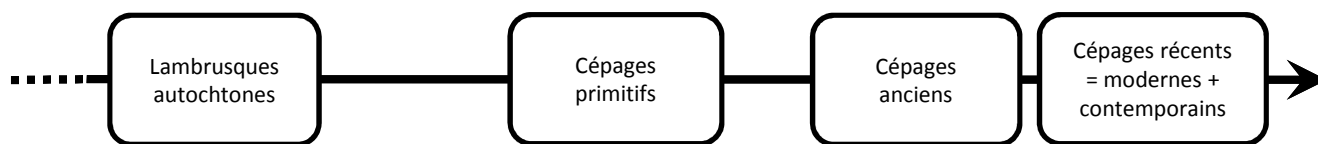


Figure 5.1. Schéma des groupes historiques de *V. vinifera* validés sur des bases génétiques.

domestication comme proposé par Arroyo-Garcia et al. (2006). Cette dernière hypothèse serait cohérente avec le déséquilibre de liaison (LD) entre marqueurs microsatellites qui a été estimé plus important chez les vignes cultivées que chez les *sylvestris* (Barnaud et al. 2010). Toutefois, ce faible nombre de générations est difficilement compatible avec la diffusion de l'élément *Gret1* (responsable de la couleur blanche des baies) dans presque tous les pools de diversité de la vigne cultivée.

La troisième caractéristique est le très petit nombre de variétés issues d'autofécondations, probablement à cause de la sensibilité à la dépression de consanguinité connue chez la vigne.

La dernière caractéristique est l'étroitesse de la base génétique des obtentions variétales créées au XX^e siècle, et même en ce début de XXI^e siècle, alors que paradoxalement la diversité des ressources génétiques de la vigne n'a jamais été aussi bien connue.

L'établissement du pédigrée des variétés n'explique que la période la plus récente de leur histoire. Etant donné l'érosion génétique, il est illusoire de penser qu'une généalogie intégrale des variétés actuelles pourrait être résolue, même en cumulant toutes les ressources génétiques mondiales. Toutefois, d'autres pédigrées pourraient être découverts à l'avenir en intégrant à notre étude d'autres ressources génétiques originales conservées dans d'autres collections (ex. réseau européen). Par ailleurs, la résolution des parentés des cépages n'apporte qu'une datation relative entre les variétés, les ascendants précédant logiquement les descendants. Mais la généralisation de la multiplication végétative chez la vigne domestique, attestée depuis l'Antiquité, interdit toute datation absolue de la naissance d'un cépage, même quand ses parents sont identifiés. Les méthodologies archéologiques n'ayant pas permis pour l'instant l'identification des variétés et à fortiori de leur parenté, nous restons dans l'attente d'un outil génétique qui serait capable de dater spécifiquement l'apparition des cépages.

Concernant les variétés dont le pédigrée n'a pas été établi, les analyses globales de diversité et de différenciation génétiques réalisées à l'aide de marqueurs microsatellites nucléaires et chloroplastiques ont apporté plusieurs arguments qui valident l'existence de groupes « historiques » de cépages, selon la séquence générale : lambrusques → cépages primitifs → cépages anciens → cépages récents (figure 5.1). Au sein de ces derniers (i.e. ceux dont la parenté directe est connue), nous n'avons trouvé aucun argument génétique permettant de distinguer des catégories de cépages modernes et des cépages contemporains tels que définis dans nos hypothèses de travail initiales. A ce titre, il faut par exemple considérer le 'Gamay', attesté depuis 1395, dans le même groupe « historique » que le 'Gamaret' datant de 1970.

Structuration de la diversité, spécialisation des variétés et origine géographique

Une fois les ascendances directes connues et écartées, l'étude menée à l'aide de marqueurs neutres (nSSR et cpSSR) a permis de préciser la structuration de la diversité génétique du compartiment cultivé de *V. vinifera*. Nous proposons ainsi une structuration en 4, 7 et 14 groupes de diversité. La plupart d'entre eux – mais pas tous – ont une base géographique et d'usage des raisins. Certains de ces groupes confirment et précisent des résultats antérieurs basés sur l'analyse de données phénotypiques ou moléculaires comme par exemple la séparation des morphotypes cuve vs table, la distinction du pool de cépages de cuve d'Europe occidentale (N1) ou l'originalité

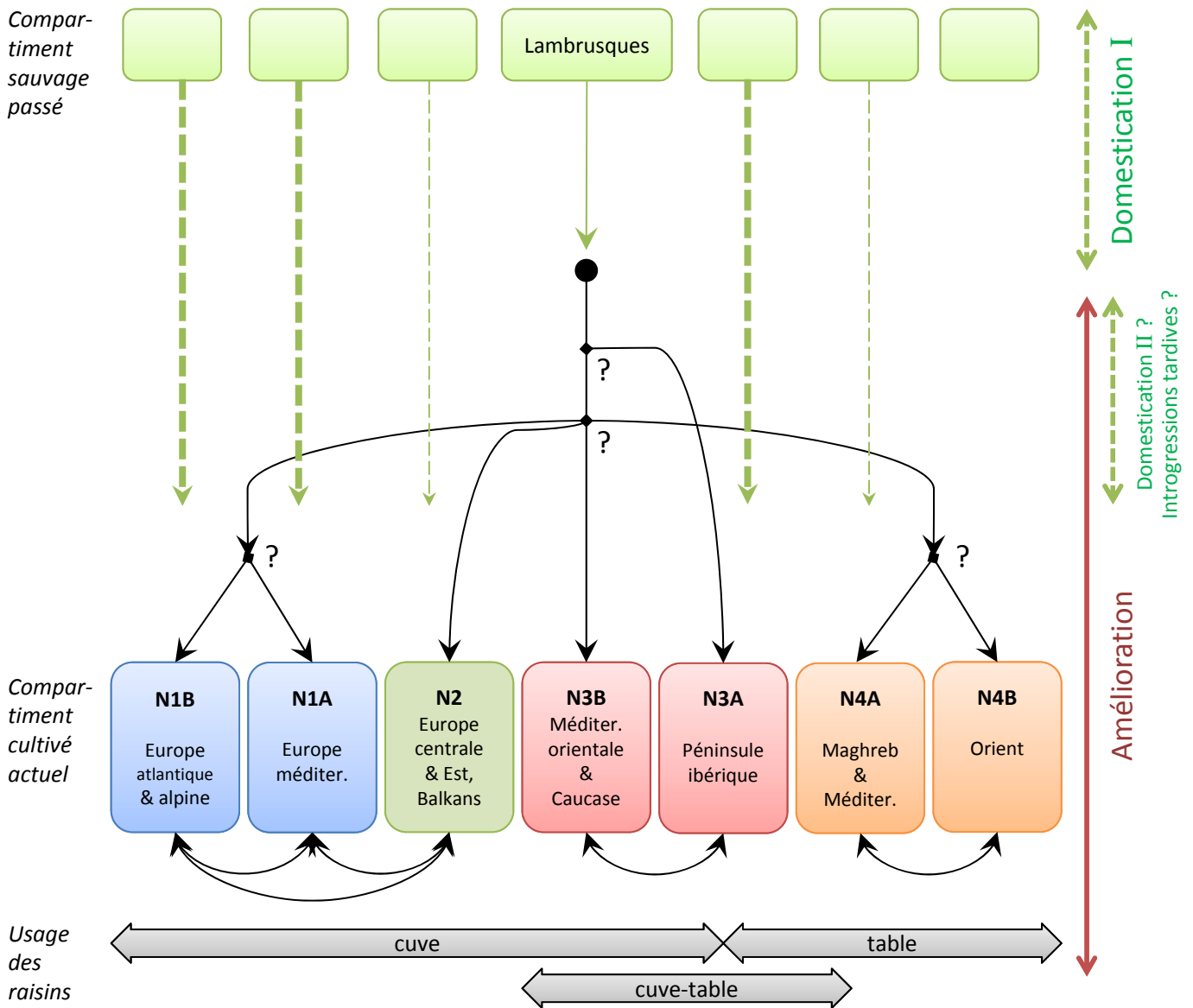


Figure 5.2. Un scénario hypothétique de constitution des groupes de diversité actuels de la vigne cultivée (*V. vinifera*).

du pool ibérique (N3A). Mais parallèlement, nos résultats donnent aussi une vision nouvelle de plusieurs autres groupes variétaux.

C'est le cas par exemple du groupe de diversité N3B, regroupant des variétés de Méditerranée orientale et du Caucase. Ce groupe a en effet retenu notre attention du fait de sa position géographique, de son profil historique, de la faible spécialisation d'usage des raisins, de sa diversité génétique et de sa différenciation avec les autres groupes. Ce sont autant d'arguments qui nous amènent à supposer qu'il est ancestral par rapport aux autres. A l'avenir, sa structuration interne mériterait d'être approfondie, d'un point de vue moléculaire et phénotypique, sur un plus grand nombre de ses représentants.

C'est aussi le cas pour la subdivision du groupe N4 de variétés de raisins de table, basé sur une forte sélection de l'usage des fruits, en deux sous-groupes à dominantes maghrébine (N4A) et orientale (N4B).

Il serait intéressant de confronter à l'avenir cette structuration obtenue à l'aide de microsatellites à celle qui serait issue de l'analyse d'autres types de polymorphismes neutres. On pourrait, par exemple, utiliser les polymorphismes de séquence du set des 80 amplicons témoins définis dans le cadre du projet SNP-GrpMap. Ceux-ci ont été choisis principalement en fonction de leur qualité moyenne, de leur répartition dans le génome et de leur longueur sans INDEL (Bacilieri et Péros, communications personnelles). Une autre possibilité serait d'utiliser les SNP de la puce Illumina 20K en cours de développement dans le cadre du projet trilatéral GrapeReSeq (<http://urgi.versailles.inra.fr/Projects/GrapeReSeq>).

Il serait également utile de poursuivre l'étude de la diversité d'un vaste échantillon de lambrusques eurasiatiques entreprise par notre équipe, afin de préciser la structure de cette diversité et la contribution des *sylvestris* à la constitution des groupes de diversité mis en évidence chez les *sativa*.

L'ensemble de ces nouveaux éléments nous aideraient à estimer plusieurs paramètres démographiques et à établir quelques scénarios évolutifs (un exemple général est proposé en figure 5.2) qui pourraient ensuite être testés. L'utilisation de la méthode de « computation bayésienne approchée » (*approximate bayesian computation* ou ABC) semble pertinente pour progresser dans cette direction (Beaumont 2010; Bertorelle et al. 2010; Cornuet et al. 2010; Csillery et al. 2010; Estoup et Guillemaud 2010).

Diversité de gènes associés à des caractères d'intérêt agronomique et histoire de la sélection artificielle

L'étude de la diversité de 3 gènes parmi les 26 000 que compte le génome de *V. vinifera*, fussent-ils significativement impliqués dans des caractères d'intérêt, ne saurait évidemment rendre compte de la globalité de la sélection artificielle de la vigne depuis sa domestication. L'objectif de notre étude des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A* était de savoir si leur polymorphisme reflétait l'évolution générale du compartiment cultivé sous influence humaine, ou seulement l'histoire de la sélection propre aux caractères cibles étudiés, en l'occurrence la couleur des baies et la ramification des grappes. Il s'agissait également d'approfondir les études déjà entreprises en utilisant un échantillon d'effectif bien plus important pour parvenir à une meilleure connaissance de ces gènes.

Nos résultats pour les deux gènes *VvMybA* ont confirmé le rôle majeur de l'insertion de l'élément *Gret1* dans l'émergence de la couleur blanche des baies et ont permis de préciser la structuration de la diversité des variétés à baies colorées qui n'est pas superposable à celle obtenue à l'aide des marqueurs moléculaires neutres. Plusieurs groupes de diversité ont ainsi été mis en évidence, illustrant la diversité des variétés roses, rouges et plus particulièrement noires, en relation avec leur origine géographique et/ou historique. Afin de poursuivre cette étude, il nous semble pertinent de faire porter les efforts futurs sur l'analyse des haplotypes *VvMybA1^{SUB}* et *VvMybA1^{FRE}* (supposés ancestraux chez *V. vinifera* d'après nos résultats), sur la diversité des variétés roses et rouges ainsi que sur le gène *VvMybA2*. Des simulations démographiques pourraient également être engagées afin de comprendre comment l'élément *Gret1* a pu gagner tous les pools de diversité de *V. vinifera*, y compris les lambrusques autochtones actuelles, alors que le nombre de génération semble limité chez cette espèce. Enfin, la diversité des gènes impliqués dans la biosynthèse des anthocyanes (Huang et al. 2012) mériterait d'être explorée sur un plus grand effectif de cépages à baies colorées et notre échantillon pourrait être utilisé à cet effet.

Les résultats obtenus pour le gène *VvTFL1A*, montrent une autre structuration de la diversité que celles obtenues précédemment via les gènes *VvMybA* ou les marqueurs neutres. Les groupes de diversité mis en évidence dans cette étude se trouvent en relation globale avec l'utilisation des fruits et l'architecture de la grappe, mais les données phénotypiques utilisées ne sont pas actuellement suffisantes pour interpréter d'avantage les résultats. D'autre part, comme pour les gènes *VvMybA* ci-dessus, l'absence d'une contrepartie neutre de séquence pouvant servir de contrôle lors de l'estimation de l'effet de la sélection représente une limite de notre étude. Même si cette difficulté a été partiellement contournée en comparant le polymorphisme des gènes supposés sélectionnés, à la structure de la diversité neutre, il serait souhaitable à l'avenir de disposer pour cet échantillon du polymorphisme de séquence d'un set de gènes neutres (De Mita et al. 2011).

D'autre part, les études précédentes qui nous avaient incité à étudier *VvTFL1A* avaient également conclu à son association avec un autre trait d'intérêt agronomique : la date de floraison. Une diversité variétale existe pour ce caractère et il serait maintenant souhaitable de compléter et d'analyser le phénotypage de ce trait à la lumière de nos résultats sur le polymorphisme de ce gène.

Enfin, étant donné les fonctions putatives des gènes de la famille *TFL1*, il est possible que le gène *VvTFL1A* soit associé à certains traits intervenant dans l'architecture des rameaux (Carmona et al. 2007). Aussi nous semblerait-il intéressant d'entreprendre le phénotypage de notre échantillon pour les principaux caractères composant l'architecture du rameau, afin de tester cette possible association. Ce phénotypage peut d'ores et déjà s'appuyer sur des travaux qui ont permis de décomposer les principales variables phénotypiques pertinentes (Lebon et al. 2006; Louarn et al. 2007; Pallas et al. 2008).

Au-delà de la seule association avec le gène *VvTFL1A* qui permettrait de valoriser davantage nos données de séquence, l'intérêt d'étudier plus en détail la diversité phénotypique de l'architecture des rameaux est double. D'une part, il s'agit d'un caractère qui fait partie du syndrome de domestication-amélioration de la vigne et qui montre une diversité nettement plus importante dans le compartiment cultivé que chez les *sylvestris*; son étude permettrait donc de poursuivre les objectifs de cette thèse au travers d'une nouvelle cible de sélection. D'autre part, le

port, la ramification, la vigueur et le rythme de croissance des rameaux sont des traits importants d'adaptation des variétés aux conditions de culture actuelles (ex. mécanisation, surface foliaire exposée en relation avec l'utilisation de l'eau par la plante). Or, si de nombreuses études écophysiologiques existent pour des cépages majeurs, les études de diversité portant sur ces caractères font défaut chez *V. vinifera* et leurs bases génétiques n'ont pas encore été établies. Les données de phénotypage sur notre échantillon documenté représenteraient dès lors un outil précieux pour de futurs programmes de recherche dans ce domaine.

A l'avenir, pour parfaire notre connaissance de l'histoire de la sélection artificielle de *V. vinifera*, le polymorphisme de séquence associé à d'autres caractères d'intérêt pourrait être étudié sur le même échantillon, à condition que leurs bases génétiques soient mieux connues.

De récents progrès ont, par exemple, été faits sur les gènes impliqués dans le contrôle du sexe de la vigne (Marguerit et al. 2009; Fechter et al. 2012; Picq 2012). Des gènes candidats ont été identifiés dans une région de 143 kb sur le chromosome 2 (Fechter et al. 2012). Leur variation permet de distinguer les formes femelles de formes mâles et hermaphrodites, en accord avec les données génétiques et physiologiques antérieures. En revanche, les gènes et les mutations causales qui expliqueraient le passage du sexe mâle au sexe hermaphrodite restent inconnus.

De la même façon, des gènes qui pourraient être impliqués dans l'augmentation de la taille des baies au cours de la sélection ont été mis en évidence (Houel et al. 2010) mais l'association entre les polymorphismes rencontrés et la variation phénotypique du poids des baies n'a pas été confirmée (Houel 2011).

Ressources génétiques

L'échantillon de variétés cultivées qui a été constitué à l'occasion de cette étude s'est avéré suffisamment étendu et représentatif de la diversité disponible, dans ses dimensions génétique, géographique et historique, pour nous permettre de « capturer » plusieurs de ces cas originaux, du moins pour le pool cultivé. Nos résultats nous amènent à penser qu'il pourrait être optimisé et légèrement réduit au niveau des catégories « cépages modernes » et « cépages contemporains » dont on a vu que la distinction n'avait pas de justification génétique. Il pourrait alors représenter un bon échantillon pour poursuivre les études de diversité sur le compartiment cultivé de *V. vinifera*, à l'exemple de l'actuel programme GrapeReSeq déjà cité.

Au contraire, le sous-échantillon de *sylvestris* ne peut être considéré que comme un point de départ, perfectible en termes de représentativité géographique, pour aboutir à terme à une core-collection de ce taxon disponible pour la communauté et utile pour tester différents scénarios de domestication.

Tout au long du travail d'échantillonnage et d'analyse de la diversité génétique, plusieurs cépages ou groupes de cépages se sont révélés originaux au sein du compartiment cultivé de *V. vinifera* : géniteurs majeurs et pourtant oubliés, descendances inattendues, assignations géographiques insoupçonnées, spécificités de certains pools, originalités nucléotidiques surprenantes ou positions singulières dans des réseaux haplotypiques. Il semble que leur mise en évidence n'ait été possible que grâce à pluralité des méthodes utilisées et surtout à la richesse du matériel végétal analysé. Plusieurs résultats n'auraient en effet pu être inférés en l'absence des

accessions portant les polymorphismes discriminants. Ceci rappelle, si besoin est, l'importance de conserver de vastes collections de ressources génétiques. On remarquera aussi que la création et l'utilisation d'une base de données relationnelle dédiée a permis d'effectuer des requêtes complexes qui ont participé à la mise en évidence de l'originalité de certains génotypes.

En retour, une meilleure connaissance de ces ressources doit permettre d'optimiser la gestion du conservatoire de l'INRA de Vassal. Les résultats obtenus documentent en effet la représentativité génétique de la collection en pointant d'une part les groupes de diversité les moins bien représentés (ex. variétés traditionnelles orientales) et à l'inverse les redondances dans d'autres groupes (ex. 244 cas de plein-frères détectés). Ces informations seront utiles, aussi bien pour prioriser les acquisitions de nouveau matériel, que pour décider du niveau de sécurisation dans le schéma de gestion en place (doubles de sécurité, réseau français, réseau européen).

Au-delà de la collection de Vassal, l'amélioration des connaissances relatives à l'origine des variétés cultivées devrait trouver une application directe pour le sélectionneur en lui fournissant des éléments de décision supplémentaires lors du choix des géniteurs, quels que soient ses objectifs de sélection.



Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Abrouk M, Murat F, Pont C, Messing J, Jackson S, Faraut T, Tannier E, Plomion C, Cooke R, Feuillet C, Salse J (2010) Palaeogenomics of plants: synteny-based modelling of extinct ancestors. *Trends in Plant Science* 15 (9):479-487.
- Aguero CB, Rodriguez JG, Martinez LE, Dangl GS, Meredith CP (2003) Identity and parentage of Torrontes cultivars in Argentina. *American Journal of Enology and Viticulture* 54 (4):318-321.
- Alleweldt G (1983) Collection, conservation and evaluation of genetic resources in grapevine. *Bulletin de l'OIV* 56 (624):91-103.
- Alleweldt G, Blais R (1987) Répertoire mondial des collections de *Vitis*. Office International de la Vigne et du Vin, Paris.
- Alleweldt G, Possingham JV (1988) Progress in grapevine breeding. *Theoretical and Applied Genetics* 75 (5):669-673.
- Ambrosi H, Dettweiler-Münch E, Rühl EH, Schmid J, Schumann F (1997) Guide des cépages. Eugen Ulmer, Paris.
- André J, Levadoux L (1964) La vigne et le vin des Allobroges. *Journal des savants* 3:169-181.
- Angiosperm-Phylogeny-Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 (2):105-121.
- Aradhya M, Koehmstedt A, Prins BH, Dangl GS, Stover E (2008) Genetic structure, differentiation, and phylogeny of the genus *Vitis*: Implications for genetic conservation. In: Groendijk WN, Alexander C, vandenBerg RG, Hetterscheid WLA (eds) Proceedings of the Fifth International Symposium on the Taxonomy of Cultivated Plants. vol 799. Acta Horticulturae, pp 43-49.
- Aradhya M, Prins B, Marsden C, Preece J (2010) Morphometric analysis of cultivated grape (*Vitis vinifera* L.). Présenté à: USDA-ARS Grape Research Workshop, Charlottesville, Virginia, USA,
- Aradhya MK, Dangl GS, Prins BH, Boursiquot JM, Walker MA, Meredith CP, Simon CJ (2003) Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genetical Research* 81 (3):179-192.
- Arnaud JF, Cuguen J, Fenart S (2011) Metapopulation structure and fine-scaled genetic structuring in crop-wild hybrid weed beets. *Heredity* 107 (5):395-404.
- Arnold C (1998) Situation de la vigne sauvage *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* en Europe. *Vitis* 37 (4):159-170.
- Arnold C, Schnitzler A, Douard A, Peter R, Gillet F (2005) Is there a future for wild grapevine (*Vitis vinifera* subsp. *silvestris*) in the Rhine Valley? *Biodiversity and Conservation* 14 (6):1507-1523.
- Arrigo N, Arnold C (2007) Naturalised *Vitis* rootstocks in Europe and consequences to native wild grapevine. *Plos One* 2 (6).
- Arroyo-Garcia R, Lefort F, de Andrés MT, Ibañez J, Borrego J, Jouve N, Cabello F, Martínez-Zapater JM (2002) Chloroplast microsatellite polymorphisms in *Vitis* species. *Genome* 45:1142-1149.
- Arroyo-García R, Ruiz-García L, Bolling L, Ocete R, Lopez MA, Arnold C, Ergul A, Soylemezoglu G, Uzun HI, Cabello F, Ibanez J, Aradhya MK, Atanassov A, Atanassov I, Balint S, Cenis JL, Costantini L, Goris-Lavets S, Grando MS, Klein BY, McGovern PE, Merdinoglu D, Pejic I, Pelsy F, Primikiriou N, Risovannaya V, Roubelakis-Angelakis KA, Snoussi H, Sotiri P, Tamhankar S, This P, Troshin L, Malpica JM, Lefort F, Martínez-

- Zapater JM (2006) Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Molecular Ecology* 15 (12):3707-3714.
- Azuma A, Kobayashi S, Goto-Yamamoto N, Shiraishi M, Mitani N, Yakushiji H, Koshita Y (2009) Color recovery in berries of grape (*Vitis vinifera* L.) 'Benitaka', a bud sport of 'Italia', is caused by a novel allele at the *VvmybA1* locus. *Plant Science* 176 (4):470-478.
- Azuma A, Kobayashi S, Mitani N, Shiraishi M, Yamada M, Ueno T, Kono A, Yakushiji H, Koshita Y (2008) Genomic and genetic analysis of *Myb*-related genes that regulate anthocyanin biosynthesis in grape berry skin. *Theoretical and Applied Genetics* 117 (6):1009-1019.
- Bacilieri R, **Lacombe T**, Laucou V, Di Vecchi Staraz M, This P, Boursiquot JM (sous presse) Genetic structure in a large representative sample of cultivated and wild grapevines. In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010. Acta Hort, pp 1-7.
- Bacilieri R, **Lacombe T**, Le Cunff L, Di Vecchi Staraz M, Laucou V, Péros JP, This P, Boursiquot JM (en préparation) Large scale analysis of grapevine genetic structure reflects domestication history and human selection.
- Bandelt HJ, Forster P, Rohl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16 (1):37-48.
- Barnaud A, **Lacombe T**, Doligez A (2006) Linkage disequilibrium in cultivated grapevine, *Vitis vinifera* L. *Theoretical and Applied Genetics* 112 (4):708-716.
- Barnaud A, Laucou V, This P, **Lacombe T**, Doligez A (2010) Linkage disequilibrium in wild French grapevine, *Vitis vinifera* L. subsp *silvestris*. *Heredity* 104 (5):431-437.
- Barriel V, Tassy P (1998) Rooting with multiple outgroups: Consensus versus parsimony. *Cladistics* 14 (2):193-200.
- Beaumont MA (2010) Approximate bayesian bompuation in evolution and ecology. In: Futuyma DJ, Shafer HB, Simberloff D (eds) Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 41, vol 41. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics. pp 379-406.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2004) GENETIX 4.05, logiciel sous Windows pour la génétique des populations <http://kimura.univ-montp2.fr/genetix>. Montpellier.
- Benjak A, Forneck A, Casacuberta JM (2008) Genome-wide analysis of the "cut-and-paste" transposons of grapevine. *Plos One* 3 (9).
- Bertorelle G, Benazzo A, Mona S (2010) ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: Some cons, many pros. *Molecular Ecology* 19 (13):2609-2625.
- Besnard G, Hernandez P, Khadari B, Dorado G, Savolainen V (2011) Genomic profiling of plastid DNA variation in the Mediterranean olive tree. *BMC Plant Biology* 11.
- Besnard G, Khadari B, Baradat P, Berville A (2002) *Olea europaea* (*Oleaceae*) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theoretical and Applied Genetics* 104 (8):1353-1361.
- Billiard R (1913) La vigne dans l'Antiquité. Lardanchet, Lyon.
- Bisson J (2009) Classification des vignes françaises. Féret, Bordeaux.
- Bonnet P, **Lacombe T**, Barbe J, Boursiquot JM, Audeguin L, Belluau M, Birnbaum P, Edelin C, Liens B, Molino J-F, Prosperi J, Séréno C, Théveny F, This P, Barthélémy D (2011) PlantGrape, le catalogue des vignes cultivées en France. INRA-IFV. <http://plantgrape.plantnet-project.org>.
- Bordenave L, **Lacombe T**, Laucou V, Boursiquot JM (2007) Etude historique, génétique et ampélographique des cépages Pyrénéo-Atlantiques. *Bulletin de l'OIV* 80 (920-921-922):174-180.
- Bouby L, Terral JF, Figueiral I, Ivorra S, **Lacombe T**, Pastor T, Picq S, Buffat L, Fabre L, Jung C, Marinval P, Petitot H, Tardy C (sous presse) La vigne sauvage (*Vitis vinifera* subsp. *silvestris*) : une plante cultivée dans les établissements viticoles de la Narbonnaise ? In:

- APDCA (ed) Des hommes et des plantes. Exploration du milieu et gestion des ressources végétales de la préhistoire à nos jours, Antibes, France, 2010. pp 1-11.
- Bouquet A (1982) Origine et évolution de l'encépagement français à travers les siècles. *Progrès Agricole et Viticole* 99 (5):110-121.
- Bouquet A (2007) Le séquençage du génome de la vigne : la brillante démonstration d'une hypothèse vieille de 55 ans. *Progrès Agricole et Viticole* 124 (17):337-341.
- Bouquet A (2008) La vigne et sa diversité génétique, revue bibliographique. *Progrès Agricole et Viticole* 125 (6):91-102.
- Bouquet A (2011) Grapevine and viticulture. In: Adam AF, Martinez-Zapater JM, Kole C (eds) Genetics, genomics and breeding of grapes. Genetics, genomics and breeding of crop plants, 1st edn. Science Publishers, St.Helier-Enfield, pp 1-29.
- Bouquet A, Boursiquot J-M (1996) La conservation des ressources génétiques de la vigne. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* Hors Série:13-23.
- Bouquet A, Boursiquot JM (1999) La sauvegarde des vieux cépages et la création de variétés nouvelles: une démarche conjointe pour concilier tradition et innovation en France. *Bulletin de l'OIV* 825-826:753-761.
- Boursiquot JM (1984) Les collections ampélographiques à l'E.N.S.A. et à l'I.N.R.A. de Montpellier. *Progrès Agricole et Viticole* 101 (3):79-83.
- Boursiquot JM, Dessup M, Rennes C (1995) Distribution des principaux caractères phénologiques, agronomiques et technologiques chez *Vitis vinifera* L. *Vitis* 34 (1):31-35.
- Boursiquot JM, Faber MP, Blachier O, Truel P (1987) Utilisation par l'informatique et traitement statistique d'un fichier ampélographique. *Agronomie* 7 (1):13-20.
- Boursiquot JM, **Lacombe T**, Bowers J, Meredith C (2004) Le Gouais, un cépage clé du patrimoine viticole européen. *Bulletin de l'OIV* 77 (875/876):5-19.
- Boursiquot JM, **Lacombe T**, Laucou V, Bakasietas K (sous presse) La Vigne de Pausanias : mythe et ADN. In: La viticulture grecque de l'époque hellénistique à l'époque byzantine, Tours, 2010. Food & History, pp 1-3.
- Boursiquot JM, **Lacombe T**, Laucou V, Julliard S, Perrin FX, Lanier N, Legrand D, Meredith C, This P (2009) Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: Discovery of the missing link. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 15 (2):144-155.
- Boursiquot JM, This P (1996) Les nouvelles techniques utilisées en Ampélographie: informatique et marquage. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* Hors Série:13-23.
- Boursiquot JM, This P (1999) Essai de définition du cépage. *Progrès Agricole et Viticole* 116 (17):359-361.
- Bowers J, Boursiquot JM, This P, Chu K, Johansson H, Meredith C (1999) Historical genetics: The parentage of Chardonnay, Gamay, and other wine grapes of northeastern France. *Science* 285 (5433):1562-1565.
- Bradley D, Ratcliffe O, Vincent C, Carpenter R, Coen E (1997) Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis*. *Science* 275 (5296):80-83.
- Branas J (1974) Viticulture. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier.
- Branties NBM (1978) Pollinator attraction of *Vitis vinifera* subsp. *silvestris*. *Vitis* 17 (3):229-233.
- Breton C, Terral JF, Pinatel C, Medail F, Bonhomme F, Berville A (2009) The origins of the domestication of the olive tree. *Comptes Rendus Biologies* 332 (12):1059-1064.
- Brumfield RT, Beerli P, Nickerson DA, Edwards SV (2003) The utility of single nucleotide polymorphisms in inferences of population history. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (5):249-256.
- Cabezas JA, Ibanez J, Lijavetzky D, Velez D, Bravo G, Rodriguez V, Carreno I, Jermakow AM, Carreno J, Ruiz-Garcia L, Thomas MR, Martinez-Zapater JM (2011) A 48 SNP set for grapevine cultivar identification. *BMC Plant Biology* 11.

- Camus-Kulandaivelu L, Veyrieras JB, Gouesnard B, Charcosset A, Manicacci D (2007) Evaluating the reliability of STRUCTURE outputs in case of relatedness between individuals. *Crop Science* 47 (2):887-892.
- Carmona MJ, Calonje M, Martinez-Zapater JM (2007) The *FT/TFL1* gene family in grapevine. *Plant Molecular Biology* 63 (5):637-650.
- Carreno E, Lopez MA, Labra M, Rivera D, Sancha J, Ocete R, Martinez de Toda F, de Toda FM (2004) Genetic relationship between some Spanish *Vitis vinifera* L. subsp. *sativa* cultivars and wild grapevine populations (*Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris* (Gmelin) Hegi): A preliminary study. *Plant Genetic Resources Newsletter* (137):42-45.
- Carrier G (2011) Bases moléculaires de la variation clonale chez la vigne (*Vitis vinifera* L.). Montpellier SupAgro, Montpellier
- Carrier G, Le Cunff L, Dereeper A, Legrand D, Sabot F, Bouchez O, Audeguin L, Boursiquot JM, This P (2012) Transposable elements are a major cause of somatic polymorphism in *Vitis vinifera* L. *PLoS One* 7 (3): e32973.
- Chauvet M (2008) Origine et histoire des plantes de grande culture. In: Fayard (ed) Aux origines des plantes, vol 2. Paris, pp 40-63.
- Chung SM, Staub JE (2003) The development and evaluation of consensus chloroplast primer pairs that possess highly variable sequence regions in a diverse array of plant taxa. *Theoretical and Applied Genetics* 107 (4):757-767.
- Cipriani G, Spadotto A, Jurman I, Di Gaspero G, Crespan M, Meneghetti S, Frare E, Vignani R, Cresti M, Morgante M, Pezzotti M, Pe E, Policriti A, Testolin R (2010) The SSR-based molecular profile of 1005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theoretical and Applied Genetics* 121 (8):1569-1585.
- Cornuet JM, Ravigne V, Estoup A (2010) Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1.0). *BMC Bioinformatics* 11.
- Crawford NG (2010) SMOg software for the measurement of genetic diversity. *Molecular Ecology Resources* 10 (3):556-557.
- Crespan M (2003) The parentage of Muscat of Hamburg. *Vitis* 42 (4):193-197.
- Crespan M, Milani N (2001) The Muscats: A molecular analysis of synonyms, homonyms and genetic relationships within a large family of grapevine cultivars (vol 40, pg 23, 2001). *Vitis* 40 (4):204-204.
- Csillery K, Blum MGB, Gaggiotti OE, Francois O (2010) Invalid arguments against ABC: Reply to AR Templeton. *Trends in Ecology and Evolution* 25 (9):490-491.
- Cuisset C (1998) Etude de la diversité génétique de la vigne (*Vitis vinifera* L.) par les marqueurs morphologiques et moléculaires. ENSAM, Montpellier.
- Cunha J, Santos MT, Carneiro LC, Fevereiro P, Eiras-Dias JE (2009) Portuguese traditional grapevine cultivars and wild vines (*Vitis vinifera* L.) share morphological and genetic traits. *Genetic Resources and Crop Evolution* 56 (7):975-989.
- Dangl GS, Mendum ML, Prins BH, Walker MA, Meredith CP, Simon CJ (2001) Simple sequence repeat analysis of a clonally propagated species: A tool for managing a grape germplasm collection. *Genome* 44 (3):432-438.
- De Andres MT, Benito A, Perez-Rivera G, Ocete R, Lopez MA, Gaforio L, Munoz G, Cabello F, Martinez Zapater JM, Arroyo-Garcia R (2012) Genetic diversity of wild grapevine populations in Spain and their genetic relationships with cultivated grapevines. *Molecular Ecology* 21 (4):800-816.
- De Candolle A (1886) Origine des plantes cultivées. 3 edn. Germer Baillière, Paris.
- De Mattia F, Imazio S, Grassi F, Baneh HD, Scienza A, Labra M (2008) Study of genetic relationships between wild and domesticated grapevine distributed from Middle East regions to European countries. *Rendiconti Lincei-Scienze Fisiche E Naturali* 19 (3):223-240.

- De Mita S, Chantret N, Loridon K, Ronfort J, Bataillon T (2011) Molecular adaptation in flowering and symbiotic recognition pathways: insights from patterns of polymorphism in the legume *Medicago truncatula*. *BMC Evolutionary Biology* 11.
- De Mita S, Siol M (2012) EGGLIB: Processing, analysis and simulation tools for population genetics and genomics. *BMC Genetics* 13.
- Dereeper A, Nicolas S, Le Cunff L, Bacilieri R, Doligez A, Péros JP, Ruiz M, This P (2011) SNIPLAY: A web-based tool for detection, management and analysis of SNPs. Application to grapevine diversity projects. *BMC Bioinformatics* 12.
- Di Gaspero G, Peterlunger E, Testolin R, Edwards KJ, Cipriani G (2000) Conservation of microsatellite loci within the genus *Vitis*. *Theoretical and Applied Genetics* 101 (1-2):301-308.
- Di Vecchi-Staraz M (2007) Recensement et caractérisation des ressources génétiques autochtones de *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris* (Gmelin) Hegi en Europe. Etude du complexe sauvage-cultivé et constitution d'un inventaire national italien. Università degli Studi di Firenze & Montpellier SupAgro, Montpellier
- Di Vecchi-Staraz M, Bandinelli R, Boselli M, This P, Boursiquot JM, Laucou V, **Lacombe T**, Vares D (2007a) Genetic structuring and parentage analysis for evolutionary studies in grapevine: Kin group and origin of the cultivar Sangiovese revealed. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 132 (4):514-524.
- Di Vecchi-Staraz M, Boselli M, Laucou V, **Lacombe T**, This P, Gerber S, Vares D, di Staraz MV (2007b) FAMOZ: a software for large scale parentage analysis in *Vitis vinifera* L. species. In: Nuzzo VGPGC (ed) *Acta Horticulturae*. vol 754. pp 79-83.
- Di Vecchi-Staraz M, Bruno G, Ortigosa P, Laucou V, **Lacombe T**, Vares D, Gerber S, Boselli M, This P (2009a) Evidence of gene flow between wild and cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) in France. *Acta Horticulturae* (827):103-106.
- Di Vecchi-Staraz M, **Lacombe T**, Laucou V, This P, Boselli M (2008) Relazioni genetiche tra viti coltivate e selvatiche in Toscana. In: Colloquio de l'OIV, Verona, Italy, 2008. Organisation Internationale de la Vigne et du Vin.
- Di Vecchi-Staraz M, Laucou V, Boursiquot JM, **Lacombe T**, Vares D, Gerber S, Boselli M, This P (2009b) The kingroup of the cultivar 'Chardonnay' revealed. *Acta Horticulturae* (827):233-238.
- Di Vecchi-Staraz M, Laucou V, Bruno G, **Lacombe T**, Gerber S, Bourse T, Boselli M, This P (2009c) Low level of pollen-mediated gene flow from cultivated to wild grapevine: Consequences for the evolution of the endangered subspecies *Vitis vinifera* L. subsp *silvestris*. *Journal of Heredity* 100 (1):66-75.
- Doazan JP, Rives M (1967) Sur le déterminisme génétique du sexe dans le genre *Vitis*. *Annales de l'Amélioration des Plantes* 17 (1):105-111.
- Doebly JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127 (7):1309-1321.
- Dry PR, Coombe BG (2005) *Viticulture*, volume 1 - Ressources. Winetitles, Adelaide.
- Dufour JJ (1826) *The American vine-dresser's guide*. Browne, Cincinnati.
- Dzhambazova T, Tsvetkov I, Atanassov I, Rusanov K, Martinez Zapater JM, Atanassov A, Hvarleva T (2009) Genetic diversity in native Bulgarian grapevine germplasm (*Vitis vinifera* L.) based on nuclear and chloroplast microsatellite polymorphisms. *Vitis* 48 (3):115-121.
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4 (2):359-361.
- El Oualkadi A, Ater M, Laucou V, Boursiquot JM, **Lacombe T**, Péros JP, This P (2011a) Study of genetic relationships between wild and domesticated grapevine in the north of Morocco. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 3 (10):512-526.

- El Oualkadi A, Ater M, Messaoudi Z, El Heit K, Laucou V, Boursiquot JM, **Lacombe T**, This P (2011b) Genetic diversity of Moroccan grape accessions conserved *ex situ* compared to Maghreb and Europe gene pools. *Tree Genetics and Genomes* 7 (6):1287-1298.
- El Oualkadi A, Ater M, Messaoudi Z, Laucou V, Boursiquot JM, **Lacombe T**, This P (2009) Molecular characterization of Moroccan grapevine germplasm using SSR markers for the establishment of a reference collection. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 43 (3):135-148.
- Emanuelli F, Battilana J, Costantini L, Le Cunff L, Boursiquot JM, This P, Grando MS (2010) A candidate gene association study on muscat flavor in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *BMC Plant Biology* 10 (1):241.
- Ergul A, Perez-Rivera G, Soylemezoglu G, Kazan K, Arroyo-Garcia R (2011) Genetic diversity in Anatolian wild grapes (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) estimated by SSR markers. *Plant Genetic Resources-Characterization and Utilization* 9 (3):375-383.
- Estoup A, Guillemaud T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: Why, how and so what? *Molecular Ecology* 19 (19):4113-4130.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology* 14 (8):2611-2620.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164 (4):1567-1587.
- Favà y Agud X (2001) Diccionari dels noms de ceps i raïms: L'ampelonímia catalana. Biblioteca de dialectologia i sociolingüística, VIII. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- Fechter I, Hausmann L, Daum M, Soerensen TR, Viehoveer P, Weisshaar B, Toepfer R (2012) Candidate genes within a 143 kb region of the flower sex locus in *Vitis*. *Molecular Genetics and Genomics* 287 (3):247-259.
- Fernandez L, Le Cunff L, Fournier-Level A, **Lacombe T**, Boursiquot JM, Gema B, Lalet S, Torregrosa L, This P, Martinez Zapater J-M (en préparation) Haplotype structure of *VvTFL1A* gene and association with cluster phenotype in grapevine (*V. vinifera*).
- Fernandez L, Le Cunff L, Fournier-Level A, **Lacombe T**, Boursiquot JM, This P, Martinez-Zapater J-M (sous presse) Haplotype structure and cluster phenotype associations for the *VvTFL1A* gene. In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010a. Acta Hort, pp 1-5.
- Fernandez L, Torregrosa L, Segura V, Bouquet A, Martinez-Zapater JM (2010b) Transposon-induced gene activation as a mechanism generating cluster shape somatic variation in grapevine. *Plant Journal* 61 (4):545-557.
- Ferris C, King RA, Vainola R, Hewitt GM (1998) Chloroplast DNA recognizes three refugial sources of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland. *Heredity* 80:584-593.
- Forni G (2004) Origine della viticoltura. In: Del Zan F, Failla O, Scienza A (eds) La vite e l'uomo dal rompicapo delle origine al salvataggio delle relique. ERSA, Gorizia, pp 19-97.
- Fournier-Level A, **Lacombe T**, Le Cunff L, Boursiquot JM, This P (2010) Evolution of the *VvMybA* gene family, the major determinant of berry colour in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Heredity* 104 (4):351-362.
- Fournier-Level A, Le Cunff L, Gomez C, Doligez A, Ageorges A, Roux C, Bertrand Y, Souquet JM, Cheynier V, This P (2009) Quantitative genetic bases of anthocyanin variation in grape (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) berry: A quantitative trait locus to quantitative trait nucleotide integrated study. *Genetics* 183 (3):1127-1139.
- Franks T, Botta R, Thomas MR (2002) Chimerism in grapevines: Implications for cultivar identity, ancestry and genetic improvement. *Theoretical and Applied Genetics* 104 (2-3):192-199.
- Fregoni M (1991) Origines de la vigne et de la viticulture. Musumeci Editeur, Quart.

- Galet P (1967) Recherches sur les méthodes d'identification et de classification des Vitacées des zones tempérées. Montpellier
- Galet P (1988) Cépages et vignobles de France, Tome 1: les vignes américaines, vol 1. Déhan, Montpellier.
- Galet P (1990) Cépages et vignobles de France, Tome 2: l'ampélographie française, vol 2. Déhan, Montpellier.
- Galet P (1993) Précis de viticulture. 6 edn. Déhan, Montpellier.
- Galet P (2000) Dictionnaire encyclopédique des cépages. Hachette, Paris.
- Ganal MW, Altmann T, Roder MS (2009) SNP identification in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology* 12 (2):211-217.
- García-Muñoz S, **Lacombe T**, de Andrés M, Gaforio L, Muñoz-Organero G, Laucou V, This P, Cabello F (2012) Grape varieties (*Vitis vinifera* L.) from the Balearic islands: Genetic characterization and relationship with Iberian peninsula and Mediterranean basin. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59:589-605.
- Gautier JF (1997) La civilisation du vin. Presses Universitaires de France, Paris.
- Goecks J, Nekrutenko A, Taylor J, Galaxy T (2010) GALAXY: A comprehensive approach for supporting accessible, reproducible, and transparent computational research in the life sciences. *Genome Biology* 11 (8).
- Gouesnard B, Bataillon TM, Decoux G, Rozale C, Schoen DJ, David JL (2001) MSTRAT: An algorithm for building germplasm core collections by maximizing allelic or phenotypic richness. *Journal of Heredity* 92 (1):93-94.
- Grassi F, De Mattia F, Zecca G, Sala F, Labra M (2008) Historical isolation and Quaternary range expansion of divergent lineages in wild grapevine. *Biological Journal of the Linnean Society* 95 (3):611-619.
- Grassi F, Imazio S, Failla O, Scienza A, Rubio RO, Lopez MA, Sala F, Labra M (2003) Genetic isolation and diffusion of wild grapevine Italian and Spanish populations as estimated by nuclear and chloroplast SSR analysis. *Plant Biology* 5 (6):608-614.
- Grassi F, Labra M, Imazio S, Rubio RO, Failla O, Scienza A, Sala F (2006) Phylogeographical structure and conservation genetics of wild grapevine. *Conservation Genetics* 7 (6):837-845.
- Guasch-Jane MR, Andres-Lacueva C, Jauregui O, Lamuela-Raventos RM (2006) First evidence of white wine in ancient Egypt from Tutankhamun's tomb. *Journal of Archaeological Science* 33 (8):1075-1080.
- Guillaume J (2010) Ils ont domestiqué plantes et animaux. Prélude à la civilisation. Quae, Versailles.
- Hardie WJ (2000) Grapevine biology and adaptation to viticulture. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 6 (2):74-81.
- Harlan JR (1975) Crops and Man (trad: Belliard J, Fraleigh B). American Society of Agronomy, Madison WI.
- Hedrick PW (2005) A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59 (8):1633-1638.
- Heywood VH, Zohary D (1995) A catalogue of the wild relatives of cultivated plants native to Europe. *Flora Mediterranea* 5:357-415.
- Hocquigny S, Pelsy F, Dumas V, Kindt S, Heloir MC, Merdinoglu D (2004) Diversification within grapevine cultivars goes through chimeric states. *Genome* 47 (3):579-589.
- Holsinger KE, Weir BS (2009) Genetics in geographically structured populations: Defining, estimating and interpreting F_{ST}. *Nature Reviews Genetics* 10 (9):639-650.
- Houel C (2011) Caractérisation de la variation phénotypique de la taille de la baie chez la vigne *Vitis vinifera* L. et approches de génétique d'association et de recherche de traces de sélection pour ce caractère. Université d'Evry-Val d'Essonne, Evry
- Houel C, Bounon R, Chaïb J, Guichard C, Péros JP, Bacilieri R, Dereeper A, Canaguier A, **Lacombe T**, N'Diaye A, Le Paslier MC, Vernerey MS, Coriton O, Brunel D, This P, Torregrosa L, Adam-Blondon AF (2010) Patterns of sequence polymorphism in the

- fleshless berry locus in cultivated and wild *Vitis vinifera* accessions. *BMC Plant Biology* 10 (284).
- Houel C, Martin-Magniette ML, Nicolas S, **Lacombe T**, Le Cunff L, Franck D, Torregrosa L, Conéjéro G, Lalet S, This P, Adam-Blondon AF (accepté) Genetic diversity of berry size in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*.
- Huang Y-F, Doligez A, Fournier-Level A, Le Cunff L, Bertrand Y, Canaguier A, Morel C, Miralles V, Veran F, Souquet JM, Cheynier V, Terrier N, This P (2012) Dissecting genetic architecture of grape proanthocyanidin composition through quantitative trait locus mapping. *BMC Plant Biology* 12.
- Huglin P, Pouget R, Truel P (1983) Opérations de conservation des ressources génétiques de la vigne effectuées en France. *Bulletin de l'OIV* 56 (625):163-171.
- Huglin P, Schneider C (1998) Biologie et écologie de la vigne. 2 edn. Lavoisier Tec & Doc, Paris.
- Ibanez J, Vargas AM, Palancar M, Borrego J, de Andres MT (2009a) Genetic relationships among table-grape varieties. *American Journal of Enology and Viticulture* 60 (1):35-42.
- Ibanez J, Velez MD, de Andres MT, Borrego J (2009b) Molecular markers for establishing distinctness in vegetatively propagated crops: A case study in grapevine. *Theoretical and Applied Genetics* 119 (7):1213-1222.
- Ibn-Al-Awwâm (1190?) Kitâb al-filâha - Le livre de l'agriculture (trad: Clément-Mullet JJ, 1864). 2000 edn. Actes Sud, Arles.
- Imazio S, Labra M, Grassi F, Scienza A, Failla O (2006) Chloroplast microsatellites to investigate the origin of grapevine. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53 (5):1003-1011.
- Ingrouille MJ, Chase MW, Fay MF, Bowman D, Van der Bank M, Bruijn ADE (2002) Systematics of *Vitaceae* from the viewpoint of plastid rbcL DNA sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 138 (4):421-432.
- Jaillon O, Aury JM, Noel B, Policriti A, Clepet C, Casagrande A, Choisne N, Aubourg S, Vitulo N, Jubin C, Vezzi A, Legeai F, Hugueney P, Dasilva C, Horner D, Mica E, Jublot D, Poulain J, Bruyere C, Billault A, Segurens B, Gouyvenoux M, Ugarte E, Cattonaro F, Anthouard V, Vico V, Del Fabbro C, Alaux M, Di Gaspero G, Dumas V, Felice N, Paillard S, Juman I, Moroldo M, Scalabrin S, Canaguier A, Le Clainche I, Malacrida G, Durand E, Pesole G, Laucou V, Chatelet P, Merdinoglu D, Delledonne M, Pezzotti M, Lecharny A, Scarpelli C, Artiguenave F, Pe ME, Valle G, Morgante M, Caboche M, Adam-Blondon AF, Weissenbach J, Quetier F, Wincker P (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449 (7161):463-U465.
- Jakobsson M, Rosenberg NA (2007) CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* 23 (14):1801-1806.
- Jansen RK, Kaittanis C, Saski C, Lee S-B, Tomkins J, Alverson AJ, Daniell H (2006) Phylogenetic analyses of *Vitis* (*Vitaceae*) based on complete chloroplast genome sequences: Effects of taxon sampling and phylogenetic methods on resolving relationships among Rosids. *BMC Evolutionary Biology* 6.
- Jombart T (2008) ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24 (11):1403-1405.
- Jombart T (2012) A tutorial for discriminant analysis of principal components (DAPC) using ADEGENET 1.3-4. <http://cran.r-project.org/web/packages/adeget/vignettes/adeget-dapc.pdf>.
- Jombart T, Devillard S, Balloux F (2010) Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11.
- Jost L (2008) G(ST) and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17 (18):4015-4026.

- Kazazian HH (2004) Mobile elements: Drivers of genome evolution. *Science* 303 (5664):1626-1632.
- King RA, Ferris C (1998) Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7 (9):1151-1161.
- Kobayashi S, Goto-Yamamoto N, Hirochika H (2004) Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304 (5673):982-982.
- Kobayashi S, Ishimaru M, Hiraoka K, Honda C (2002) *Myb*-related genes of the Kyoho grape (*Vitis labruscana*) regulate anthocyanin biosynthesis. *Planta* 215 (6):924-933.
- Krimbas B (1943) Ampélographie hellénique. Athènes.
- Kumar S, Skjaeveland A, Orr RJS, Enger P, Ruden T, Mevik B-H, Burki F, Botnen A, Shalchian-Tabrizi K (2009) AIR: A batch-oriented web program package for construction of supermatrices ready for phylogenomic analyses. *BMC Bioinformatics* 10.
- Labra M, Failla O, Forni G, Ghiani A, Scienza A, Sala F (2002) Microsatellite analysis to define genetic diversity of grapevines (*Vitis vinifera* L.) grown in Central and Western Mediterranean countries. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 36 (1):11-20.
- Lacombe T** (2008) Status of the French *Vitis* National Collection. In: Maul E, Eiras Dias JE, Kaserer H et al. (eds) Report of a Working Group on *Vitis*. First Meeting, Palić, Serbia and Montenegro, 2003. Bioversity International, Rome, Italy, pp 73-74.
- Lacombe T** (2004a) INRA Domaine de Vassal, Centre de Ressources Génétiques de la Vigne. <http://www1.montpellier.inra.fr/vassal>.
- Lacombe T** (2004b) Les cépages : une bien longue histoire. Présenté à: Collège de la Cité des Sciences de la Villette, Paris, 19 juin 2004
- Lacombe T** (2009) La longue histoire des cépages, des origines à nos jours. Présenté à: Musée gallo-romain de Saint-Romain-en-Gal, Vienne, 4 juin 2009
- Lacombe T**, Audeguin L, Boselli M, Bucchetti B, Cabello F, Chatelet P, Crespan M, D'Onofrio C, Eiras Dias J, Ercisli S, Gardiman M, Grando MS, Imazio S, Jandurova O, Jung A, Kiss E, Kozma P, Maul E, Maghradze D, Martinez MC, Muñoz G, Patkova JK, Pejic I, Peterlunger E, Pitsoli D, Preiner D, Raimondi S, Regner F, Savin G, Savvides S, Schneider A, Spring JL, Szoke A, Veres A, Boursiquot JM, Bacilieri R, This P (2011) Grapevine European catalogue: Towards a comprehensive list. *Vitis* 50 (2):65-68.
- Lacombe T**, Boursiquot JM, Laucou V, Dechesne F, Vares D, This P (2007) Relationships and genetic diversity within the accessions related to Malvasia held in the Domaine de Vassal grape germplasm repository. *American Journal of Enology and Viticulture* 58 (1):124-131.
- Lacombe T**, Boursiquot JM, Laucou V, Di Vecchi-Staraz M, Péros JP, This P (2012) Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Theoretical and Applied Genetics*:1-14.
- Lacombe T**, Di Vecchi-Staraz M, Bordenave L, Boursiquot JM, Carbonneau A, Bronner A, Bourse T, Vares D, This P (2005a) Characterization of indigenous wild grapevine in France. Présenté à: First International Conference on Crop Wild Relative, Conservation and Use, Agrigento, Sicily, Italy,
- Lacombe T**, Di Vecchi-Staraz M, Laucou V, Dechesne F, Vares D, This P (2005) Les populations de vignes sauvages du massif de l'Albera. In: L'Albera i el patrimoni en l'espai transfronterer, Figueres, Spain, 2004. Consell Comarcal de l'Alt Empordà 2005, pp 313-322.
- Lacombe T**, Laucou V, Di Vecchi-Staraz M, Bordenave L, Bourse T, Siret R, David J, Boursiquot JM, Bronner A, Merdinoglu D, This P (2003) Inventory and characterization of *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* in France. *Proceedings of the 8th International Conference on Grape Genetics and Breeding* 2 (603):553-557.
- Lacombe T**, Laucou V, Di Vecchi-Staraz M, This P, Boursiquot JM (sous presse) Genealogy investigation in over 2300 grapevine cultivars (*Vitis vinifera*). In: Owens C, Garris A, Reich

- B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010. Acta Hort, pp 1-7.
- Lacombe T**, Sereno C, Urbain R (2005b) Base de données du Réseau Français des Conservatoires de Vignes. INRA-IFV. http://bioweb.supagro.inra.fr/collections_vigne/index.php.
- Laiadi Z, Bentchikou MM, Bravo G, Cabello F, Martinez-Zapater JM (2009) Molecular identification and genetic relationships of Algerian grapevine cultivars maintained at the germplasm collection of Skikda (Algeria). *Vitis* 48 (1):25-32.
- Laucou V, Boursiquot JM, **Lacombe T**, Bordenave L, Decroocq S, Ollat N (2008) Parentage of grapevine rootstock Fercal finally elucidated. *Vitis* 47 (3):163-167.
- Laucou V, **Lacombe T**, Dechesne F, Siret R, Bruno JP, Dessup M, Dessup T, Ortigosa P, Parra P, Roux C, Santoni S, Varès D, Péros JP, Boursiquot JM, This P (2011) High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management. *Theoretical and Applied Genetics* 122 (6):1233-1245.
- Lavie P (1970) Contribution à l'étude caryosystématique des Vitacées. Montpellier
- Lavignac G (2001) Cépages du Sud-Ouest. Rouergue-INRA, Rodez-Paris.
- Lazic S, Supica M, Zorzic M (1968) A contribution to the knowledge of grape varieties' centers of origin. *Journal for Scientific Agricultural Research - Yugoslavia* 21 (72):86-98.
- Le Cunff L, Fournier-Level A, Laucou V, Vezzulli S, **Lacombe T**, Adam-Blondon AF, Boursiquot JM, This P (2008) Construction of nested genetic core collections to optimize the exploitation of natural diversity in *Vitis vinifera* L. subsp. *sativa*. *BMC Plant Biology* 8 (1):31.
- Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoœur J (2006) Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany* 98 (1):175-185.
- Levadoux L (1951) La sélection et l'hybridation chez la vigne. *Annales de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Montpellier* 28 (3-4):165-358.
- Levadoux L (1956) Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Annales de l'Amélioration des Plantes* 1:59-118.
- Levadoux L, Benabderrabou A, Douaouri B (1971) Ampélographie algérienne : cépages de cuve et de table cultivés en Algérie. Société Nationale d'Édition et de Diffusion, Alger.
- Levadoux L, Boubals D, Rives M (1962) Le genre *Vitis* et ses espèces. *Annales de l'Amélioration des Plantes* 12 (1):19-44.
- Librado P, Rozas J (2009) DNASP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25 (11):1451-1452.
- Lijavetzky D, Antonio Cabezas J, Ibanez A, Rodriguez V, Martinez-Zapater JM (2007) High throughput SNP discovery and genotyping in grapevine (*Vitis vinifera* L.) by combining a re-sequencing approach and SNPlex technology. *BMC Genomics* 8.
- Lijavetzky D, Ruiz-Garcia L, Cabezas JA, De Andres MT, Bravo G, Ibanez A, Carreno J, Cabello F, Ibanez J, Martinez-Zapater JM (2006) Molecular genetics of berry colour variation in table grape. *Molecular Genetics and Genomics* 276 (5):427-435.
- Lodhi MA, Reisch BI (1995) Nuclear-DNA content of *Vitis* species, cultivars, and other genera of *Vitaceae*. *Theoretical and Applied Genetics* 90 (1):11-16.
- Lopes MS, Mendonca D, dos Santos MR, Eiras-Dias JE, Machado AdC (2009) New insights on the genetic basis of Portuguese grapevine and on grapevine domestication. *Genome* 52 (9):790-800.
- Lopes MS, Sefc KM, Dias EE, Steinkellner H, Machado MLD, Machado AD (1999) The use of microsatellites for germplasm management in a Portuguese grapevine collection. *Theoretical and Applied Genetics* 99 (3-4):733-739.

- Louarn G, Guedon Y, Lecoœur J, Lebon E (2007) Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine (*Vitis vinifera*) cultivars. *Annals of Botany* 99 (3):425-437.
- Maletic E, Pejic I, Kontic JK, Piljac J, Dangl GS, Vokurka A, **Lacombe T**, Mirosevic N, Meredith CP (2004) Zinfandel, Dobricic, and Plavac mali: The genetic relationship among three cultivars of the Dalmatian coast of Croatia. *American Journal of Enology and Viticulture* 55 (2):174-180.
- Marguerit E, Boury C, Manicki A, Donnart M, Butterlin G, Nemorin A, Wiedemann-Merdinoglu S, Merdinoglu D, Ollat N, Decroocq S (2009) Genetic dissection of sex determinism, inflorescence morphology and downy mildew resistance in grapevine. *Theoretical and Applied Genetics* 118 (7):1261-1278.
- Marinval P (1997) Vigne sauvage et vigne cultivée dans le bassin méditerranéen, émergence de la viticulture, contribution archéo-botanique. In: L'histoire du vin, une histoire de rite. Office International de la Vigne et du Vin, Paris, pp 137-172.
- Marinval P (2008) Aliment végétal et plantes utiles de la préhistoire. In: Hallé F, Lieutaghi P (eds) Aux origines des plantes, vol 2. Fayard, Paris, pp 20-39.
- Maul E, Sudharma K, Kecke S, Marx G, Müller C, Audeguin L, Boselli M, Boursiquot JM, Bucchetti B, Cabello F, Carraro L, Crespan M, de Andrés M, Eiras Dias J, Ekhvaia J, Gaforio L, Gardiman M, Grando MS, Gyropoulos D, Jandurova O, Kiss E, Kontic JK, Kozma P, **Lacombe T**, Laucou V, Legrand D, Maghradze D, Marinoni DT, Maletic E, Moreira F, Muñoz-Organero G, Nakhutsrishvili G, Pejic I, Peterlunger E, Pitsoli D, Pospisilova D, Preiner D, Raimondi S, Regner F, Savin G, Savvides S, Schneider A, Sereno C, Simon S, Staraz M, Zulini L, Bacilieri R, This P (2012) The European *Vitis* Database (www.eu-vitis.de): A technical innovation through an online uploading and interactive modification system. *Vitis* 51 (2):79-85.
- Maul E, This P (2008) GENRES 081: A basis for the preservation and utilization of *Vitis* genetic resources. In: Maul E, Eiras Dias JE, Kaserer H et al. (eds) Report of a Working Group on *Vitis*. First Meeting, Palić, Serbia and Montenegro, 2003. Bioversity International, Rome, Italy, pp 13-22.
- Maul E, Töpfer R, Eibach R (1983-2012) *Vitis* International Variety Catalogue. Julius Kühn Institut. www.vivc.de.
- McGovern PE (2003) Ancient wine, the search for the origins of viniculture. Princeton University Press, Princeton.
- McGovern PE, Glusker DL, Exner LJ, Voigt MM (1996) Neolithic resinated wine. *Nature* 381 (6582):480-481.
- McGovern PE, Zhang JH, Tang JG, Zhang ZQ, Hall GR, Moreau RA, Nunez A, Butrym ED, Richards MP, Wang CS, Cheng GS, Zhao ZJ (2004) Fermented beverages of pre- and proto-historic China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (51):17593-17598.
- McKey D, Elias M, Pujol B, Duputie A (2010) The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytologist* 186 (2):318-332.
- Meirmans PG, Hedrick PW (2011) Assessing population structure: F-ST and related measures. *Molecular Ecology Resources* 11 (1):5-18.
- Miller AJ, Gross BL (2011) From forest to field: Perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany* 98 (9):1389-1414.
- Mitani N, Azuma A, Fukai E, Hirochika H, Kobayashi S (2009) A retrotransposon-inserted *VvmybA1a* allele has been spread among cultivars of *Vitis vinifera* but not North American or East Asian *Vitis* species. *Vitis* 48 (1):55-56.
- Mohanty A, Martin JP, Aguinalgalde I (2001) Chloroplast DNA study in wild populations and some cultivars of *Prunus avium* L. *Theoretical and Applied Genetics* 103 (1):112-117.

- Morrell PL, Buckler ES, Ross-Ibarra J (2012) Crop genomics: Advances and applications. *Nature Reviews Genetics* 13 (2):85-96.
- Mullins MG, Bouquet A, Williams LE (1992) Biology of the grapevine. Biology of horticultural crops. Cambridge University Press, Cambridge.
- Muse SV (2000) Examining rates and patterns of nucleotide substitution in plants. *Plant Molecular Biology* 42 (1):25-43.
- Myles S, Boyko AR, Owens CL, Brown PJ, Grassi F, Aradhya MK, Prins B, Reynolds A, Chia J-M, Ware D, Bustamante CD, Buckler ES (2011) Genetic structure and domestication history of the grape. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 (9):3530-3535.
- Myles S, Chia J-M, Hurwitz B, Simon C, Zhong GY, Buckler E, Ware D (2010) Rapid genomic characterization of the genus *Vitis*. *Plos One* 5 (1).
- Negi SS, Olmo HP (1966) Sex conversion in a male *Vitis vinifera* L. by a kinin. *Science (New York, NY)* 152 (3729):1624-1624.
- Negrul AM (1946) Origin and classification of cultivated grape. In: Baranov A KY, Lazarevski MA, Palibin TV, NN Prosmoserdov (ed) The Ampelography of the USSR, vol 1. Pischepromizdat, Moscou, pp 159-216.
- Negrul AM (1959) Nouvelles données sur l'origine des variétés de vigne d'Asie centrale (trans: Péguet J, 2001). In: Conférence scientifique du TSKHA 1958. *Izvestiya Timiryazevskoj Sel'skobozyajstvennoj Akademii* 4 (29):23-36.
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89 (3):583-590.
- Nesbitt TC, Tanksley SD (2002) Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics* 162 (1):365-379.
- Nicolas S, **Lacombe T**, Launay A, Bacilieri R, Santoni S, Dereeper A, Laucou V, Péros JP, This P, Doligez A (en préparation) Constitution d'une population d'études pour la génétique d'association chez *Vitis vinifera*.
- Nicolas S, Péros JP, This P, **Lacombe T**, Laucou V, Le Cunff L, Boursiquot JM, Dereeper A, Merdinoglu D, Peressotti E, Coste P, Prado E, Siberchicot A, Cierco-Ayrolles C, Mangin B, Eibach R, Walker A, Cousins P, Doligez A (sous presse) Genetic structure and linkage disequilibrium in four *Vitis* species. In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010. Acta Hort, pp 1-4.
- Nunez DR, Walker MJ (1989) A review of paleobotanical findings of early *Vitis* in the Mediterranean and of the origins of cultivated grapevines, with special reference to new pointers to prehistoric exploitation in the Western Mediterranean. *Review of Palaeobotany and Palynology* 61 (3-4):205-237.
- Odong TL, van Heerwaarden J, Jansen J, van Hintum TJJ, van Eeuwijk FA (2011) Determination of genetic structure of germplasm collections: Are traditional hierarchical clustering methods appropriate for molecular marker data? *Theoretical and Applied Genetics* 123 (2):195-205.
- OIV (2008) Second edition of the OIV descriptor list for grape varieties and *Vitis* species. Organisation Internationale de la Vigne et du Vin, Paris.
- Okamoto G, Ueki K, Ichi T, Aoki H, Fujiwara M, Hirano K (2002) Juice constituents and skin pigments in *Vitis coignetiae* Pulliat grapevines. *Vitis* 41 (3):161-162.
- Olmo HP (1996) The origin and domestication of the *vinifera* grape. In: McGovern PE, Fleming SJ, Katz SH (eds) The origins and ancient history of wine. Gordon and Breach, pp 31-43.
- Ortiz JM, Martin JP, Borrego J, Chavez J, Rodriguez I, Munoz G, Cabello F (2004) Molecular and morphological characterization of a *Vitis* gene bank for the establishment of a base collection. *Genetic Resources and Crop Evolution* 51 (4):403-409.

- Pallas B, Louarn G, Christophe A, Lebon E, Lecoœur J (2008) Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera*). *Physiologia Plantarum* 134 (1):49-63.
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: Genetic analysis in EXCEL. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6 (1):288-295.
- Pelsy F (2007) Untranslated leader region polymorphism of *Tvv1*, a retrotransposon family, is a novel marker useful for analyzing genetic diversity and relatedness in the genus *Vitis*. *Theoretical and Applied Genetics* 116 (1):15-27.
- Pelsy F (2010) Molecular and cellular mechanisms of diversity within grapevine varieties. *Heredity* 104 (4):331-340.
- Péros JP, Berger G, Portemont A, Boursiquot JM, **Lacombe T** (2011) Genetic variation and biogeography of the disjunct *Vitis* subg. *Vitis* (*Vitaceae*). *Journal of Biogeography* 38:471-486.
- Perret M, Arnold C, Küpfer GP (2000) Relationships and genetic diversity of wild and cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) in central Europe based on microstellite markers. In: VIIème Symposium International sur la Génétique et l'Amélioration de la Vigne, Montpellier, 1998.
- Perrier X, Jacquemoud-Collet JP (2006) DARWIN software <http://darwin.cirad.fr/>.
- Picq S (2012) Diversité et évolution chez *Vitis vinifera* L. de traits impliqués dans le syndrome de domestication et dans la biologie de la reproduction. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier
- Pitrat M, Foury C (2003) Histoires de légumes : des origines à l'orée du XXI^e siècle. Editions Quae, Paris.
- Planchon J-E (1887) Monographie des Ampélidées vraies. In: Candolle D, Masson (eds) *Monographiae phanerogamarum*, vol 5. Paris.
- Pouget R (1990) Histoire de la lutte contre le phylloxéra de la vigne en France. INRA, Paris.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155 (2):945-959.
- Pritchard JK, Wen X, Falush D (2007) Documentation for STRUCTURE software: version 2.2. <http://pritch.bsd.uchicago.edu/software/structure22/readme.pdf>.
- Provan J, Powell W, Hollingsworth PM (2001) Chloroplast microsatellites: New tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (3):142-147.
- R-Development-Core-Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rafalski A (2002) Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current Opinion in Plant Biology* 5 (2):94-100.
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Gauberville C, Bardat J, Bruno E, Keller R (2008) Flore forestière française, région méditerranéenne. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Ravaz L (1902) Les vignes américaines. Coulet-Masson, Montpellier.
- Rézeau P (1997) Le dictionnaire des noms de cépages de France. CNRS Editions, Paris.
- Riahi L, Laucou V, Le Cunff L, Zoghلامي N, Boursiquot JM, **Lacombe T**, El-Heit K, Mliki A, This P (2012) Highly polymorphic nSSR markers: A useful tool to assess origin of North African cultivars and to provide additional proofs of secondary grapevine domestication events. *Scientia Horticulturae* 141:53-60.
- Riahi L, Zoghلامي N, Dereper A, Laucou V, Mliki A, This P (2013) Single nucleotide polymorphism and haplotype diversity of the gene *NAC4* in grapevine. *Industrial Crops and Products* 43 (0):718-724.
- Riahi L, Zoghلامي N, El-Heit K, Laucou V, Le Cunff L, Boursiquot JM, **Lacombe T**, Mliki A, Ghorbel A, This P (2010) Genetic structure and differentiation among grapevines (*Vitis vinifera*) accessions from Maghreb region. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57 (2):255-272.

- Riahi L, Zoghlami N, Laucou V, Mliki A, This P (2011) Use of chloroplast microsatellite markers as a tool to elucidate polymorphism, classification and origin of Tunisian grapevines. *Scientia Horticulturae* 130 (4):781-786.
- Riaz S, Garrison KE, Dangl GS, Boursiquot JM, Meredith CP (2002) Genetic divergence and chimerism within ancient asexually propagated winegrape cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 127 (4):508-514.
- Rivera D, Miralles B, Obon C, Carreno E, Palazon JA (2007) Multivariate analysis of *Vitis* subgenus *Vitis* seed morphology. *Vitis* 46 (4):158-167.
- Rives M (1974) Les vignes sauvages comme sources de genes pour l'amélioration. *Vitis* 13 (3):186-197.
- Rives M (1977) Réflexion pour une stratégie de l'amélioration de la vigne. *Annales de l'Amélioration des Plantes* 27 (1):61-73.
- Rossoni M, Labra M, Imazio S, Grassi F, Scienza A, Sala F (2003) Genetic relationships among grapevine cultivars grown in Oltrepo Pavese (Italy). *Vitis* 42 (1):31-34.
- Rostoks N, Mudie S, Cardle L, Russell J, Ramsay L, Booth A, Svensson JT, Wanamaker SI, Walia H, Rodriguez EM, Hedley PE, Liu H, Morris J, Close TJ, Marshall DF, Waugh R (2005) Genome-wide SNP discovery and linkage analysis in barley based on genes responsive to abiotic stress. *Molecular Genetics and Genomics* 274 (5):515-527.
- Salayeva S, Decroocq S, Mariette S, Akhundova E (2010) Comparison of genetic diversity between cultivated and wild grape varieties originating from the Near-Caspian zone of Azerbaijan. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 44 (4):191-200.
- Salmaso M, Faes G, Segala C, Stefanini M, Salakhutdinov L, Zyprian E, Toepfer R, Grando MS, Velasco R (2004) Genome diversity and gene haplotypes in the grapevine (*Vitis vinifera* L.), as revealed by single nucleotide polymorphisms. *Molecular Breeding* 14 (4):385-395.
- Salmaso M, Valle RD, Lucchin M (2008) Gene pool variation and phylogenetic relationships of an indigenous northeast Italian grapevine collection revealed by nuclear and chloroplast SSRs. *Genome* 51 (10):838-855.
- Santana JC, Heuertz M, Arranz C, Rubio JA, Martinez-Zapater JM, Hidalgo E (2010) Genetic structure, origins, and relationships of grapevine cultivars from the Castilian plateau of Spain. *American Journal of Enology and Viticulture* 61 (2):214-224.
- Schneider A, Marinoni DT, Crespan M (2008) Genetics and ampelography trace the origin of Muscat fleur d'oranger. *American Journal of Enology and Viticulture* 59 (2):200-204.
- Scienza A, Protti A, Conca E, Romano F (1986) Diffusione e caratteristiche della "*Vitis vinifera silvestris*" Gmelin in Italia. In: Vignevini Ridvede (ed) 4° Simposio Internazionale di Genetica della Vite, Verona, Italia, 1985. p 85.
- Sefc KM, Lefort F, Grando MS, Scott KD, Steinkellner H, Thomas MR (2001) Microsatellite markers for grapevine: a state of the art. In: Roubelakis-Angelakis KA (ed) Molecular biology and biotechnology of grapevine. 2 edn. Springer Science, Dordrecht, pp 565-596.
- Sefc KM, Lopes MS, Lefort F, Botta R, Roubelakis-Angelakis KA, Ibanez J, Pejic I, Wagner HW, Glossl J, Steinkellner H (2000) Microsatellite variability in grapevine cultivars from different European regions and evaluation of assignment testing to assess the geographic origin of cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 100 (3-4):498-505.
- Sefc KM, Pejic I, Maletic E, Thomas MR, Lefort F (2009) Microsatellite markers for grapevine: Tools for cultivar identification and pedigree reconstruction. In: Roubelakis-Angelakis KA (ed) Grapevine molecular physiology and biotechnology. 2 edn. Springer Science, Dordrecht, pp 565-596.
- Sefc KM, Steinkellner H, Lefort F, Botta R, Machado AD, Borrego J, Maletic E, Glossl J (2003) Evaluation of the genetic contribution of local wild vines to European grapevine cultivars. *American Journal of Enology and Viticulture* 54 (1):15-21.

- Snoussi H, Ben Slimane MH, Ruiz-Garcia L, Martinez-Zapater JM, Arroyo-Garcia R (2004) Genetic relationship among cultivated and wild grapevine accessions from Tunisia. *Genome* 47 (6):1211-1219.
- Soejima A, Wen J (2006) Phylogenetic analysis of the grape family (*Vitaceae*) based on three chloroplast markers. *American Journal of Botany* 93 (2):278-287.
- Staden R, Beal KF, Bonfield JK (1998) The STADEN PACKAGE. In: Misener S, Krawetz SA (eds) Computer methods in molecular biology, vol 132. The Humana Press Inc., Totowa, pp 115-130.
- Stephens M, Donnelly P (2003) A comparison of Bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. *American Journal of Human Genetics* 73 (5):1162-1169.
- Strefeler MS, Weeden NF, Reisch BI (1992) Inheritance of chloroplast DNA in 2 full-sib *Vitis* populations. *Vitis* 31 (4):183-187.
- Tapia AM, Cabezas JA, Cabello F, **Lacombe T**, Martinez-Zapater JM, Hinrichsen P, Cervera MT (2007) Determining the Spanish origin of representative ancient American grapevine varieties. *American Journal of Enology and Viticulture* 58 (2):242-251.
- Terral JF, Tabard E, Bouby L, Ivorra S, Pastor T, Figueiral I, Picq S, Chevance JB, Jung C, Fabre L, Tardy C, Compan M, Bacilieri R, **Lacombe T**, This P (2010) Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: New morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cultivars. *Annals of Botany* 105 (3):443-455.
- Tessier C, David J, This P, Boursiquot JM, Charrier A (1999) Optimization of the choice of molecular markers for varietal identification in *Vitis vinifera* L. *Theoretical and Applied Genetics* 98:171-177.
- This P, Bacilieri R, Grando MS, Maul E, Muñoz G, Eiras Dias J, Schneider A, Legrand D, Boselli M (sous presse) Conservation, characterisation and management of grapevine genetic resources: the European GrapeGen06 project. In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010. Acta Hort, pp 1-4.
- This P, Jung A, Boccacci P, Borrego J, Botta R, Costantini L, Crespan M, Dangl GS, Eisenheld C, Ferreira-Monteiro F, Grando MS, Ibanez J, **Lacombe T**, Laucou V, Magalhaes R, Meredith CP, Milani N, Peterlunger E, Regner F, Zulini L, Maul E (2004) Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape cultivars. *Theoretical and Applied Genetics* 109 (7):1448-1458.
- This P, **Lacombe T**, Cadle-Davidson M, Owens CL (2007) Wine grape (*Vitis vinifera* L.) color associates with allelic variation in the domestication gene *VvmybA1*. *Theoretical and Applied Genetics* 114 (4):723-730.
- This P, **Lacombe T**, Thomas MR (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics* 22:511-519.
- This P, Martinez-Zapater JM, Péros JP, **Lacombe T** (2011) Natural variation in *Vitis*. In: Adam AF, Martinez-Zapater JM, Kole C (eds) Genetics, genomics and breeding of grapes. Genetics, genomics and breeding of crop plants, 1st edn. Science Publishers, St.Helier-Enfield, p 360.
- This P, Roux C, Parra P, Siret R, Bourse T, Adam AF, Yvon M, **Lacombe T**, David J, Boursiquot JM (2001) Characterization of genetic diversity in a population of wild grapes from Pic Saint-Loup area and its relationship with the cultivated grapes. *Genetics Selection Evolution* 33:S289-S304.
- Thomas MR, Cain P, Scott NS (1994) DNA typing of grapevines, a universal methodology and database for describing cultivars and evaluating genetic relatedness. *Plant Molecular Biology* 25 (6):939-949.

- Thomas MR, Matsumoto S, Cain P, Scott NS (1993) Repetitive DNA of grapevine: Classes present and sequences suitable for cultivar identification. *Theoretical and Applied Genetics* 86 (2-3):173-180.
- Torello Marinoni D, Raimondi S, Ruffa P, **Lacombe T**, Schneider A (2009) Identification of grape cultivars from Liguria (north-western Italy). *Vitis* 48 (4):175-183.
- Torregrosa L, Fernandez L, Bouquet A, Boursiquot JM, Pelsy F, Martinez-Zapater JM (2011) Origins and consequences of somatic variation in grapevine. In: Adam AF, Martinez-Zapater JM, Kole C (eds) Genetics, genomics and breeding of grapes. Genetics, genomics and breeding of crop plants, 1st edn. Science Publishers, St.Helier-Enfield, pp 68-92.
- Troendle D, Schroeder S, Kassemeyer H-H, Kiefer C, Koch MA, Nick P (2010) Molecular phylogeny of the genus *Vitis* (*Vitaceae*) based on plastid markers. *American Journal of Botany* 97 (7):1168-1178.
- Troggio M, Malacarne G, Vezzulli S, Faes G, Salmaso M, Velasco R (2008) Comparison of different methods for SNP detection in grapevine. *Vitis* 47 (1):21-30.
- Truel P (1973) Variétés nouvelles de raisins de table. Etat des travaux, résultats, perspectives. In: Symposium raisins de table, Chypre, 1973. Office International de la Vigne et du Vin.
- Turner SD, Brown AG (2004) *Vitis* pollen dispersal in and from organic vineyards I. Pollen trap and soil pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129 (3):117-132.
- Vargas AM, Velez MD, de Andres MT, Laucou V, **Lacombe T**, Boursiquot JM, Borrego J, Ibanez J (2007) Corinto bianco: A seedless mutant of Pedro Ximenes. *American Journal of Enology and Viticulture* 58 (4):540-543.
- Velasco R, Zharkikh A, Troggio M, Cartwright DA, Cestaro A, Pruss D, Pindo M, FitzGerald LM, Vezzulli S, Reid J, Malacarne G, Iliev D, Coppola G, Wardell B, Micheletti D, Macalma T, Facci M, Mitchell JT, Perazzolli M, Eldredge G, Gatto P, Oyzerski R, Moretto M, Gutin N, Stefanini M, Chen Y, Segala C, Davenport C, Dematte L, Mraz A, Battilana J, Stormo K, Costa F, Tao QZ, Si-Ammour A, Harkins T, Lackey A, Perbost C, Taillon B, Stella A, Solovyev V, Fawcett JA, Sterck L, Vandepoele K, Grando MS, Toppo S, Moser C, Lanchbury J, Bogden R, Skolnick M, Sgaramella V, Bhatnagar SK, Fontana P, Gutin A, Van de Peer Y, Salamini F, Viola R (2007) A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. *Plos One* 2 (12).
- Viala P (1886) Les hybrides Bouschet, essai d'une monographie des vignes à jus rouge. Coulet Editeur, Montpellier.
- Viala P, Vermorel V (1910) Ampélographie, vol 1. Masson, Paris.
- Villesen P (2007) FABOX: an online toolbox for FASTA sequences. *Molecular Ecology Notes* 7 (6):965-968.
- Vivier MA, Pretorius IS (2002) Genetically tailored grapevines for the wine industry. *Trends in Biotechnology* 20 (11):472-478.
- Vouillamoz J, Maigre D, Meredith CP (2003) Microsatellite analysis of ancient alpine grape cultivars: Pedigree reconstruction of *Vitis vinifera* L. Cornalin du Valais. *Theoretical and Applied Genetics* 107 (3):448-454.
- Vouillamoz JF, Grando MS (2006) Genealogy of wine grape cultivars: Pinot is related to Syrah. *Heredity* 97 (2):102-110.
- Walker AR, Lee E, Bogs J, McDavid DAJ, Thomas MR, Robinson SP (2007) White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes. *Plant Journal* 49 (5):772-785.
- Walker AR, Lee E, Robinson SP (2006) Two new grape cultivars, bud sports of Cabernet Sauvignon bearing pale-coloured berries, are the result of deletion of two regulatory genes of the berry colour locus. *Plant Molecular Biology* 62 (4-5):623-635.
- Wan Y, Schwaninger H, Li D, Simon CJ, Wang Y, Zhang C (2008) A review of taxonomic research on Chinese wild grapes. *Vitis* 47 (2):81-88.

- Ward JH (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistics Association* 58:36-244.
- Weir BS (1996) Genetic data analysis II. Sinauer Associates, Sunderland.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38 (6):1358-1370.
- Weising K, Gardner RC (1999) A set of conserved PCR primers for the analysis of simple sequence repeat polymorphisms in chloroplast genomes of dicotyledonous angiosperms. *Genome* 42 (1):9-19.
- Welter LJ, Grando MS, Zyprian E (2011) Basics of grapevine genetic analysis. In: Adam AF, Martinez-Zapater JM, Kole C (eds) Genetics, genomics and breeding of grapes. Genetics, genomics and breeding of crop plants, 1st edn. Science Publishers, St.Helier-Enfield, pp 137-159.
- Wen J, Nie ZL, Soejima A, Meng Y (2007) Phylogeny of *Vitaceae* based on the nuclear *GAI1* gene sequences. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 85 (8):731-745.
- Wright S (1931) Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16 (2):97-159.
- Yobregat O, Séréno C, Audeguin L, **Lacombe T**, Boursiquot JM (2011) Conservation de la diversité intravariétale de la vigne en France : situation générale en 2010, perspectives et priorités pour l'avenir. *Progrès Agricole et Viticole* 128 (10):211-230.
- Zecca G, Abbott JR, Sun W-B, Spada A, Sala F, Grassi F (2012) The timing and the mode of evolution of wild grapes (*Vitis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62 (2):736-747.
- Zecca G, De Mattia F, Lovicu G, Labra M, Sala F, Grassi F (2010) Wild grapevine: *silvestris*, hybrids or cultivars that escaped from vineyards? Molecular evidence in Sardinia. *Plant Biology* 12 (3):558-562.
- Zinelabidine LH, Haddioui A, Bravo G, Arroyo-Garcia R, Martinez-Zapater JM (2010) Genetic origins of cultivated and wild grapevines from Morocco. *American Journal of Enology and Viticulture* 61 (1):83-90.
- Zoghalmi N, Riahi L, Laucou V, **Lacombe T**, Mliki A, Ghorbel A, This P (2009) Origin and genetic diversity of Tunisian grapes as revealed by microsatellite markers. *Scientia Horticulturae* 120 (4):479-486.
- Zohary D (1996) The domestication of the grapevine *Vitis vinifera* L. in the Near East. In: McGovern PE, Fleming SJ, Katz SH (eds) The origins and ancient history of wine. Gordon and Breach, pp 31-43.



Annexes

Liste des annexes

- Annexe A** Liste des 105 lambrusques incluses dans l'échantillon de travail. Les lambrusques autochtones (L-SILV) correspondent au taxon *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (syn. *silvestris*) et les lambrusques intermédiaires (L-INT) correspondent à des formes métisses entre subsp. *sylvestris* et subsp. *vinifera* (syn. *sativa*).
- Annexe B** Article : Laucou V, Lacombe T, Dechesne F, Siret R, Bruno JP, Dessup M, Dessup T, Ortigosa P, Parra P, Roux C, Santoni S, Vares D, Peros JP, Boursiquot JM, This P (2011) High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management. Theoretical and Applied Genetics 122 (6):1233-1245. doi:10.1007/s00122-010-1527-y.
- Annexe C** Article : Lacombe T, Boursiquot J-M, Laucou V, Di Vecchi-Staraz M, Péros J-P, This P (2012) Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). Theoretical and Applied Genetics. doi: 10.1007/s00122-012-1988-2.
- Remarque** : les documents supplémentaires n°1 (27 pages), n°3 (12 pages), n°4 (29 pages) et n°5 (230 pages) associés à cet article n'ont pas été reproduits ici pour des raisons d'édition. Ils sont disponibles en ligne sur le site du journal TAG à l'adresse : http://www.springerlink.com/content/c403086962676835/122_2012_Article_1988_ESM.html
- Annexe D** Liste des variétés cultivées (*Vitis vinifera* subsp. *sativa*) incluses dans l'échantillon de travail. Couleur : *N* noir, *NR* noir-rougeâtre, *Rg* rouge, *G* gris, *Rr* rose, *B* blanc. Usage des raisins : *C* cuve, *CT* cuve-table, *T* table. Saveur : simple (neutre), aromatique, muscatée. Pépins : *pép.* présence, *apyr.* apyrène (absence). Sexe : *H* hermaphrodite, *F* femelle. Pays d'origine : codes d'après le standard ISO 3166-1 alpha 3. Catégories historiques a priori : *C-PRIM* cépage primitif, *C-ANCI* cépage ancien, *C-MODE* cépage moderne, *C-CONT* cépage contemporain.
- Annexe E** Séquences et positions sur le génome de référence PN40024, version 12 X (www.genoscope.cns.fr/externe/GenomeBrowser/Vitis), des trois gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*. Les séquences grisées correspondent aux régions non traduites (UTR) et celles en rouge correspondent aux exons.
- Annexe F** Résultats de l'assignation des cépages (*V. vinifera* subsp. *sativa*) aux groupes de diversité mis en évidence dans l'étude des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A* et aux haplotypes reconstruits pour ces gènes.

Annexe A

Liste des 105 lambrusques incluses dans l'échantillon de travail. Les lambrusques autochtones (L-SILV) correspondent au taxon *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* et les lambrusques intermédiaires (L-INT) correspondent à des formes métisses entre subsp. *sylvestris* et subsp. *sativa*.

Lambrusques autochtones (L-SILV)

Nom accession	Code accession	Année acquisition	Mode acquisition	Région provenance	Chloro-type
Lambrusque métisse Aneb Wahida Hanan (S4904)	0Mtp1951	2008	Echange coll.	Algérie	A
Lambrusque métisse Carranques 3	8500Mtp164	2007	Prospection	France	A
Lambrusque vraie Akchour S21 Ind 4	8500Mtp241	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque vraie Akchour S21 Ind 5	8500Mtp242	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque vraie Akchour S21 Ind 6	8500Mtp243	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque vraie Béni Hassan S9 Ind 4	8500Mtp231	2007	Prospection	Maroc	
Lambrusque vraie Béni Hassan S9 Ind 6	8500Mtp232	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque vraie Bicharole	8500Mtp14	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie Bois Bourdet 1	0Mtp1826	2006	Echange coll.	France	A
Lambrusque vraie Campmarcel	8500Mtp23	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie Chadenac	0Mtp1819	2006	Echange coll.	France	A
Lambrusque vraie Chalonne 2	0Mtp1825	2006	Echange coll.	France	A
Lambrusque vraie Col de la Massane 1	8500Mtp176	2007	Prospection	France	A
Lambrusque vraie Croix Blanchard	8500Mtp146	2006	Echange coll.	France	
Lambrusque vraie de Pausanias	8500Mtp141	2006	Prospection	Grèce	C
Lambrusque vraie Delta Stabiacciu E	8500Mtp512	2010	Prospection	France, Corse	D
Lambrusque vraie Dirmstein mâle	8500Mtp38	1998	Echange coll.	Allemagne	A
Lambrusque vraie femelle	8500Mtp9	1984	Echange coll.	France, Haut-Rhin	A
Lambrusque vraie forêt P5	8500Mtp17	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie forêt P7	8500Mtp15	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie Grésigne 1	8500Mtp124	1998	Prospection	France, Tarn	A
Lambrusque vraie Grésigne 14	8500Mtp129	1998	Prospection	France, Tarn	A
Lambrusque vraie Grésigne 16	8500Mtp130	1998	Prospection	France, Tarn	A
Lambrusque vraie Grésigne 2	8500Mtp125	1998	Prospection	France, Tarn	A
Lambrusque vraie Grésigne 9	8500Mtp128	1998	Prospection	France, Tarn	A
Lambrusque vraie J 2-3 Jaén mâle	8500Mtp378	2010	Echange coll.	Espagne	A
Lambrusque vraie Ketsch 2-39 mâle	8500Mtp40	1998	Echange coll.	Allemagne	
Lambrusque vraie Ketsch 27 femelle	8500Mtp34	1998	Echange coll.	Allemagne	A
Lambrusque vraie Lavall C	8500Mtp154	2007	Prospection	France	A
Lambrusque vraie l'Escale 1	8500Mtp21	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie l'Escale 3	8500Mtp22	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie mâle	8500Mtp11	1993	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie Mannheim Nr 2	8500Mtp144	2007	Echange coll.	Allemagne	A
Lambrusque vraie Montagnella 2	8500Mtp437	2010	Echange coll.	Italie	A
Lambrusque vraie Monte Arcosu 3	8500Mtp439	2010	Echange coll.	Italie	A
Lambrusque vraie Nef 2	0Mtp1570	2001	Echange coll.	Tunisie	A
Lambrusque vraie Neuillac	8500Mtp137	2004	Echange coll.	France, Charente	
Lambrusque vraie Oberlin 21 mâle	8500Mtp37	1998	Echange coll.	Allemagne	A
Lambrusque vraie Ouch 14	0Mtp1566	2001	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie Ouch 14 bis	0Mtp1567	2001	Echange coll.	Tunisie	A
Lambrusque vraie Ouch 14 ter (9)	0Mtp1568	2001	Echange coll.	Tunisie	A
Lambrusque vraie Ouchtata n°14	0Mtp837	1973	Echange coll.	Tunisie	A

Lambrusque vraie Ouchtata n°5	0Mtp839	1973	Echange coll.	Tunisie	C
Lambrusque vraie Oued Smir S10 Ind 23	8500Mtp236	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque vraie Oued Smir S10 Ind 8	8500Mtp233	2007	Prospection	Maroc	
Lambrusque vraie Picaussel-Bordes	8500Mtp138	2004	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie Portugal 110207 (3)femelle	8500Mtp417	2010	Echange coll.	Portugal	A
Lambrusque vraie Portugal 110304 (3) male	8500Mtp419	2010	Echange coll.	Portugal	A
Lambrusque vraie PSL 10	8500Mtp107	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie PSL 11	8500Mtp108	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie PSL 12	8500Mtp109	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie PSL 13	8500Mtp110	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie PSL 2	8500Mtp113	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie PSL 3	8500Mtp114	1998	Prospection	France, Hérault	A
Lambrusque vraie Puivert 1	8500Mtp20	1996	Prospection	France, Ariège	
Lambrusque vraie Puivert 2	8500Mtp19	1996	Prospection	France, Ariège	
Lambrusque vraie Ruisseau des Singes- Blida	8500Mtp152	2007	Echange coll.	Algérie	A
Lambrusque vraie Saint-Louis	8500Mtp139	2004	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque vraie sauvage	8500Mtp1	1963	Prospection	France, Gard	C
Lambrusque vraie SE 2-7 Sevilla femelle	8500Mtp367	2010	Echange coll.	Espagne	A
Lambrusque vraie Sejnene 1	8500Mtp31	1997	Echange coll.	Tunisie	C
Lambrusque vraie semis Colmar 428 E	8500Mtp330	2009	Echange coll.	France	A
Lambrusque vraie semis Sedut 2-12	23435Mtp2-12	2009	Prospection	Turquie	B
Lambrusque vraie semis Ven 38-6	23436Mtp38-6	2009	Prospection	Grèce	A
Lambrusque vraie semis Ven 52-11	23436Mtp52-11	2009	Prospection	Grèce	A
Lambrusque vraie semis Yenikoy 3-13	23432Mtp3-13	2009	Prospection	Turquie	B
Lambrusque vraie Suisse 1	8500Mtp132		Echange coll.	Suisse	A
Lambrusque vraie Teulere	0Mtp1323	2000	Prospection	France, Gers	A
Lambrusque vraie Tighzirt n°3	8500Mtp140	2006	Echange coll.	Algérie	A
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A 46	8500Mtp205	2008	Echange coll.	Slovaquie	
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A07	8500Mtp181	2008	Echange coll.	Slovaquie	A
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A38	8500Mtp200	2008	Echange coll.	Slovaquie	
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A41	8500Mtp203	2008	Echange coll.	Slovaquie	A
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A55	8500Mtp213	2008	Echange coll.	Slovaquie	A
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A77	8500Mtp222	2008	Echange coll.	Slovaquie	A
Lambrusque vraie Ul'any nad Zitavou A82	8500Mtp226	2008	Echange coll.	Slovaquie	A
Lambrusque vraie Valbonne 5	8500Mtp168	2007	Prospection	France	A
Lambrusque vraie Valdu E	8500mtp475	2010	Prospection	France, Corse	A
Lambrusque vraie Valle grande 5	8500Mtp443	2010	Echange coll.	Italie	A

Lambrusques intermédiaires (L-INT)

Nom accession	Code accession	Année acquisition	Mode acquisition	Région provenance	Chloro-type
Lambrusque indéterminée C	8500Mtp50	1951	Echange coll.	Maroc	A
Lambrusque indéterminée Cap Negre 1	8500Mtp27	1997	Echange coll.	Tunisie	A
Lambrusque indéterminée I	8500Mtp53	1951	Echange coll.	Maroc	A
Lambrusque indéterminée Manantial el Quejigo 1	8500Mtp47	1998	Echange coll.	Espagne	A
Lambrusque indéterminée semis Colmar 508 E	8500Mtp331	2009	Echange coll.	France	
Lambrusque métisse 3-23	8500Mtp45	1998	Echange coll.	Hongrie	A
Lambrusque métisse 5-13	8500Mtp44	1998	Echange coll.	Hongrie	B
Lambrusque métisse Ain Draham 1	8500Mtp25	1997	Echange coll.	Tunisie	
Lambrusque métisse Béni Idder S11 Ind 2	8500Mtp237	2007	Prospection	Maroc	A
Lambrusque métisse Caraybat	0Mtp501	1996	Prospection	France, Ariège	A
Lambrusque métisse Draa Ben Khedda	8500Mtp149	2007	Echange coll.	Algérie	A
Lambrusque métisse Gmelin femelle	8500Mtp41	1998	Echange coll.	Allemagne	A
Lambrusque métisse Guemuelder 104-64 mâle	8500Mtp42	1998	Echange coll.	Allemagne	D
Lambrusque métisse Rio Turon primera (Malaga)	8500Mtp49	1998	Echange coll.	Espagne	A
Lambrusque métisse Rio Turon tercera (malaga)	8500Mtp48	1998	Echange coll.	Espagne	A
Lambrusque métisse Sejnene 2	8500Mtp32	1997	Echange coll.	Tunisie	A
Lambrusque métisse semis Colmar 620 E	8500Mtp332	2009	Echange coll.	France	A
Lambrusque métisse Tabarka 1	8500Mtp30	1997	Echange coll.	Tunisie	C
Lambrusque métisse Taravo-Canniccia C	8500mtp508	2010	Prospection	France, Corse	D
Lambrusque vraie Tamizart n°1	8500Mtp147	2007	Echange coll.	Algérie	A
Plant de Roubia (Marre)	0Mtp510	1958	Prospection	France, Aude	A
Plant de Tabarka 3	8500Mtp28	1997	Echange coll.	Tunisie	
Plant de Tighzirt 1	8500Mtp150	2007	Echange coll.	Algérie	
Plant des Mouchouses 1	8500Mtp170	2007	Prospection	France	A
Vigne sauvage faux Afghanistan	8500Mtp143	2007	Echange coll.	Allemagne	D
Vigne sauvage faux Fethiye 58-64	8500Mtp36	1998	Echange coll.	Allemagne	A

High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management

V. Laucou · T. Lacombe · F. Dechesne · R. Siret · J.-P. Bruno · M. Dessup · T. Dessup · P. Ortigosa · P. Parra · C. Roux · S. Santoni · D. Varès · J.-P. Péros · J.-M. Boursiquot · P. This

Received: 5 October 2010 / Accepted: 22 December 2010
© Springer-Verlag 2011

Abstract Using 20 SSR markers well scattered across the 19 grape chromosomes, we analyzed 4,370 accessions of the INRA grape repository at Vassal, mostly cultivars of *Vitis vinifera* subsp. *sativa* (3,727), but also accessions of *V. vinifera* subsp. *sylvestris* (80), interspecific hybrids (364), and rootstocks (199). The analysis revealed 2,836 SSR single profiles: 2,323 *sativa* cultivars, 72 wild individuals (*sylvestris*), 306 interspecific hybrids, and 135 rootstocks, corresponding to 2,739 different cultivars in all. A total of 524 alleles were detected, with a mean of 26.20 alleles per locus. For the 2,323 cultivars of *V. vinifera*, 338 alleles were detected with a mean of 16.9 alleles per locus. The mean genetic diversity (GDI) was 0.797 and the level of heterozygosity was 0.76, with broad variation from 0.20 to 1. Interspecific hybrids and rootstocks were more heterozygous and more diverse (GDI = 0.839 and 0.865, respectively) than *V. vinifera* cultivars (GDI = 0.769),

Vitis vinifera subsp. *sylvestris* being the least divergent with GDI = 0.708. Principal coordinates analysis distinguished the four groups. Slight clonal polymorphism was detected. The limit between clonal variation and cultivar polymorphism was set at four allelic differences out of 40. SSR markers were useful as a complementary tool to traditional ampelography for cultivar identification. Finally, a set of nine SSR markers was defined that was sufficient to distinguish 99.8% of the analyzed accessions. This set is suitable for routine characterization and will be valuable for germplasm management.

Introduction

In crop species, the genetic diversity conserved in germplasms is large, but only a small portion of the resources is used in practice. The majority of germplasms in the world are derived from seeds (Koo et al. 2004). For highly heterozygous plants, however, this method of conservation is not suitable, and they must be maintained in other forms. Perennial plants can be conserved in ex-situ field collections. The management of such collections becomes complex, however, when thousands of accessions are involved. Redundancy should be reduced to a minimum, homogeneity and “true to type” plant material must be ensured, and the introduction of new accessions optimized. Identification of the plant material is thus crucial and represents the first step in germplasm management.

Grapevine (*Vitis vinifera* L.) is very diverse, with 6,000–10,000 cultivars believed to exist in the world (Galet 2000), and many grape collections (http://www.vitaceae.org/index.php/Grape_Germplasm_Resources). This large diversity is mostly due to the long history of grapevine cultivation (McGovern 2003), and vegetative propagation,

Communicated by M. Frisch.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00122-010-1527-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

V. Laucou (✉) · T. Lacombe · F. Dechesne · P. Ortigosa · P. Parra · C. Roux · S. Santoni · J.-P. Péros · J.-M. Boursiquot · P. This
INRA Montpellier SupAgro, UMR DIAPC, Equipe Génétique de la Vigne, 2 place Viala, 34060 Montpellier, France
e-mail: valerie.laucou@supagro.inra.fr

J.-P. Bruno · M. Dessup · T. Dessup · D. Varès
INRA Unité Expérimentale du Domaine de Vassal,
Route de Sète, 34330 Marseillan Plage, France

R. Siret
Laboratoire de Recherche GRAPPE, ESA Angers,
55 Rue Rabelais, BP 30748, 49007 Angers, France

which has enabled the conservation of cultivars over centuries. There is also a large diversity of complex *Vitis* hybrids and rootstocks (Galet 2000).

Ampelography has long been the single method used for identifying grape cultivars (Boursiquot and This 1996) but, as this process is carried out on adult plants, a long period is required before the identification of accessions can be completed. Since many synonyms or homonyms exist for cultivars (This et al. 2006), passport data are not always sufficient to certify identities and errors arise. In recent decades, new DNA-based methodologies were implemented, enabling easier and more accurate identification.

Several biochemical and molecular markers have been developed, such as isozymes, RFLP, and RAPD, but have proven to be unsuitable for management purposes in grape (Sefc et al. 2001). Rapid and robust systems of identification through the use of microsatellites have been proposed (Thomas and Scott 1993). These markers, based on the variation in numbers of a repeated element of 1–6 bases, have been used for identification purposes in many different species (Gupta and Varshney 2000) including grape (Thomas et al. 1993; Sefc et al. 2001). Such highly polymorphic markers are of particular interest since data can be compared between different laboratories through the use of a reference panel (This et al. 2004). Until recently, microsatellite markers were only used on relatively small sample sizes (165 cultivars by Sefc et al. 2000, 222 cultivars by Aradhya et al. 2003). In the last few years though, larger studies have been performed by Santana et al. (2010), Cipriani et al. (2010), and Ibanez et al. (2009) with the analysis of 425, 745 and 991 accessions, respectively.

The French INRA grape repository at Domaine de Vassal is the largest collection in the world, with a total of 7,500 accessions, more than 5,500 of which are *V. vinifera* cultivars (Marseillan plage, France, <http://www1.montpellier.inra.fr/vassal/>). The present project was launched to evaluate whether SSR markers could be effective for germplasm management of numerous accessions of *Vitis*, a genus with high cross-fertility (Levadoux et al. 1962), many close relatives (Bowers et al. 1999b; Di Vecchi-Staraz et al. 2007; Boursiquot et al. 2009), low clonal variation (Franks et al. 2002) and unconventionally defined cultivars (Boursiquot and This 2000). We analyzed 4,370 accessions representing different botanical levels (*Vitis vinifera* subsp *sativa*, *Vitis vinifera* subsp *sylvestris* and other *Vitis* species), and clonal diversity that may or may not be linked to morphological variation. We employed 20 SSR microsatellite markers to analyze the accessions, optimizing the analysis from the sampling stage to data management to facilitate the study of this large and diverse sample. We then evaluated the ability of SSR markers to differentiate grape cultivars, clones and interspecific material, and defined a minimal set of markers suitable for

identity and homogeneity testing in the collection. In addition, we estimated the genetic diversity in a large sample of *V. vinifera* cultivars.

Materials and methods

Plant material and DNA extraction

We analyzed 4,370 accessions corresponding to 3,727 *Vitis vinifera* subsp. *sativa* accessions, 80 *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* individuals, 364 interspecific *Vitis* hybrid accessions used for fruit production and 199 *Vitis* rootstock accessions (Table 1); these four categories will be referred to hereafter as *Sativa*, *Sylvestris*, *Hybrids*, and *Rootstocks*, respectively. Five plants of each of these accessions are maintained on their own roots in sandy soil in a vineyard at the INRA “Domaine de Vassal” germplasm collection. Disks of 20 mm diameter made in young expanded leaves from one plant (40–50 mg of fresh material) were collected in spring and directly placed into 96-well microtube racks. Immediately after harvesting, samples were freeze-dried for 24 h at 0.370 mbar and -55°C . One 3-mm diameter iron bead was added to each microtube. Freeze-dried leaf tissues were ground twice for 1 min at 20 Hz. DNA was extracted according to Qiagen DNeasy plant mini kit protocol with minor modifications: addition of 1% w/v PVP-40 to the AP1 solution, addition of 180 μl AP2, and centrifugation at 6,000 rpm for 10 min (QIAGEN, Germany).

SSR amplification, multiplexing, sequencing conditions, and coding of alleles

A set of 20 SSR markers scattered throughout the genome was selected, providing high number of alleles. Of these markers, 11 were from previous studies (This et al. 2000, 2004) and 9 from a genetic map (Adam-Blondon et al. 2004), chosen according to their position and ease of genotyping (Table 2; Fig. 1). PCR and electrophoresis were performed as previously described by Adam-Blondon et al. (2004), with slight modifications: amplifications were carried out in a 20 μl reaction mix and PCR products were diluted 5 times for multiplex A and 10 times for multiplexes B and C. Different primer multiplexes and different amplification mixtures were tested. The final combination lead to eight PCR and three sequencing runs (Table 3). The separation of the fragments was carried out in an AB 3130 filled with POP 7 polymer (Applied Biosystems, CA). Peak sizes (decimal size) were determined using Genescan 3.7 software (Applied Biosystems), by comparing the data to an internal size marker (GENESCAN HD 400 ROX). Genotyper 2.5 software (Applied Biosystems) was used to round up the alleles. PCR for missing data were carried out in

Table 1 Distribution of the number of analyses according to the genetic origin of the material

	Total number of analyses	Number of single profiles	Number of different cultivars	Number of accessions from same cultivars	Number of cultivars assumed to be different	Number of accessions that underwent identification testing
Sativa	3,727	2,323	2,227	258	2,046	1,424
Sylvestris	80	72	72	1	79	79
Hybrids	364	306	306	23	244	96
Rootstocks	199	135	134	23	111	65
Total	4,370	2,836	2,739	305	2,401	1,664

Sativa = *Vitis vinifera* subsp. *sativa*, Sylvestris = *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, Hybrids = complex interspecific *Vitis* hybrids used for fruit production, Rootstocks = *Vitis* hybrids of *Vitis* species used as rootstocks

simplex in order to obtain a better amplification product, and, whenever possible, were mixed before electrophoresis. In a few cases, no data was obtained despite three or four repetitions, due to multiband profiles or defective DNA.

Database development

A Microsoft Access® database was developed for management of the data produced during this project. It is connected to the online database used to manage the Vassal collection (http://bioweb.ensam.inra.fr/collections_vigne). For each analysis, the raw data, coded alleles, PCR amplification, date, run date, harvesting date, and the name of the person who performed each step were stored. Each data record is represented by a single code. In the code CRB03A01-1-a, for example, 03A01 is the DNA code corresponding to the plate number and the position in the rack, -1 is the SSR marker code, and -a represents the first analysis, -b the second (if relevant), and so on. DNA may have been extracted from a given plant several times, and analyzed with many markers; a marker may even have been amplified more than once for the same DNA. Each DNA code is linked to a single plant and location in the Vassal repository. Several queries were created to sort the alleles, check for duplicate analyses or missing data, as well as to compare and to identify samples.

Data checking

Chromatograms were read by two persons. Differences of 1 bp between alleles were checked by reamplification and reanalysis to determine whether a coding error had occurred, or whether this was a real allele. Whenever present, replicates of the same accessions were compared. In cases of mismatch, data for both replicates were discarded and a new analysis performed on newly collected plant material. At the end of the study, 4–5 samples of each of the 50 initial runs were analyzed to verify the absence of a shift in the allele coding during the experiment. No coding

differences were observed for the 244 alleles (out of 524 detected in this study) represented in this control panel. As further verification, allele frequencies were compared between each of the 50 runs performed and the global analysis. Apart from runs corresponding mainly to Sylvestris, Hybrids, or Rootstocks, no shift in allele size was revealed (data not shown).

Data analysis

Data analysis was performed using the “Excel Microsatellite Toolkit” (Park 2001). The number of alleles and allele frequencies were determined; the diversity index $H_{ep} = \sum p_i^2$ (GDI; Weir 1989) and the discriminating power $D = 1 - \sum p_i^2$ (DP; Kloosterman et al. 1993) were then calculated from allele and genotype frequencies, respectively.

Simple matching distances (SMD, Bowcock et al. 1994) were calculated based on the 20 SSR markers and Principal coordinates analysis constructed using DARwin software (version 5.0.23; Perrier and Jacquemoud-Collet 2006). The probability of identity (PI) was computed using Famoz software (Gerber et al. 2003).

Results

Among the 4,370 accessions analyzed with 20 SSR markers, 2,836 single SSR₂₀ profiles with a difference of at least one allele, or 2,739 profiles without clonal variation, were detected (Table 1). Despite the great care taken to reduce missing data (MD), about 0.89% of MD remained (Table 4). These represented 272 profiles (192 with 1 MD, 39 with 2 MD, 17 with 3 MD, 5 with 4 MD, 13 with 5–10 MD, 6 with 10–16 MD). Rootstocks and Hybrids presented slightly higher percentages of missing data than the other sources: 2.03% and 3.48%, respectively. The number of alleles and the distribution of Sativa and Sylvestris populations according to their geographic origin are presented in Table 5. Supplementary Table S1 shows the distribution of

Table 2 Names, linkage groups, primer sequences, references, and microsatellite sequences of the SSRs studied

SSR name	Linkage group	Forward primer	Reverse primer	Reference	Microsatellite core repeat
VMC1b11	8	CTTTGAAAAATTCCTTCCGGGT	TATTCAAAAGCCACCCGGTCTCT	BV681754	(GA) _n
VMC4f3	12	AAAGCACTATGGTGGGTGTAAA	TAACCAATACATGCATCAAGGA	Di Gaspero et al. (2000)	(CT) _n TT (CT) _n
VV1b01	2	TGACCCCTCGACCCTTAAAAATCTT	TGGTGAGTGCAATGATAGTAGA	Merdinoglu et al. (2005)	(CT) _n
VV1h54	13	CCGCACCTTGTTGAAATTTTCAG	CAAACCCGTTTTACACCAGCAG	Merdinoglu et al. (2005)	(GA) _n
VV1n16	18	ACCTCTATAAGATCCTAACCTG	AAGGGAGTGTGACTGATATTTTC	Merdinoglu et al. (2005)	(CA) _n CG (CA) _n
VV1n73	17	TACTTCACCTAACAAATACAGCT	AATACATAAAGGTGAAGATGCCT	Merdinoglu et al. (2005)	(CA) _n
VV1p31	19	TATCCAAGAGACAAATTCACCAC	TTCTCTTGTTTCCTGCAAAATGG	Merdinoglu et al. (2005)	(GA) _n
VV1p60	1	GGGGAATAACTAAATTGAGGAT	GTATGAATGCGGATAGTTTGTG	Merdinoglu et al. (2005)	(TG) _n A(GT) _n (GA) _n
VV1q52	9	TAAAAGGATGGTAGATGACAGA	ACAGGAAAGTGTTCAAATGGTTA	Merdinoglu et al. (2005)	(CT) _n
VV1v37	10	GGTAGACCTTGAAATGAAGTAA	ATGCTGAAGTCACGTAATAGAA	Merdinoglu et al. (2005)	(TC) _n (GT) _n
VV1v67	15	TATAACTTCTCATAGGGTTTCC	TTGGAGTCCATCAAATTCATCT	Merdinoglu et al. (2005)	(CA) _n AT(CA) _n (GA) _n TT(GA) _n (AG) _n
VVMD21	6	GGTTGTCTATGGAGTTGATGTTGC	GCTTCAGTAAAAAAGGGATTGCG	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n GAGAAAGG(A) _n
VVMD24	14	GTGGATGATGGAGTAGTCACGC	GATTTTAGGTTTCATGTTGGTGAAGG	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n
VVMD25	11	TTCCGTTAAAAGCAAAAAGAAAAAGG	TTGGATTTGAAAATTTATTGAGGGG	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n
VVMD27	5	GTACCAGATCTGAATACATCCGTAAGT	ACGGGTATAGAGCAAACGGTGT	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n
VVMD28	3	AACAATTCAAATGAAAAGAGAGAGAGAGA	TCATCAATTTTCGTATCTCTATTGCTG	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n
VVMD32	4	TATGATTTTTAGGGGGGTGAGG	GGAAAGATGGGATGACTCGC	Bowers et al. (1999a)	(CT) _n
VVMD5	16	CTAGAGCTACGCCAATCCAA	TATACCAAAAATCAATATTCCTAAA	Bowers et al. (1996)	(CT) _n AT(CT) _n ATAG(AT) _n
VVMD7	7	AGAGTTGCGGAGAACAGGAT	CGAACCTTTCACACGGCTTGAT	Bowers et al. (1996)	(CT) _n
VVS2	11	CAG CCC GTA AAT GTA TCC ATC	AAATTCAAAAATTCATAATCAACTGG	Thomas and Scott (1993)	(GA) _n

Fig. 1 Position of SSR loci on the consensus map of *Vitis vinifera* (Adam-Blondon et al. 2004; Doligez et al. 2006)

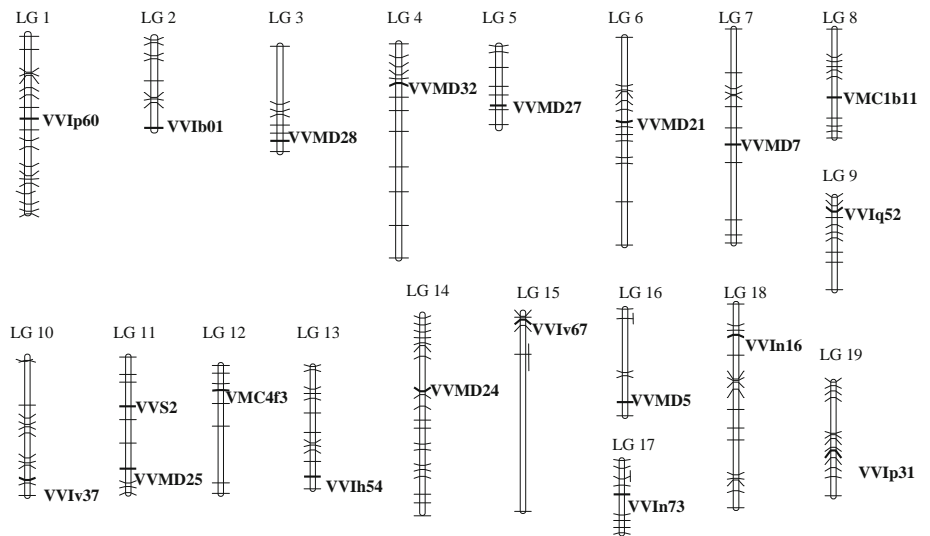


Table 3 PCR and multiplex conditions used

SSR marker	PCR multiplex ^a	Annealing T °C	Labeled primer concentration in pM	Run multiplex ^b	Dye	Size range in base pairs
VVC1b11	8	60	0.04	C	Fam	165–208
VVC4f3	8	60	0.05	C	Hex	156–230
VVIb01	7	56	0.08	C	Hex	278–318
VVIh54	6	56	0.04	C	Ned	139–187
VVIn16	3	56	0.04	A	Ned	141–175
VVIn73	7	56	0.04	C	Ned	254–269
VVIp31	4	56	0.04	B	Fam	158–210
VVIp60	2	56	0.08	A	Hex	291–348
VVIq52	6	56	0.05	C	Fam	71–89
VVIv37	4	56	0.08	B	Hex	141–181
VVIv67	1	56	0.08	A	Fam	305–386
VVMD21	2	56	0.05	A	Hex	218–267
VVMD24	5	56	0.065	B	Hex	200–226
VVMD25	7	56	0.1	C	Fam	234–272
VVMD27	2	56	0.065	A	Hex	172–218
VVMD28	1	56	0.1	A	Fam	214–282
VVMD32	5	56	0.065	B	Fam	217–289
VVMD5	3	56	0.065	A	Ned	216–287
VVMD7	5	56	0.08	B	Ned	231–268
VVS2	4	56	0.065	B	Ned	120–165

^a SSR markers with the same number were amplified in a single PCR mix, all primers being pooled in the PCR mix

^b SSR markers with the same letter were pooled and analyzed in the same sequencer run

allele frequencies and supplementary Table S2 the coded SSR data for the 47 cultivars used as references in This et al. (2004).

Genetic diversity

A total of 524 alleles (26.20 alleles on average; Table 4) were revealed, but this number fell to 414 and 380 when very rare alleles (i.e. those with frequencies lower than

0.05% or 0.1%) were removed. These numbers were also lower when considering Sativa, Sylvestris, Rootstocks, and Hybrids separately (Table 4). The overall diversity GDI was also high (0.797 ± 0.1046), but this included differences between Sativa, Sylvestris, Hybrids, and Rootstocks (Table 6, supplementary Table S3). The number of alleles per locus over the whole sample varied between 9 (VVIq52 and VVIn73) and 59 (VVIv67) in total, while GDI varied between 0.462 for VVIn73 and 0.903 for VVIp31.

Table 4 Number of alleles, number of genotypes, and percentage of missing data (MD) with regard to the material type, minima and maxima are indicated in *bold*

SSR marker	Total (2,836)			Sativa (2,323)			Sylvestris (72)			Hybrids (306)			Rootstocks (135)		
	Alleles	Genotypes	MD %	Alleles	Genotypes	MD %	Alleles	Genotypes	MD %	Alleles	Genotypes	MD %	Alleles	Genotypes	MD %
VMC1b11	19	108	0.60	15	71	0.43	9	20	1.39	14	60	1.31	18	57	1.48
VMC4f3	52	275	1.62	31	162	0.86	18	27	4.17	40	137	2.94	39	70	10.37
VVIb01	19	69	0.46	13	23	0.13	7	12	2.78	14	42	1.63	15	49	2.22
VVIh54	24	140	0.71	22	88	0.56	11	23	0	18	64	1.96	17	53	0.74
VVIn16	17	56	0.32	6	17	0.26	5	14	1.39	15	35	0.33	16	43	0.74
VVIn73	9	29	0.71	8	19	0.43	6	11	2.78	7	15	1.31	8	12	2.96
VVIp31	31	189	0.78	18	95	0.69	11	22	0	26	100	0.65	24	77	2.96
VVIp60	27	133	1.06	20	81	0.77	8	19	1.39	22	73	2.94	22	64	1.48
VVIq52	9	26	0.56	8	24	0.30	5	8	0	6	12	0.65	7	12	5.19
VVIv37	21	129	1.48	18	96	1.33	10	17	1.39	17	62	1.96	16	47	2.96
VVIv67	59	285	1.30	36	151	0.90	17	33	2.78	36	107	1.96	39	91	5.93
VVMD21	26	103	0.56	11	37	0.22	9	14	0	20	61	1.96	21	46	3.70
VVMD24	18	62	0.46	10	37	0.30	7	17	0	15	39	0.98	14	26	2.22
VVMD25	28	117	0.78	16	57	0.39	10	21	1.39	18	47	3.27	23	60	1.48
VVMD27	27	145	0.53	12	50	0.30	9	18	0	25	71	1.96	25	76	1.48
VVMD28	33	223	1.83	25	125	1.51	14	28	1.39	24	113	3.59	22	77	3.70
VVMD32	32	121	2.22	21	84	0.90	12	28	0	22	55	6.89	25	39	15.56
VVMD5	31	149	0.56	14	62	0.47	11	18	1.39	23	95	0.65	19	60	1.48
VVMD7	19	133	0.74	17	78	0.39	14	24	1.39	18	76	2.62	17	56	2.22
VVS2	23	138	0.56	17	94	0.52	10	21	0	20	82	0.98	19	59	0.74
Total	524	2,630		338	1,451		203	395		400	1,346		405	1,074	
Average	26.20	131.50	0.89	16.90	72.55	0.58	10.15	19.75	1.18	20.00	67.30	2.03	20.25	53.70	3.48
SD	12.17	70.96	0.58	7.90	42.19	0.15	3.51	7.31	1.17	8.01	31.94	1.90	8.47	21.00	3.83

Table 5 Geographical origin of Sativa and Sylvestris samples and corresponding number of alleles

Group name	Countries	Sativa sample		Sylvestris sample	
		Number of sample	Number of allele	Number of sample	Number of allele
Maghreb	Algeria, Morocco, Tunisia	88	217	16	125
Iberian Peninsula	Portugal, Spain	254	226	3	47
Western and Central Europe	Austria, Belgium, Czech republic, France, Germany, Netherlands, Slovakia, Switzerland, United Kingdom	744	277	50	186
Italian Peninsula	Italy	328	258		
Balkans	Bosnia and Herzegovina, Bulgaria, Croatia, Cyprus, Greece, Hungary, Romania, Yugoslavia	396	286	3	64
Russia and Ukraine	Moldova, Russia, Ukraine	107	207		
Eastern Mediterranean and Caucasus	Armenia, Azerbaijan, Egypt, Georgia, Israel, Lebanon, Syria, Turkey	155	215		
Middle and Far East	Afghanistan, China, India, Iran, Japan, Kazakhstan, Tajikistan, Turkmenistan, Uzbekistan, Yemen	90	216		
New World vineyards	Argentina, Australia, Chile, Mexico, Peru, South Africa, United States	115	228		
Non determined		46	185		

Hybrids and Rootstocks revealed the highest number of alleles (400 and 405, respectively) and the highest GDI (0.839 and 0.865, respectively), despite their relatively small sample size compared to the Sativa sample (GDI = 0.769). The Sylvestris sample presented only 203 alleles and the lowest GDI (0.708). For the Sativa sample, a total of 338 alleles were detected and the number of alleles per locus ranged from 6 (VVIIn16) to 36 (VVIv67; Table 4).

The analysis revealed a high heterozygosity level ranging from 0.79 (Hybrids) to 0.62 (Sylvestris) with a mean of 0.76 and differences between loci (Table 6, supplementary Table S4). Individual heterozygosity ranged from 20% for Sativa cultivar Buckland Sweet Water (16 homozygote loci) to 100% for 18 accessions (20 heterozygous loci; supplementary Table S5). Sylvestris presented a shift towards lower degree of heterozygosity, and Hybrids and Rootstocks towards higher degree of heterozygosity (Fig. 2). Sixty-six percent of individuals in the collection had more than 15 heterozygous loci.

Simple matching pairwise distances (SMD) were computed for the 2,836 single profiles. The pairwise distance ranged from 0.2 to 1 and followed a normal curve that was slightly skewed towards large distances (Fig. 3). The mean distance between the Sativa individuals was 0.714, but was higher for Hybrids and Rootstocks (0.784 and 0.790, respectively).

The DP of each marker was calculated on 2,739 different profiles, i.e., those that differed at four or more loci. DP was 0.921 on average (SD = 0.073) with values ranged from 0.666 for VVIIn73 to 0.981 for VVIp31 (Table 6 and supplementary Table S6); it was slightly lower for Sativa (between 0.574 for VVIIn73 and 0.978 for VVIp31), and higher for Hybrids and Rootstocks.

To test the effectiveness of the markers in discriminating between interspecific material and/or subspecies, a Principal coordinates analysis was performed on the whole dataset (Fig. 4). The first two axes accounted for 2.9% and 2.67% of the total variation, respectively. The partitions between Hybrids and Rootstocks and between Sativa and Sylvestris were clear, despite the presence of overlapping zones.

Definition of a reduced set of marker

The SSR markers were very useful for identification purposes. Among the 1,664 accessions that underwent identification testing in the present study, 824 displayed a single pattern and were thus considered as original cultivars, while 840 corresponded to cultivars already identified and were thus defined as another accession of the same

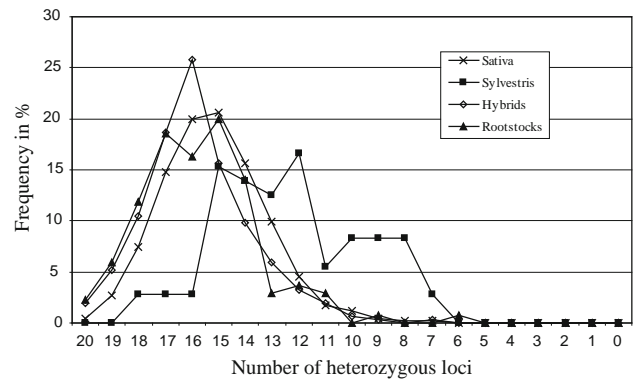


Fig. 2 Variation of the number of heterozygous loci per individual for each group calculated on single profile

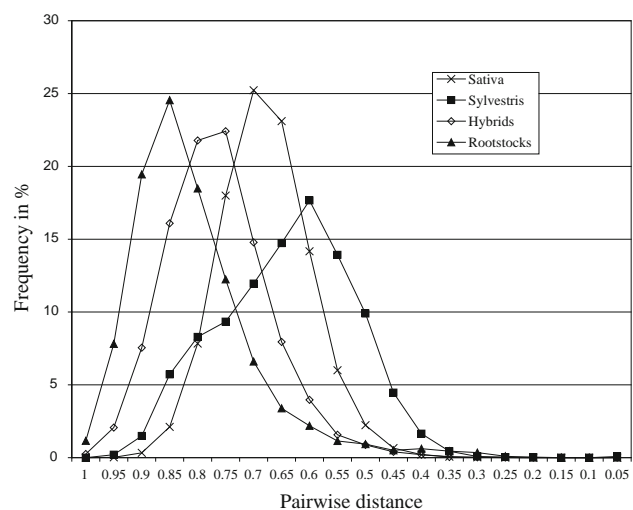


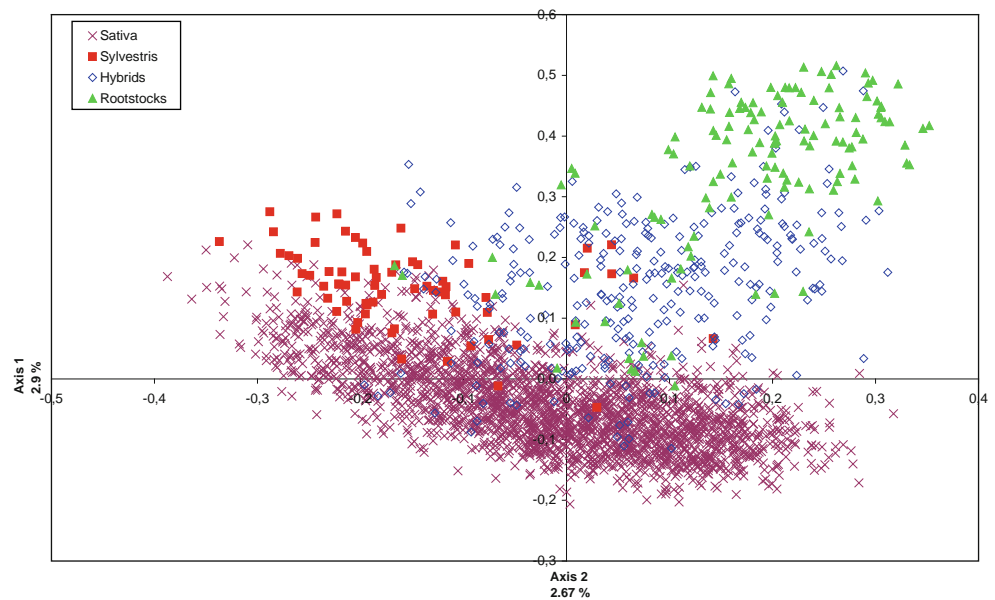
Fig. 3 Variation of pairwise distances calculated on single profile for each group

Table 6 Diversity index (GDI), frequency of heterozygosity and discriminating power (DP), value and standard deviation

	GDI	Frequency of heterozygosity	DP
Sativa	0.7689 ± 0.1207 (ab)	0.76 ± 0.12 (b)	0.9030 ± 0.0914 (ab)
Sylvestris	0.7075 ± 0.0879 (a)	0.62 ± 0.13 (a)	0.8547 ± 0.0725 (a)
Hybrids	0.8386 ± 0.0792 (bc)	0.79 ± 0.11 (b)	0.9414 ± 0.0523 (b)
Rootstocks	0.8650 ± 0.0910 (c)	0.78 ± 0.17 (b)	0.9444 ± 0.0568 (b)
Total	0.7969 ± 0.1046	0.76 ± 0.11	0.9211 ± 0.0733

ANOVA gives a significant *F*-test for each measured variable. Values with *different letters in parenthesis* are significantly different at $P < 0.005$ using multiple paired *t*-test

Fig. 4 Principal coordinates analysis constructed with 2,836 individuals using Darwin software



cultivar or synonyms. More interestingly, 1,050 cases of questionable synonymies were discovered or confirmed with the SSR analysis and validated at the morphological level.

Analysis using 20 SSRs may, however, be quite heavy for routine investigations. The PI was calculated for each marker in order to select a set of markers sufficient for the discrimination of the 2,739 cultivars. When arranged according to PI and cumulative PI, a set of eight markers (VVIp31, VVMD28, VVMD5, VVS2, VVIv37, VMC1b11, VVMD27, VVMD32) was sufficient to identify all the cultivars (Table 7). For efficient, strong, and secure identification, analysis should, however, be performed using easy-to-score and reliable markers. Based on these limitations and the technical considerations for multiplexing, several of the SSR markers identified in this set were discarded and a second analysis was run. Another set of nine SSR markers was then defined (VVMD5, VVMD27, VVMD7, VVMD25, VVIh54, VVIp60, VVIn16, VVIb01, VVIq52; Table 8). Cumulative PI for this set reached 4.71 E-11. This minimal set of nine SSRs is now routinely used in our laboratory for identification purposes and for checking the homogeneity of the accessions.

Discrimination of *V. vinifera* subsp. *sativa*: cultivars versus clones

Another objective of this work was to test whether SSR markers could easily identify cultivars and clones when applied to a very large grape collection. With this objective in mind, we analyzed a number of cultivars that can be easily differentiated at the morphological level, clones of referenced cultivars, different accessions of the same

cultivar and mutants considered as different cultivars (such as colored or aromatic mutants).

With the sole exception of the Aramon and (Petit Bouchet × Morrastel) no3 pair, which differed in only one allele, every single accession corresponding to a different cultivar diverged from the others by at least four alleles (SMD = 0.1). The next closest cultivars, differentiated by four alleles, were either self-pollinated progeny of the parental cultivar or pairs of full sibs (see supplementary Table S7).

Out of the 4,370 accessions analyzed, 1,631 corresponded to accessions of clonal origin or with similar names, and among these 484 were not discriminated. These corresponded to 305 accessions of the same cultivars (duplicates) and 179 known mutants of 86 referenced cultivars such as Pinot blanc, Pinot gris, Pinot teinturier, which are known mutants of Pinot noir or duplicate individuals of wild origin. The 97 cases of differentiated clones (5% of the clones, 2% of the total) revealed between 1 and 4 differences (supplementary Table S7). In some cases, we identified the series (i.e. the wild type and mutants with 1 or 2 differences) as, for example, Sultanine, Gora Chirine, and Sultanine Monococco. The only mutants distinguishable by four differences were Orbois blanc and Orbois rose. The molecular differences observed in this analysis were homozygote versus heterozygote differences (Grolleau noir is 360/360 whereas Grolleau gris is 360/371 at the VVIv67 locus) or size shifts in 1 allele (Pinot noir is 135/149 whereas Meunier is 126/135 at the VVS2 locus; Chasselas blanc is 163/180 whereas Chasselas Muscat is 180/192 at the VVIp31 locus; Carignan noir is 315/324 whereas Carignan blanc is 315/326 at the VVIp60 locus).

Table 7 Observed probability of identity calculated from 2,739 single accessions using Famoz software on 18 SSRs

SSR marker	Number of identical pairs of genotypes	Probability of identity	Cumulative probability of identity
VVIp31	68,553	0.017614	0.017614
VVMD28	1,937	0.019307	3.40 E-004
VVMD5	150	0.027619	9.39 E-006
VVS2	28	0.036684	3.45 E-007
VVIv37	14	0.038352	1.32 E-008
VMC1b11	5	0.040276	5.32 E-010
VVMD27	3	0.041122	2.19 E-011
VVMD32	2	0.041864	9.16 E-013
VVMD7	0	0.043336	3.97 E-014
VVMD25	0	0.065472	2.60 E-015
VVIh54	0	0.070242	1.83 E-016
VVIp60	0	0.073692	1.35 E-017
VVMD21	0	0.103113	1.39 E-018
VVMD24	0	0.114785	1.59 E-019
VVIn16	0	0.115865	1.85 E-020
VVIb01	0	0.133273	2.46 E-021
VVIq52	0	0.161869	3.98 E-022
VVIn73	0	0.314569	1.25 E-022

Table 8 Observed probability of identity calculated from 2,739 single accessions using Famoz software on nine SSRs

SSR marker	Number of identical pairs of genotypes	Observed probability of identity
VVMD5	106,545	0.027619
VVMD27	6,458	1.14 E-03
VVMD7	466	4.92 E-05
VVMD25	71	3.22 E-06
VVIh54	21	2.26 E-07
VVIp60	11	1.67 E-08
VVIn16	4	1.93 E-09
VVIb01	2	2.58 E-10
VVIq52	2	4.71 E-11

Discussion

The present work describes the SSR analysis of the INRA Vassal grape collection. The objectives were to estimate the usefulness of SSR markers as a management tool to complement morphological descriptions.

Development of a high throughput protocol

In order to allow the analysis of the grape collection, it was necessary to develop a high-throughput protocol, from plant harvesting to data storage and analysis. Two points are essential in this protocol: the standardization of plant harvesting (use of leave disks and 96-well microtube racks)

and the optimization of the SSR analysis (design of multiplexes and use of capillary sequencers). The development of a relational database was also very helpful to manage the experiments and handling such a large amount of data.

Despite this high-throughput protocol, we reduced the percentage of MD to less than 1% by repeating certain experiments up to three times. However, a further reduction in this percentage would require an unreasonably high effort. Part of these MD corresponded to multiallelic genotypes, as already encountered in clonal variation (Franks et al. 2002) and analysis is underway to clarify such data. Other MD could correspond to homozygous null alleles, especially for those obtained with Rootstocks and Hybrids (for example, for VMC4f3 or VVMD32). The primers were designed on *Vitis vinifera* and the probability of null alleles is greater when they are used on other *Vitis* species and even outside the genus (Arnold et al. 2002). Finally, MD could correspond to low DNA quality, despite the fact that several DNA extractions were made. Markers with the highest percentage of MD were removed from the minimal set definition.

Use of SSR markers to differentiate subspecies or accessions of interspecific origin

Even though the analysis was mostly intended for the cultivated *Vitis vinifera*, we also included accessions of *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, the wild relative of domesticated grape, as well as accessions issued from interspecific crosses.

The set of 20 SSR markers developed in this work clearly differentiated the Hybrids and, to an even greater extent, the Rootstocks. Indeed, few Rootstocks used worldwide have partly the *V. vinifera* genome, whereas all of the Hybrids, which were mostly created during the beginning of the twentieth century, contain a portion of it. Differentiation of the *Sylvestris* subspecies is less apparent, but the position of the main cluster of *Sylvestris* individuals at the periphery of the *Sativa* group nevertheless confirms the distinction of both compartments by SSR, as already stated by Grassi et al. (2003), and the status of two distinct subspecies. Interestingly, some accessions supposedly of wild origin clustered with the cultivated group, probably as a result of gene flow (Di Vecchi-Staraz et al. 2009).

How easily can SSRs distinguish clones and cultivars?

The SSR markers have often been considered very interesting at the cultivar level, since they can easily distinguish between different cultivars; however, they are less effective in differentiating clones (Sefc et al. 2000). In the present paper, we analyzed 4,370 accessions chosen to represent very different cultivars (genetic distance close to 1) and very close cultivars (siblings issued from the same crosses), as well as clones, mutants and different accessions of the same cultivar.

With the exception of two pairs attested by morphology, the cultivars showed at least four allelic differences, while clones showed fewer than four allelic differences. (Petit Bouschet × Morrastel) no3 cultivar is the result of a cross between Petit Bouschet and Aramon noir, and Petit Bouschet is a descendant of Aramon noir and Teinturier du Cher. Aramon is thus present twice in the parentage of (Petit Bouschet × Morrastel) no3, which explains their close relationship. Orbois blanc is related to either Gouais blanc or Savagnin blanc and is an old French cultivar with unexplained clonal variation.

Given that the diversity and discriminating power of the markers in the present analysis are similar to or greater than markers in other published works (Sefc et al. 2000; Aradhya et al. 2003; Martinez et al. 2006; Ibanez et al. 2009; Cipriani et al. 2010), and that we have analyzed a number of different cases, we believe that all existing cultivars could be discriminated using the 20 SSRs. Furthermore, additional markers have been used in specific cases (Di Vecchi-Staraz et al. 2007, 2009; Boursiquot et al. 2009) and conclusions were similar to those obtained with these 20 SSRs.

Would other markers be more appropriate than SSRs for cultivars and/or clonal distinction? Recent advances in marker technologies in grape have shed new light on the use of either longer SSR repeats (Cipriani et al. 2008, 2010) or SNP markers for cultivar identification (Vezzulli et al. 2008). Although longer repeats may be easier to read,

the smaller number of alleles revealed would increase the total number of markers required. Indeed, Cipriani et al. (2010) detected 8.06 alleles with 34 SSRs in their sample of cultivated grape. Despite the great interest to use SNP markers for plant genetic analysis (Rafalski 2002), they still involve much work to develop and are more onerous to analyze than a well-optimized multiplexed SSR analysis. Nevertheless, Myles et al. (2010) developed a 9K genotyping SNP array on *Vitis* species, which could be used to rapidly genotype thousands of cultivars at a lower cost.

Although SSR markers are appropriate for cultivar identification, considering the low level of diversity between clones revealed with this technique (2% of the plants, 138 alleles concerned), SSR markers are definitely not well suited to clonal identification, as already mentioned (Imazio et al. 2002; Cipriani et al. 2010). Clonal variation associated with color differences can also be differentiated using the *VvMybA1* gene, a transcription factor involved in the qualitative and quantitative control of color (This et al. 2007), as recently carried out on a few dozen cultivars (Giannetto et al. 2008). Similarly, genes involved in the aroma traits (Duchêne et al. 2009) could also be used to distinguish aromatic mutants. Other methods based on transposable elements (Pelsy 2007), DNA methylation (Schellenbaum et al. 2008), copy number variation (CNV), grape genome sequencing (Jaillon et al. 2007), or next generation sequencing (NGS) could also be used.

A minimal set of SSR markers for routine analysis

We demonstrated that, apart from the Aramon/(Petit Bouschet × Morrastel) no3 and Muscat Ottonel/Muscat Saint-Laurent pairs, any cultivar can be distinguished from another of the 2,835 single SSR profiles analyzed in this study through the use of a set of nine easily multiplexed SSR markers. Since our sample contains the main cultivars grown in the world, most commercial issues should be covered. Although minimal, this set of markers nonetheless proved to be discriminatory, since cumulative PI (4.11 E-11) is still much greater than the value obtained with larger sets (Fernandez-Gonzalez et al. 2007; Zoghلامي et al. 2009). However, endangered or important genetic resources may not be covered by this set and additional markers should be added to increase the confidence of the analysis in specific cases.

We have demonstrated that the SSR markers are very useful for germplasm management, as already observed in grape and many other species (Gupta and Varshney 2000; Dangl et al. 2001). Out of the 1,664 accessions not previously identified, half were identified with certainty to cultivars already existing in the collection, and the other half were considered as original cultivars. Comparisons of data should help us to identify accessions and synonyms. In

light of these results, international initiatives such as GRAPEGEN06, launched under the EU commission financial support (Maul and This 2008; Bacilieri 2007), should help to clarify identities.

Grape genetic diversity

This paper constitutes the largest analysis of genetic diversity in grape and confirms previous analyses suggesting that grape is a very diverse species (Martinez et al. 2006; Ibanez et al. 2009). Our analysis provides a broader, more global estimation of the genetic diversity: GDI on average is quite high for *V. vinifera* (0.769) and even higher for Rootstocks and Hybrids. It is as diverse as poplar (Smulders et al. 2008), rose (Esselink et al. 2003), wild populations of rice (Gao et al. 2006), and much more diverse than tomato (Ranc et al. 2008) or wheat (Peng et al. 2009). High genetic distance is a good indication that grape has been widely exchanged and crossed in order to increase its diversity level (This et al. 2006).

However, *V. vinifera* was found to be less diverse than Hybrids or Rootstocks, in accordance with previous observations (De Andrès et al. 2007). *V. vinifera* subsp. *silvestris* is less diverse than the domesticated forms, which could be due to the scarcity of the endangered wild form, small natural populations and the small number of samples available in the collection.

This analysis also confirms the very high heterozygosity of grape, although a few cultivars with low heterozygosity can also be found. These could be of substantial interest to the grape genomic community, as already demonstrated by the sequencing of the near-homozygous PN40024 line (Jaillon et al. 2007).

The next steps will now involve parentage and structure analysis in *V. vinifera*, as already performed in rice (Allcochete et al. 2008) and maize (Vigouroux et al. 2008). As structure has been observed in the diversity of a core-collection derived from the INRA Vassal collection (Le Cunff et al. 2008), analysis should now be extended to the whole sample. Such studies are important to increase the usefulness of collections for genomic work through association analysis or the search for selective sweeps, in order to identify genes involved in quantitative traits.

Acknowledgment This work was supported by a grant from Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de la forêt (Centre de Ressources Biologiques).

References

Adam-Blondon AF, Roux C, Claux D, Butterlin G, Merdinoglu D, This P (2004) Mapping 245 SSR markers on the *Vitis vinifera*

- genome: a tool for grape genetics. *Theor Appl Genet* 109:1017–1027
- Allcochete AAN, Rangel PHN, Ferreira ME (2008) Genetic structure of rice samples from germplasm bank. *Sci Res Essays* 3:577–598
- Aradhya MK, Dangl GS, Prins BH et al (2003) Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genet Res* 81:179–192
- Arnold C, Rossetto M, McNally J, Henry RJ (2002) The application of SSRs characterized for grape (*Vitis vinifera*) to conservation studies in Vitaceae. *Am J Bot* 89:22–28
- Bacilieri R (2007) GrapeGen06-management and conservation of grapevine GR. *Biodiversity Newsl Eur* 34:16
- Boursiquot J-M, This P (1996) Les nouvelles techniques utilisées en ampélographie: informatique et marquage. *J Int Sci Vigne Vin* (special issue) 13–23
- Boursiquot J-M, This P (2000) Essai de définition du cépage. *Revue des Œnologues* 94:5–7
- Boursiquot J-M, Lacombe T, Laucou V, Julliard S, Perrin F-X, Lanier N, Legrand D, Meredith C, This P (2009) Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: discovery of the missing link. *Aust J Grape Wine Res* 15:144–155
- Bowcock AM, Ruiz-Linares A, Tomfohrde J, Minch E, Kidd JR, Cavalli-Sforza LL (1994) High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature* 368:455–457
- Bowers JE, Dangl GS, Vignani R, Meredith CP (1996) Isolation and characterization of new polymorphic simple sequence repeat loci in grape (*Vitis vinifera* L.). *Genome* 39:628–633
- Bowers JE, Dangl GS, Meredith CP (1999a) Development and characterization of additional microsatellite DNA markers for grape. *Am J Enol Vitic* 50:243–246
- Bowers JE, Boursiquot J-M, This P, Chu K, Johansson H, Meredith C (1999b) Historical genetics: the parentage of chardonnay, gamay, and other wine grapes of northeastern France. *Science* 285:1562–1565
- Cipriani G, Marrazzo MT, Di Gaspero G, Pfeiffer A, Morgante M, Testolin R (2008) A set of microsatellite markers with long core repeat optimized for grape (*Vitis* spp.) genotyping. *BMC Plant Biol* 8:127
- Cipriani G, Spadotto A, Jurman I, Di Gaspero G, Crespan M, Meneghetti S, Frare E, Vignani R, Cresti M, Morgante M, Pezzotti M, Pe E, Policriti A, Testolin R (2010) The SSR-based molecular profile of 1005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theor Appl Genet* 121:1569–1585
- Dangl GS, Mendum ML, Prins BH, Walker MA, Meredith CP, Simon CJ (2001) Simple sequence repeat analysis of a clonally propagated species: a tool for managing a grape germplasm collection. *Genome* 44:432–438
- De Andrès MT, Cabezas JA, Cerveza MT, Borrego J, Martínèz-Zapater JM, Jouve N (2007) Molecular characterization of grapevine rootstocks maintained in germplasm collections. *Am J Enol Vitic* 58:75–86
- Di Gaspero G, Peterluner E, Testolin R, Edwards KJ, Cipriani G (2000) Conservation of microsatellite loci within the genus *Vitis*. *Theor Appl Genet* 101:301–308
- Di Vecchi-Staraz M, This P, Boursiquot J-M, Laucou V, Lacombe T, Bandinelli R, Varès D, Boselli M (2007) Genetic structuring and parentage analysis for evolutionary studies in grapevine: kingroup and origin of cv. Sangiovese revealed. *J Am Soc Hortic Sci* 132:514–524
- Di Vecchi-Staraz M, Laucou V, Bruno G, Lacombe T, Gerber S, Bourse T, Boselli M, This P (2009) Low level of pollen-mediated gene flow from cultivated to wild grapevine: consequences for the evolution of the endangered subspecies *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris*. *J Hered* 100:66–75

- Doligez A, Adam-Blondon AF, Cipriani G, Di Gaspero G, Laucou V, Merdinoglu D, Meredith CP, Riaz S, Roux C, This P (2006) An integrated SSR map of grapevine based on five mapping populations. *Theor Appl Genet* 113:369–382
- Duchêne E, Butterlin G, Claudel P, Dumas V, Jaegli N, Merdinoglu D (2009) A grapevine (*Vitis vinifera* L.) deoxy-D-xylulose synthase gene colocalizes with a major quantitative trait loci for terpenol content. *Theor Appl Genet* 118:541–552
- Esselink GD, Smulders MJM, Vosman B (2003) Identification of cut rose (*Rosa hybrida*) and rootstock varieties using robust sequence tagged microsatellite site markers. *Theor Appl Genet* 106:277–286
- Fernandez-Gonzalez M, Mena A, Izquierdo P, Martinez J (2007) Genetic characterization of grapevine (*V. vinifera* L.) cultivars from Castilla La Mancha (Spain) using microsatellite markers. *Vitis* 46:126–130
- Franks T, Botta R, Thomas MR (2002) Chimerism in grapevines: implications for cultivar identity, ancestry, and genetic improvement. *Theor Appl Genet* 104:192–199
- Galet P (2000) Dictionnaire encyclopédique des cépages. Hachette Livre
- Gao LZ, Zhang CH, Li DY, Pan DJ, Jia JZ, Dong YS (2006) Genetic diversity within *Oryza rufipogon* germplasms preserved in Chinese field gene banks of wild rice as revealed by microsatellite markers. *Biodivers Conserv* 15:4059–4077
- Gerber S, Chabrier P, Kremer A (2003) FAMOZ: a software for parentage analysis using dominant, codominant and uniparentally inherited markers. *Mol Ecol* 3:479–481
- Giannetto S, Velasco R, Troggio M, Malacarne G, Storchi P, Cancellier S, De Nardi B, Crespan M (2008) A PCR-based diagnostic tool for distinguishing grape skin color mutants. *Plant Sci* 175:402–409
- Grassi F, Labra M, Imazio S, Spada A, Sgorbati S, Scienza A, Sala F (2003) Evidence of a secondary grapevine domestication center detected by SSR analysis. *Theor Appl Genet* 107:1315–1320
- Gupta PK, Varshney RK (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica* 113:163–185
- Ibanez J, Velez MD, de Andres MT, Borrego J (2009) Molecular markers for establishing distinctness in vegetatively propagated crops: a case study in grapevine. *Theor Appl Genet* 119:1213–1222
- Imazio S, Labra M, Grassi F, Winfield M, Bardini M, Scienza A (2002) Molecular tools for clone identification: the case of the grapevine cultivar “traminer”. *Plant Breed* 121:531–535
- Jaillon O, Aury J-M, Noel B, Policriti A, Clepet C, Casagrande A et al (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449(7161):463–467
- Kloosterman AD, Budowle B, Daselaar P (1993) PCR-amplification and detection of the human D1S80 VNTR locus. *Int J Legal Med* 105:257–264
- Koo B, Pardey PG, Wright BD (2004) Saving seeds: the economics of conserving crop genetic resources ex situ in the future harvest centres of CGIAR. Bioersivity International, Rome, Italy
- Le Cunff L, Fournier-Level A, Laucou V, Vezzulli S, Lacombe T, Adam-Blondon A-F, Boursiquot J-M, This P (2008) Construction of nested genetic core collections to optimize the exploitation of natural diversity in *V. vinifera* L. subsp *sativa*. *BMC Plant Biol* 8:31
- Levadoux L, Boubals D, Rives M (1962) Le genre *Vitis* et ses espèces. *Ann Amélior Plant* 12:19–44
- Martinez LE, Cavagnaro PF, Masuelli RW, Zuniga M (2006) SSR-based assessment of genetic diversity in South American *Vitis vinifera* varieties. *Plant Sci* 170:1036–1044
- Maul E, This P (2008) GENRES 081—a basis for the preservation and utilization of *Vitis* genetic resources. In: Report of a working group on *Vitis*. First meeting, 12–14 June 2003, Palić, Serbia and Montenegro. Bioersivity International, Rome, Italy, pp 13–22
- McGovern PE (2003) Ancient wine. The search for the origins of viticulture. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Merdinoglu D, Butterlin G, Bevilacqua L, Chiquet V, Adam-Blondon A-F, Decroocq S (2005) Development and characterization of a large set of microsatellite markers in grapevine (*Vitis vinifera* L.) suitable for multiplex PCR. *Mol Breed* 15:349–366
- Myles S, Chia JM, Hurwitz B, Simon C, Zhong GY, Buckler E, Ware D (2010) Rapid genomic characterization of the genus *Vitis*. *PLoS ONE* 5(1):e8219. doi:10.1371/journal.pone.0008219
- Park SDE (2001) Trypanotolerance in West African cattle and the population genetic effects of selection. PhD thesis, University of Dublin
- Pelsy F (2007) Untranslated leader region polymorphism of *Tvv1*, a retrotransposon family, is a novel marker useful for analyzing genetic diversity and relatedness in the genus *Vitis*. *Theor Appl Genet* 116:15–27
- Peng JH, Bai Y, Haley SD, Lapitan NLV (2009) Microsatellite-based molecular diversity of bread wheat germplasm and association mapping of wheat resistance to the Russian wheat aphid. *Genetica* 135:95–122
- Perrier X, Jacquemoud-Collet J-P (2006) DARwin software. <http://darwin.cirad.fr/darwin>
- Rafalski A (2002) Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Curr Opin Plant Biol* 5:94–100
- Ranc N, Munos S, Santoni S, Causse M (2008) A clarified position for *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* in the evolutionary history of tomatoes (Solanaceae). *BMC Plant Biol* 8:130
- Santana JC, Heuert M, Arranz C, Rubio JA, Martinez-Zapater JM, Hidalgo H (2010) Genetic structure, origins, and relationships of grapevine cultivars from the Castilian plateau of Spain. *Am J Enol Vitic* 61:214–224
- Schellenbaum P, Mohler V, Wenzel G, Walter B (2008) Variation in DNA methylation patterns of grapevine somaclones (*Vitis vinifera* L.). *BMC Plant Biol* 8:78
- Sefc KM, Lopes MS, Lefort F, Botta R, Roubelakis-Angelakis KA, Ibañez J, Pejic I, Wagner HW, Glössl J, Steinkellner H (2000) Microsatellite variability in grapevine cultivars from different European regions and evaluation of assignment testing to assess the geographic origin of cultivars. *Theor Appl Genet* 100:498–505
- Sefc KM, Lefort F, Grando MS, Scott K, Steinkellner H, Thomas MR (2001) Microsatellite markers for grapevine: a state of the art. In: Roubelakis-Angelakis KA (ed) Molecular biology biotechnology of grapevine. Kluwer Publishers, Amsterdam, pp 433–463
- Smulders MJM, Cottrell JE, Le fever F, van der Shoot J, Arens P, Vosman B et al (2008) Structure of the genetic diversity in black poplar (*Populus nigra* L.) populations across European river systems: consequences for conservation and restoration. *For Ecol Manag* 255:1388–1399
- This P, Roux C, Parra P, Siret R, Bourse T, Adam A-F, Yvon M, Lacombe T, David J, Boursiquot J-M (2000) Caractérisation de la diversité d’une population de vignes sauvages du Pic Saint Loup (Hérault) et relations avec le compartiment cultivé. *Genet Sel Evol* 33:S289–S304
- This P, Jung A, Boccacci P, Borrego J, Botta R, Costantini L et al (2004) Development of a standard set of microsatellite reference alleles for identification of grape varieties. *Theor Appl Genet* 109:1448–1458
- This P, Lacombe T, Thomas MR (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends Genet* 22:511–519
- This P, Cadle-Davidson M, Lacombe T, Owens CL (2007) Wine grape (*Vitis vinifera* L.) color associates with allelic variation in the domestication gene *VvmybA1*. *Theor Appl Genet* 114:723–730

- Thomas MR, Scott NS (1993) Microsatellite repeats in grapevine reveal DNA polymorphisms when analyzed as sequence-tagged sites (STSS). *Theor Appl Genet* 86:985–990
- Thomas MR, Matsumoto S, Cain P, Scott NS (1993) Repetitive DNA of grapevine: classes present and sequences suitable for cultivar identification. *Theor Appl Genet* 86:173–180
- Vezzulli S, Micheletti D, Riaz S, Pindo M, Viola R, This P, Walker A, Troglio M, Velasco R (2008) A SNP transferability survey within the genus *Vitis*. *BMC Plant Biol* 8:128
- Vigouroux Y, Glaubitz JC, Matsuoka Y, Goodman MM, Sanchez JG, Doebley J (2008) Population structure and genetic diversity of new world maize races assessed by DNA microsatellites. *Am J Bot* 95:1240–1253
- Weir BS (1989) Sampling properties of gene diversity. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler HL, Weir BS (eds) *Plant population genetics, breeding, genetic resources*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp 23–42
- Zoghalmi N, Riahi L, Laucou V, Lacombe T, Mliki A, Ghorbel A, This P (2009) Origin and genetic diversity of Tunisian grapes as revealed by microsatellite markers. *Sci Hortic* 120:479–486

Large-scale parentage analysis in an extended set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.)

Thierry Lacombe · Jean-Michel Boursiquot ·
Valérie Laucou · Manuel Di Vecchi-Staraz ·
Jean-Pierre Péros · Patrice This

Received: 19 June 2012 / Accepted: 15 September 2012
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012

Abstract Inheritance of nuclear microsatellite markers (nSSR) has been proved to be a powerful tool to verify or uncover the parentage of grapevine cultivars. The aim of the present study was to undertake an extended parentage analysis using a large sample of *Vitis vinifera* cultivars held in the INRA “Domaine de Vassal” Grape Germplasm Repository (France). A dataset of 2,344 unique genotypes (i.e. cultivars without synonyms, clones or mutants) identified using 20 nSSR was analysed with FAMOZ software. Parentages showing a logarithm of odds score higher than 18 were validated in relation to the historical data available. The analysis first revealed the full parentage of 828 cultivars resulting in: (1) 315 original full parentages uncovered for traditional

cultivars, (2) 100 full parentages confirming results established with molecular markers in prior papers and 32 full parentages that invalidated prior results, (3) 255 full parentages confirming pedigrees as disclosed by the breeders and (4) 126 full parentages that invalidated breeders’ data. Second, incomplete parentages were determined in 1,087 cultivars due to the absence of complementary parents in our cultivar sample. Last, a group of 276 genotypes showed no direct relationship with any other cultivar in the collection. Compiling these results from the largest set of parentage data published so far both enlarges and clarifies our knowledge of the genetic constitution of cultivated *V. vinifera* germplasm. It also allows the identification of the main genitors involved in varietal assortment evolution and grapevine breeding.

Communicated by R. Toepfer.

This work is dedicated to the memory of Dr Alain Bouquet, visionary breeder who was curious about traditional grape genealogy.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00122-012-1988-2) contains supplementary material, which is available to authorized users.

T. Lacombe (✉) · V. Laucou · M. Di Vecchi-Staraz ·
J.-P. Péros · P. This
UMR AGAP, Equipe Diversité et Adaptation de la Vigne et des
Espèces Méditerranéennes, INRA, 2 Place Viala,
34060 Montpellier, France
e-mail: lacombe@supagro.inra.fr

J.-M. Boursiquot
UMR AGAP, Equipe Diversité et Adaptation de la Vigne et des
Espèces Méditerranéennes, Montpellier SupAgro,
2 Place Viala, 34060 Montpellier, France

Present Address:
M. Di Vecchi-Staraz
Vinyer de la Ruca, rue de l’artisanat, 66650 Banyuls-sur-Mer,
France

Introduction

Parentage analysis in plants enabled important progress for characterizing pollination patterns and gene flow rates (Ashley 2010), detecting quantitative trait loci (QTL) through association and linkage methods (Jannink et al. 2001), estimating components of agronomic traits variance (Weir et al. 2006) and tracing back the origin of alleles of interest (Di Gaspero et al. 2012). In addition, for perennial crops, when large germplasm collections exist with genotypes maintained over a long period through vegetative propagation (e.g. *Citrus*, *Malus*, *Prunus* or *Vitis*), it is possible to retrace cultivar genealogy and therefore to learn more about domestication and artificial selection processes. Parentage assignment (i.e. paternity testing and relationships inference) was permitted by the development in the 1990s of microsatellite markers (Blouin 2003; Ashley 2010), appropriate statistical methods and software packages for molecular-based kinship analysis (Blouin 2003; Weir et al. 2006; Jones et al. 2010).

Since domestication, grape breeding has combined hybridization and selection of somatic mutations (Levadoux 1956; Olmo 1996) leading to the existence of 5,000–10,000 cultivars of *Vitis vinifera* L. (Alleweldt and Possingham 1988; Galet 2000). Open pollinations that generated ancient grape cultivars are obviously not documented and these cultivars will hereafter be termed traditional. The first artificial crosses in *Vitis* species were performed in the eastern USA during the early nineteenth century (Di Gaspero et al. 2012; Maul et al. 2012), the mother plant being the only parent selected most of the time. From the late nineteenth century onwards, thousands of *Vitis* interspecific crosses were performed to create cultivars including rootstocks resistant to phylloxera and pathogens introduced in Europe (This et al. 2006; Di Gaspero et al. 2012). In *V. vinifera*, the first crossbreds documented (choosing both father and mother plants) seem to be those created by L. Bouschet de Bernard in 1828 in southern France, with the objective of reinforcing the colour of red wines (Galet 2000). From this time onwards, several private grape breeders undertook hybridization works to improve different traits of agronomical interest such as precocity, berry size, yield, muscat flavour or resistance (Huglin and Schneider 1998). Cultivars derived from these recent works will hereafter be termed modern. After World War II, most breeding programmes were undertaken by public agronomical institutes, using mating designs based on a deeper genetic knowledge (Bouquet et al. 1981; Huglin and Schneider 1998). Hermaphroditism, self-fertility and easy out-crossing appeared preponderant in cultivated *V. vinifera* (This et al. 2006) which was generally affected by inbreeding depression when self-pollinated (Alleweldt and Possingham 1988; Olmo 1996), in relation to its high heterozygosity (This et al. 2006; Laucou et al. 2011).

The putative parentage of modern grape cultivars is known through historical breeders' data [see the *Vitis* International Variety Catalogue (Maul et al. 2012) for a review] even though these records can contain some inaccuracies. Additionally, since the pioneering work of Thomas et al. (1994), many studies based on the inheritance of highly polymorphic nuclear microsatellite (nSSR) markers have been performed to clarify the parentage of several cultivars [see Sefc et al. (2009), Maul et al. (2012) for a review]. More recently, single nucleotide polymorphisms (SNP) have also been used for this purpose (Myles et al. 2011). The results of these studies permitted: (1) confirming breeders' information (Ibanez et al. 2009), (2) invalidating some breeders' data (Dettweiler et al. 2000) and (3) uncovering parentages for traditional cultivars (Regner et al. 1998a; Sefc et al. 1998; Bowers et al. 1999; Boursiquot et al. 2009). Given the maternal inheritance of chloroplasts in grape (Strefeler et al. 1992) and despite their low polymorphism (Arroyo-Garcia et al. 2006),

chloroplast microsatellite (cpSSR) markers have sometimes been used (Boursiquot et al. 2009) to identify the maternal parent in the cross.

Generally, the number of nSSR analysed is about 20 (Sefc et al. 1997; García-Muñoz et al. 2011), from approximately 10 for verifying reported pedigrees (Grando and Frisinghelli 1998; Lopes et al. 1999) to 50 or more for investigation without prior hypothesis (Vouillamoz et al. 2003).

Most previous studies tried to resolve the genealogy of *V. vinifera* cultivars belonging to a specific geographic area (Tapia et al. 2007), a historical period (Lacombe et al. 2007) or a specific kin group (Crespan and Milani 2001) analysing usually less than 100 cultivars and revealing or validating 1–50 parentages. Only Cipriani et al. (2010) and Myles et al. (2011) analysed larger samples of international cultivars (745 and 583, respectively) leading to the documentation of 74 and 83 parentages (including 28 and 39 validations of prior knowledge, respectively).

The objective of this study was to undertake a large-scale analysis in a sample of 2,344 *V. vinifera* cultivars to uncover or confirm their parentages. Besides improving our knowledge of cultivar pedigrees, this work could help us to better understand the general characteristics of grapevine breeding through history. The identified parentages would also provide valuable information to define samples for linkage disequilibrium and association genetics studies and could help today's breeders to choose appropriate genitors in new mating designs.

Materials and methods

Cultivar dataset and microsatellite analysis

We studied the 20 nSSR dataset obtained by Laucou et al. (2011) from 2,344 *V. vinifera* cultivars maintained in the INRA Grape Germplasm Repository at "Domaine de Vassal" (34340 Marseillan-Plage, France; <http://www.1.montpellier.inra.fr/vassal>). The list of cultivars and passport data are provided in Online Resource 1. Additional information (e.g. synonymy) is available on the French Network of Grapevine Repositories Database (http://bioweb.supagro.inra.fr/collections_vigne). Based on the previous characterization performed by Laucou et al. (2011), all duplicates and interspecific hybrids were eliminated and our dataset corresponds to 2,344 unique genotypes of *V. vinifera* (i.e. cultivars having different nSSR profiles) without synonyms, clones or mutants. Sample composition in terms of cultivar geographical origin, use of grapes, berry skin colour, berry flavour, presence of seeds and flower sex is presented in Table 1. Pairwise genetic distance (GD) was calculated on the 20 nSSR data with GENALEX 6.41 program (Peakall and Smouse 2006).

Table 1 Sample composition in terms of geographical origin, historical status, use of grapes, berry skin colour, berry flavour, presence of seeds and sex for the 2,344 *Vitis vinifera* cultivars studied from the INRA Domaine de Vassal grapevine repository and numbers of full parentages uncovered or validated in the present study using 20 nSSR

Code	Characteristic	Cultivars analysed	Full parentages identified in this study
Geographical origin (countries^a)			
MAGH	Maghreb (DZA, MAR, TUN)	117	21 (18 %)
IBER	Iberian Peninsula (ESP, PRT)	270	79 (29 %)
WEUR	Western Europe (BEL, FRA, GBR, NLD)	597	293 (49 %)
CEUR	Central Europe (AUT, DEU, CHE, CZE, SVK, TCH)	127	74 (58 %)
ITAP	Italian Peninsula (ITA)	333	76 (23 %)
EEUR	Eastern Europe (BGR, HUN, ROU)	218	110 (50 %)
BALP	Balkan Peninsula (BIH, CYP, GRC, HRV, SCG, YUG)	177	24 (14 %)
RUUK	Russia and Ukraine (MDA, RUS, UKR, URS)	102	36 (35 %)
CAUC	Caucasus and Turkey (ARM, AZE, GEO, TUR)	108	16 (15 %)
NEAS	Near East (EGY, ISR, LBN, SYR)	54	9 (17 %)
MEAS	Middle East (IRN, YEM)	26	1 (4 %)
FEAS	Central Asia and Far East (AFG, CHN, IND, JPN, KAZ, TJK, TKM, UZB)	60	9 (15 %)
NEWO	New World Vineyards (ARG, AUS, CHL, MEX, PER, USA, ZAF)	116	62 (53 %)
ND	Non determined	39	18 (46 %)
Historical status			
Trad	Traditional cultivars	1,771	380 (21 %)
Mod	Modern cultivars (created by breeders)	573	447 (78 %)
ND	Non determined	–	–
Use of grapes			
W	Wine grape	1,375	453 (33 %)
T	Table grape	711	315 (44 %)
WT	Wine and table grape	188	54 (29 %)
ND	Non determined	70	5 (7 %)
Berry skin colour			
Nt	Black with coloured pulp	25	21 (84 %)
N	Black	875	265 (30 %)
NR	Black-red	40	11 (28 %)
Rg	Red	68	18 (26 %)
G	Grey	5	3 (60 %)
Rs	Rose	118	52 (44 %)
B	White	1,126	444 (39 %)
ND	Non determined	87	13 (15 %)
Presence of seeds			
pips	Seeded	2,197	784 (36 %)
sdl	Seedless	67	31 (46 %)
ND	Non determined	80	12 (15 %)
Sex			
H	Hermaphrodite	1,915	731 (38 %)
F	Female	187	54 (29 %)
ND	Non determined	242	42 (17 %)

^a Country codes according to the ISO 3166-1 alpha 3 standard

Parentage analysis

Parentage analysis was performed on the nSSR dataset of unique genotypes using FAMOZ software (Gerber et al. 2003) adapted to grapevine (Di Vecchi-Staraz et al. 2005) and already known as a programme of choice for this purpose (Jones et al. 2010). A discrepancy at one nSSR locus was authorized to allow for possible genotyping errors, presence of null alleles or mutations as previously proposed (Di Vecchi-Staraz et al. 2007; Boursiquot et al. 2009; Cipriani et al. 2010). Logarithm of odds (LOD) scores were assigned by FAMOZ to each possible parent and parent pair. The LOD score is the likelihood for an individual to be the parent of a given offspring divided by the likelihood for both individuals to be unrelated (Gerber et al. 2003). LOD score threshold was determined empirically through the validation of known pedigrees. The final parental assignment took into account historical data when available in the ampelographic literature [see Maul et al. (2012), Galet (2000) for a review] as well as some main phenotypic traits governed by major genes (i.e. berry skin colour, seedlessness, muscat flavour) likely to reveal mistakes in doubtful cases. Comparisons with previous published parentages based on molecular markers were also realized [see Sefc et al. (2009), Maul et al. (2012) for a review]. Pedigrees for validated full parentages were drawn using PEDIGRAPH software (Garbe and Da 2004) and the half-kinships network was designed with IGRAPH package in R (Csajrdi and Nepusz 2009).

Results

A general overview of results is shown in Fig. 1 with the number of full parentages identified both for traditional and modern cultivars, in relation to breeders' data and prior molecular works.

Assignment of full parentages

Parentage analysis on the 2,344 dataset using FAMOZ software enabled detecting 1,515 *likely parent pairs*, 805 without any nSSR mismatch and 710 with mismatch at one nSSR locus. For these putative parentages, LOD scores extended from 10.92 to 62.37 (mean 31.57). The confirmation in our sample of known pedigrees (i.e. attested by breeders' data and/or prior published works based on nSSR or SNP markers) enabled us to empirically determine an LOD score threshold value (>18) for hypothesis validation. This also justified the allowance for the discrepancy at one nSSR locus adopted in our method. Under this threshold value, no *likely parent pair* was validated due to too many

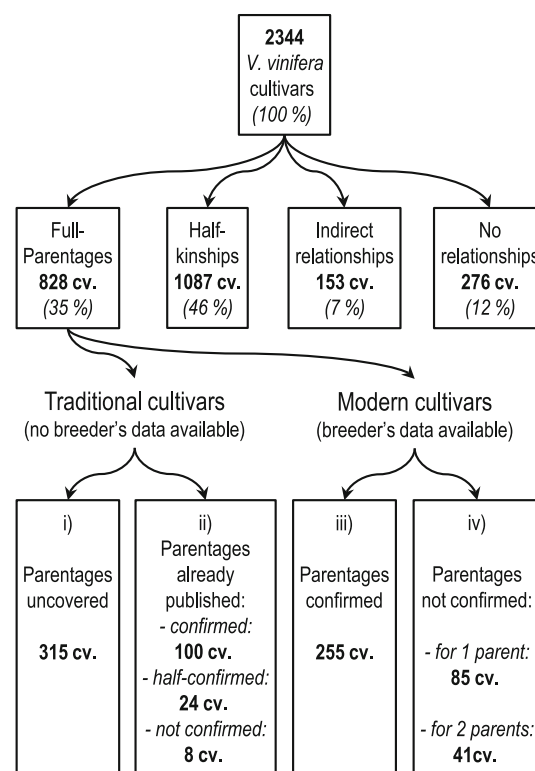


Fig. 1 Overview of parentage analysis results from all 2,344 *Vitis vinifera* cultivars using 20 nSSR

nSSR discrepancies or to obvious anachronisms between parents and offsprings.

Historical and phenotypic data allowed validating the full parentage of 828 cultivars (35 %) involving 592 parent pairs and 434 genitors. Some international examples of full parentages are shown in Table 2 and Fig. 2; a complete list and pedigree picture are provided in Online Resource 2 and 3. The 20 nSSR data on all parents and offsprings are provided in Online Resource 4. Linking the detected parentages to breeders' data and other published molecular studies led to sort them into four categories (Fig. 1):

1. 315 original full parentages uncovered in this work for traditional cultivars;
2. 100 full parentages that confirmed results established on the basis of molecular markers in prior published studies and 32 full parentages that invalidated prior results;
3. 255 full parentages that confirmed the pedigrees as disclosed by the breeders;
4. 126 full parentages that invalidated breeders' data. When breeder's stated pedigree was wrong, the father plant used in the cross was rejected in 58 cases, the mother plant in 27 cases and both parents in 41 cases.

For 12 traditional cultivars (i.e. no bibliography available on pedigrees), we had to consider more than one full

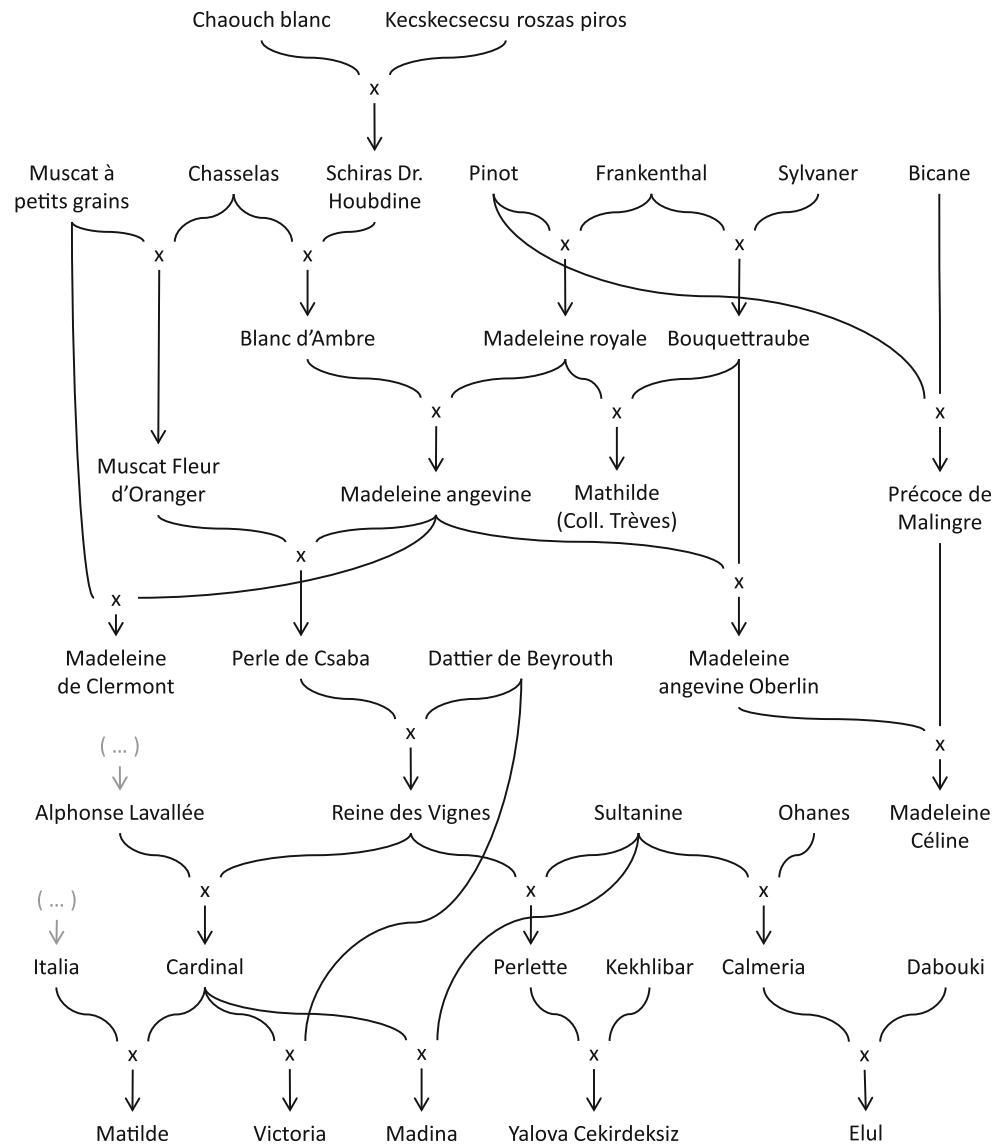
Table 2 Examples of full parentages identified within a set of 2,344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal grapevine repository using 20 nSSR

Progeny (#ID code)	Parent 1 (#ID code)	Parent 2 (#ID code)	Parent pair LOD score
Aïn el Bouma (#1901)	Olivette blanche (#667)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	32.60
Aït Hamama (#3700)	Amokrane (#2030)	Arekak (#3702)	42.32
Arinto do Dão (#1527)	Gibi = Hebén (#45)	Alfrocheiro preto (#50)	34.67
Blanc de Rhafsai (#2002)	Taferielt (#1905)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	38.38
Boal cachudo (#3022)	Arinto do Dão (#1527)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	37.68
Cainho branco (#1499)	Amaral = Caiño longo (#1459)	Alvarinho (#55)	41.38
Castelão = Periquita (#1521)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	32.05
Coarna rosie (#1188)	Rosa menna di vacca (#1662)	Tsitsa Kaprei (#2471)	42.12
Crimposie (#2243)	Beala debela (#2237)	Zemoasa = Timpurie (#1668)	43.47
Daphni (#263)	Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	Assouad karech (#564)	41.17
Dimiat (#1666)	Coarna alba (#749)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	34.68
Efremovsky (#3155)	Coarna alba (#749)	Plavaï (#1665)	33.79
Goher (#2244)	Alba imputotato (#44)	Lizstes feher (#2808)	39.70
Gouveio (Verdelho) (#296)	Savagnin = Traminer (#257)	Castellana blanca (#3797)	43.68
Greco nero (#1274)	Terrano (#1293)	Grenache = Garnacha (#34)	39.20
Gros Colman (#774)	Furjmony feher (#2134)	Kadarka (#1610)	39.07
Icod de los Vinos (#2905)	Negra mole = Mollar (#1471)	Listan = Palomino fino (#28)	43.09
Kékmedoc (#2878)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	37.59
Kizil Yakdona (#3432)	Tagobi (#2659)	Khoussainé blanc (#1227)	57.07
Kurtelaska (#1640)	Bombino bianco (#1341)	Mostosa = Empibotte bianco (#2054)	37.92
Lacrima di Maria (#1967)	Graeco (#3224)	Heptakilo (#743)	43.60
Lignan (#646)	Bermestia bianca (#1252)	Madeleine Salomon = Agostenga blanc (#649)	46.00
Louali (#2165)	Oul b'Ouzgueur (#1896)	Chikki (#460)	40.64
Malvar (#1371)	Gibi = Hebén (#45)	Tortozon (#1362)	40.46
Maren (#3182)	Negrara trentina (#1290)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	33.26
Merseguera (#1360)	Gibi = Hebén (#45)	Tortozon (#1362)	38.63
Mouchketny (#2739)	Bekalny (#3150)	Plavaï (#1665)	36.76
Muscat d'Alexandrie (#308)	Muscat à petits grains (#555)	Heptakilo (#743)	45.30
Muscat d'Istamboul (#398)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Valenci blanco = Beba (#660)	45.24
Orlovi noktí (#2461)	Rosa menna di vacca (#1662)	Teta de Vaca (#1367)	47.46
Papaskarasi (#2109)	Alba imputotato (#44)	Prokupac (#1630)	41.05
Planta nova (#1476)	Royal (#628)	Heptakilo (#743)	45.13
Plavaï (#1665)	Beala debela (#2237)	Zemoasa = Timpurie (#1668)	41.13
Rassegui (#1956)	Mayorquin = Farana (#1900)	Heptakilo (#743)	37.87
Ruzevina (#1653)	Bombino bianco (#1341)	Lasina (#1642)	38.37
Savvatiano (#1781)	Rhoditis (#1779)	Karystino (#364)	50.20
Sykiotis (#2124)	Kontegalo (#3396)	Vradyano (#3393)	36.57
Turki (#1957)	Karystino (#364)	Heptakilo (#743)	53.17
Vékonyhéju (#2620)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	34.21
Vital (#2103)	Arinto do Dão (#1527)	Rabigato (#2496)	40.73

parentage hypothesis showing high LOD scores and no nSSR mismatch, without any objective reason to conclude (e.g. cv. Olasz Kadarka).

The 828 full parentages assigned allowed ranking the genitors among the 434 total parents engaged: 34 main genitors generated ten or more offsprings (Table 3); 190

Fig. 2 Example of grape pedigrees focused on early ripening *Vitis vinifera* cultivars



secondary genitors generated 2–9 offsprings and 208 occasional genitors were involved in one cross only (not shown). The latter are mostly traditional cultivars (85 %), mainly used as wine grapes (67 %) and originating from most European countries (72 %).

As most grape cultivars are hermaphrodite, and except when a female-flowered parent was involved (242 cases), we could not determine, using only nuclear SSR, which parent was involved as the mother or father plant.

The number of generations in a given genealogy was rarely higher than three to four, exceptionally reaching seven for modern early ripening cultivars (Fig. 2).

The genetic distance between two parents involved in the 828 full parentages ranged from 0 to 43 (mean 28.48), while GD for the whole dataset ranged from 0 to 62 (mean 31.33) (Fig. 3). Only 19 occurrences (2 %) of

self-pollination were detected (e.g. cv. Picolin), eight being experimental, while two reported self-pollinations were infirmed (cv. Autofécondation Chasselas rose no. 18 and Kosovska rana). Full-sibs were detected in 244 cases (e.g. cv. Camarate, Cornifesto and Moreto).

The comparison of the geographical origin and fruit use of parents for a given progeny (Table 4) showed a majority of crosses using parents from the same geographical area and with the same use of grapes.

Last, a general overview of results according to sample composition (Table 1) showed a higher percentage of resolved parentages for western versus eastern cultivars, for modern versus traditional cultivars, for table versus wine grape cultivars, for white versus black cultivars, for seedless versus seeded cultivars and for hermaphrodite versus female cultivars.

Table 3 Main grapevine cultivars genitors, based on the 828 full parentages identified within a set of 2,344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal grapevine repository using 20 nSSR

ID code	Genitor	Passport data							Offspring number
		Berry colour	Use	Flavour	Seeds	Sex	Country ^a	Historical status	
#211	Gouais blanc = Heunisch weiss	B	W	None	Sd	H	ND	Trad	63
#308	Muscat d'Alexandrie	B	WT	Muscat	Sd	H	ND	Trad	60
#585	Chasselas	B	WT	None	Sd	H	FRA	Trad	50
#193	Pinot	N	W	None	Sd	H	FRA	Trad	49
#766	Frankenthal = Schiava grossa	N	WT	None	Sd	H	ND	Trad	39
#1566	Sultanine	B	T	None	Sdless	H	GRC	Trad	35
#584	Muscat de Hambourg	N	T	Muscat	Sd	H	ND	Trad	28
#45	Gibi = Hebén	B	W	None	Sd	F	ESP	Trad	28
#274	Riesling	B	W	None	Sd	H	FRA	Trad	27
#74	Ugni blanc = Trebbiano toscano	B	WT	None	Sd	H	ITA	Trad	25
#696	Bicane	B	T	None	Sd	F	ND	Trad	24
#1077	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210	Rs	T	Muscat	Sd	H	HUN	Mod	21
#627	Alphonse Lavallée	N	T	None	Sd	H	FRA	Mod	21
#634	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali	B	T	None	Sd	H	TUR	Trad	19
#257	Savagnin = Traminer	B	W	None	Sd	H	ND	Trad	18
#652	Madeleine angevine	B	T	None	Sd	F	FRA	Mod	17
#34	Grenache = Garnacha	N	W	None	Sd	H	ESP	Trad	17
#757	Black Morocco	N	T	None	Sd	F	MAR	Trad	17
#749	Coarna alba	B	T	None	Sd	F	ROU	Trad	15
#555	Muscat à petits grains	B	W	Muscat	Sd	H	GRC	Trad	15
#656	Précoce de Malingre	B	WT	None	Sd	H	FRA	Mod	14
#1069	Perle de Csaba	B	T	Muscat	Sd	H	HUN	Mod	14
#1078	Reine des Vignes	B	T	Muscat	Sd	H	HUN	Mod	14
#322	Cabernet-Sauvignon	N	W	None	Sd	H	FRA	Trad	13
#479	Petit Bouschet	Nt	W	None	Sd	H	FRA	Mod	13
#774	Gros Colman	N	T	None	Sd	H	RUS	Trad	13
#926	Italia = Pirovano 65	B	T	Muscat	Sd	H	ITA	Mod	12
#1095	Cardinal = G 10–30	Rg	T	None	Sd	H	USA	Mod	12
#270	Sylvaner	B	W	None	Sd	H	AUT	Trad	12
#290	Müller-Thurgau	B	W	None	Sd	H	FRA	Mod	12
#680	Muscat Saint-Laurent	B	T	Muscat	Sd	H	FRA	Mod	11
#1963	Pardina = Jaen blanco	B	W	None	Sd	H	ESP	Trad	10
#1827	Mission = Pais	N	W	None	Sd	H	MEX	Trad	10
#743	Heptakilo	N	T	None	Sd	H	GRC	Trad	10

Nt black with coloured pulp, *N* black, *NR* black-red, *Rg* red, *G* grey, *Rs* rose, *B* white, *W* wine, *T* table and/or raisin, *Sd* seeded, *Sdless* seedless, *H* hermaphrodite, *F* female, *Trad*, traditional, *Mod* modern, *ND* non determined

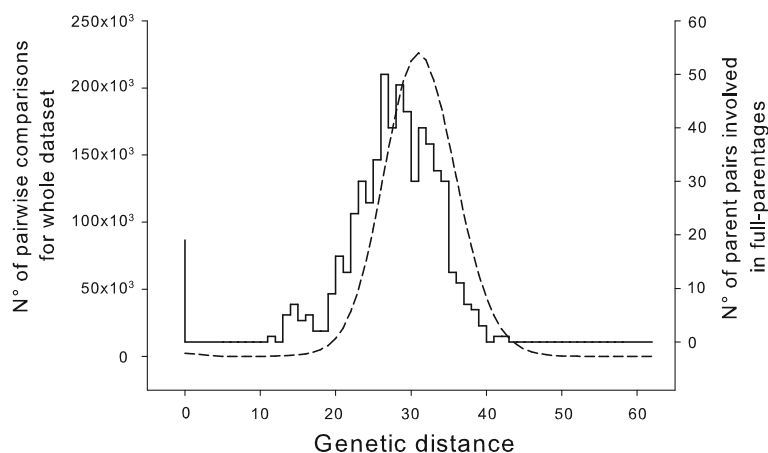
^a Codes according to the ISO 3166-1 alpha 3 standard

Half kinships, indirect relationships and unrelated cultivars

Among the 1,516 cultivars for which no full parentage was found, 1,087 (72 %) had possible half kinships, 153 (10 %) showed only indirect relationships and 276 (18 %) were unrelated (Fig. 1). These categories represented 46, 7 and

12 % of the initial dataset, respectively. Half kinships were represented by cultivars sharing half of their alleles with another cultivar at each of the 20 nSSR loci. When considering all 2,344 cultivars, a total of 3,603 half kinships were revealed among which: (1) 1,656 were parent–offspring relationships for the 828 full parentages validated above, (2) 158 corresponded to full-sib relationships, (3)

Fig. 3 Distribution of genetic distances between two parents involved in the 828 full parentages identified within 2,344 *Vitis vinifera* cultivars using 20 nSSR (*continuous line*), compared to pairwise genetic distances for the whole dataset (*dashed line*)



272 corresponded to half-sib or putative half-sib relationships and (4) 201 were not possible given their respective parentages or due to anachronism.

Some examples are shown in Table 5 and the complete list is provided in Online Resource 5. Except for full-sibs, half-sibs and cases chronologically impossible, these

represent putative direct (first degree) relationships with no possibility, based on our nSSR data only, to determine whether a cultivar is either a parent, an offspring or a full-sibling of the second cultivar. This category of genotypes designs different kin groups of variable size (2–52 cultivars), the largest being the kin groups of cv. Gouais blanc,

Table 4 Number of progenies according to parental geographical origin and fruit use of the two parents, based on the 828 full parentages detected within a set of 2,344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal grapevine repository using 20 nSSR

	Geographical origin ^a															Use of grapes			
	Parent 2	MAGH	IBER	WEUR	CEUR	ITAP	EEUR	BALP	RUUK	CAUC	NEAS	MEAS	FEAS	NEWO	nd	Wine	Table	Wine/Table	nd
Parent 1																			
MAGH		5																	
IBER		3	27																
WEUR		11	26	286															
CEUR		-	1	28	2														
ITAP		3	2	15	3	23													
EEUR		3	2	21	1	5	47												
BALP		3	6	16	1	6	14	11											
RUUK		-	-	3	-	1	3	2	7										
CAUC		1	2	6	-	4	13	2	-	5									
NEAS		-	1	5	1	-	-	-	-	-	1								
MEAS		-	-	1	-	-	-	4	-	-	1	-							
FEAS		-	-	2	-	-	2	5	5	2	-	-	1						
NEWO		-	3	11	-	4	4	3	2	2	1	-	1	4					
nd		13	12	34	6	19	10	12	13	8	4	-	2	13					
Use																			
Wine															299				
Table															120	181			
Wine/Table															102	102	36		
nd															2	6	1	-	

^a Region codes, region names (with country codes according to the ISO 3166-3 alpha standard) are MAGH, Maghreb (DZA, MAR, TUN); IBER, Iberian Peninsula (ESP, PRT); WEUR, Western Europe (BEL, FRA, GBR, NLD); CEUR, Central Europe (AUT, DEU, CHE, CZE, SVK, TCH); ITAP, Italian Peninsula (ITA); EEUR, Eastern Europe (BGR, HUN, ROU); BALP, Balkan Peninsula (BIH, CYP, GRC, HRV, SCG, YUG); RUUK, Russia and Ukraine (MDA, RUS, UKR, URS); CAUC, Caucasus and Turkey (ARM, AZE, GEO, TUR); NEAS, Near East (EGY, ISR, LBN, SYR); MEAS, Middle East (IRN, YEM); FEAS, Central Asia and Far East (AFG, CHN, IND, JPN, KAZ, TJK, TKM, UZB); NEWO, New World Vineyards (ARG, AUS, CHL, MEX, PER, USA, ZAF); nd, non determined

Table 5 Examples of grape cultivars sharing half of their alleles at each of the 20 nSSR markers analysed on 2,344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal grapevine repository

Cultivar 1 (#ID code)	Cultivar 2 (#ID code)
Adissi (#2114)	Voskeat (#2511)
Aghiorgitiko (#1816)	Corinthe noir (#1802)
Airén = El Biod (#1423)	Gibi = Hebén (#45)
Aledo (#1477)	Valenci blanco = Beba (#660)
Assyrtico (#1798)	Gaidouria (#337)
Barbera (#1239)	Pattaresco (#1291)
Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Prosecco (#1285)
Bratkovina bijela (#1634)	Posip bijeli (#1654)
Canaiolo (#1246)	Colorino (#1353)
Feteasca alba = Leanyka (#1661)	Argant (#261)
Fileri (#1817)	Koritsanos (#2031)
Forcallat blanca (#3146)	Ohanes (#1365)
Freisa (#1245)	Nebbiolo (#1240)
Hadari = Gounaïa (#1893)	Dedo de Dama (#2630)
Henab turki = Fraoula kokkini (#1677)	Hunisa (#2903)
Hibou noir = Avana (#171)	Rèze (#1838)
Istchak rouge (#3272)	Khoussainé blanc (#1227)
Karystino (#364)	Avgoulato (#1761)
Kontegalo (#3396)	Aetonychi lefko (#2281)
Korithi mavro (#1767)	Roussaïtis (#2312)
Mandilaria (#1782)	Vaftra = Vapsa (#1790)
Manseng noir (#420)	Tannat (#401)
Marsanne (#148)	Roussanne (#147)
Montepulciano (#1284)	Bombino bianco (#1341)
Nocera (#1319)	Prunesta (#2409)
Picadillo = Turrutes (#1411)	Tempranillo (#1369)
Primitivo = Zinfandel (#1277)	Vranac crni (#1845)
Rabo de Ovelha = Rabigato (#1543)	Amaral = Caiño longo (#1459)
Rèze (#1838)	Poulsard (#252)
Ribolla gialla (#1294)	Refosco nostrano (#2039)
Roussaïtis (#2312)	Debina (#267)
Sabalkanskoï (#1731)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)
Sylvaner (#270)	Portugais bleu (#450)
Tempranillo (#1369)	Picadillo = Turrutes (#1411)
Tinta Amarela = Trincadeira (#1485)	Siria = Codega (#2833)
Tinto Cao (#1488)	Malvarisco (#2131)
Touriga franca (#1491)	Touriga nacional (#1493)
Treixadura (#1424)	Batoca (#42)
Vernaccia nera (#1234)	Aglianico (#1259)

Gibi (syn. Hebén), Savagnin (syn. Traminer), Pardina (syn. Jaén blanco), Chasselas and Sultanine (Online Resource 6).

The 153 cultivars sharing less than 18 alleles with another one (out of the 20 nSSR loci, i.e. more than the discrepancy of two loci allowed), whatever the LOD scores, were classified as having indirect relationships (not shown).

Last, the FAMOZ analysis showed a significant proportion (12 %) of cultivars having neither *likely parent pair* nor *likely parent*, that is to say unrelated within the whole sample (e.g. cv. Arbane, Dolcetto, Tsolikouri; full list is provided in Online Resource 7).

Discussion

Number of nSSR markers

Our work demonstrated that the analysis of 20 SSR markers (well scattered on the genome) on an extended set of grape cultivars enabled uncovering a large number of new parentage relationships and confirmed many relationships already known.

Even if many parentage analysis works analysed about 20 nSSR (Crespan and Milani 2001; Aguero et al. 2003; Cabezas et al. 2003; Maletic et al. 2004; Ibanez et al. 2009), this number could be considered in some cases as insufficient given the level of coancestry typical of grape. This could notably be the case, if samples are too limited in size thereby reducing the number of testable possible parents. Some authors thus suggested increasing the number of nSSR loci beyond 30 to strengthen the statistical power of pedigree reconstruction (Sefc et al. 2009; Cipriani et al. 2010) and more than 50 markers were sometimes used (Vouillamoz et al. 2003). Obviously, analysing additional nSSR or even SNP markers could be helpful to solve the 12 litigious cases (e.g. cv. Olasz Kadarka) or to confirm the 315 new pedigrees uncovered. However, not only the number of supplementary markers, but also their information content (number of alleles) would then have to be considered. The choice of supplementary nSSR could be done among those more commonly used in prior works on grape genealogy (see additional bibliography in Online Resource 2, 4), whereas SNP markers could be chosen among the 48 proposed by Cabezas et al. (2011).

However, it is noteworthy that our results based on 20 selected nSSR allowed blind validation of numerous publications based on different (and sometimes much larger) sets of nSSR and SNP markers (see additional bibliography in Online Resource 2, 4). A similar blind validation was widely observed for breeder's records. All these confirmations (355 in total) provided effective validation of the methodology we followed, and the 315 new full parentages can thus be considered as strongly conclusive. In the same way, even if other first-degree relationships revealed here

would have to be confirmed using additional markers in the future, they already have to be regarded as strong indications of close relationships between the cultivars involved.

Pedigree of grape cultivars

A total of 828 full parentages were found in our dataset of 2,344 *V. vinifera* cultivars. Among them, the 315 full parentages uncovered and the 158 parentages corrected represent a major and original contribution to the improved understanding of grape cultivars origin, past distribution and historical importance. They also provide keys for interpreting their agronomical potential with respect to their genitors. The 355 confirmations of both breeders' prior data (many for the first time) and previously published molecular works also provided a major contribution to the field of grape genealogy. On the other hand, it is worth noting that 33 % of the pedigrees as stated by the breeders were found to be partially or totally false. These errors involved all the breeders, whatever their country or the time period. Pollen pollution during crossing seems to be the first reason for the majority of cases corresponding to a false identity of fathers. Incorrect identification or synonymy in genitors' names is obviously a second involuntary reason. The willingness of some breeders to conceal their mating design (trade secret) or to usurp the fame of a given genitor seems to be a third reason. Last, we have also corrected 32 molecular marker-based parentages previously published, but erroneous due to (1) cultivar mislabelling (e.g. cv. Robin noir), (2) absence of one parent in the dataset (e.g. cv. Saint-Côme) or (3) insufficient number and polymorphism of nSSR (e.g. cv. Feteasca regala) used by the authors.

The parentages found or confirmed are more numerous on western versus eastern cultivars, in relation with the geographical representativeness of the grape collection studied. The better resolution of modern cultivar pedigrees compared to traditional ones can be related to the genetic erosion over time that leads to the absence of ancient cultivars in today's repositories. Quantifying in our conditions this genetic erosion was only conceivable for the French present gene pool (556 cultivars in the dataset), which is supposed to be entirely represented in the Vassal collection (the official reference in France): full parentage of 270 cultivars, half kinship for 116 cultivars and 26 unrelated cultivars were found, leading to a maximum of 168 missing ancestors, possibly not all of French origin [=116 + (26 × 2), i.e. a 30 % genetic erosion]. However, this number is certainly overestimated, with one genitor often having several progenies.

Whenever full parentage could not be resolved, first-degree relationships are of interest to understand the kin groups of cultivars (Vouillamoz et al. 2003) and the 1,087

putative half kinships identified here provide such precious information, even if confirmation with additional markers is advisable. For a given pair of directly related cultivars, one was either a parent, an offspring or a full-sibling of the second one, the third contributor to the cross being absent from the collection. Adding supplementary genotypes to the dataset would be the only way leading to the detection of full parentages for these cultivars. However, the present scarcity of some key genitors due to genetic erosion [e.g. cv. Gouais blanc and Magdeleine noire des Charentes reported by Bowers et al. (1999), Boursiquot et al. (2009), respectively] suggests that many *missing links*, including hypothetical wild ancestors, would not be recovered in the future. Interestingly, one can note that former ampelographic works based on morphological data only had already suspected several of these half-kinships (Levadoux 1956).

These kin groups could be extended with the 153 cultivars showing indirect relationships. They can be interpreted as half-sibling, cousins, uncle versus nephew or grandparent versus grandchild. These intricate relationships are further complicated by the possibility of generation overlap and would only be solved by analysing additional nSSR markers.

Interestingly, 12 % of the cultivars analysed were unrelated to any individual within the complete sample as no parent, offspring or sibling could be found. Absence of relationship could be due to the biased representativeness of the Vassal collection (under-representation of Middle and Far East germplasm). However, many unrelated cultivars do originate from well-represented areas (e.g. France, Italy, Spain). The historical signification of this group of cultivars is obscure as both reputed (e.g. cv. Dolcetto) or anciently grown cultivars (e.g. cv. Aïdani mavro) were found unrelated to any individual. In this category, we found only eight recent crossbreds (e.g. cv. Red Globe) created from unreleased parents and never used as genitors until now. If they show high genetic recombination ability, these unrelated genotypes could be of great interest for breeding programmes, because of their potential originality and therefore have to be preserved in collections as a priority. It would also be interesting to include them in global diversity studies to help interpret the origin of gene pools.

Our results also illustrated three main characteristics of grapevine breeding throughout history. The first one is the possibility of generation overlaps due to the combination between sexual reproduction and vegetative propagation and reinforced by the hermaphroditism of the majority of cultivars. Our results showed that overlaps were frequent, some occurring over centuries (e.g. cv. Madina) and others over continents (e.g. cv. Tarrango). Thus, the number of hybridization events that separate modern cultivars from

ancestral forms can differ widely, with a notable contrast between wine and table grapes, the latter group having been subjected to more intensive breeding. The second characteristic is the low number of generations found in pedigrees with a maximum of seven generations resolved on the longest branch. This may be due to long-term genetic erosion preventing access to putative genitors. Another hypothesis would be the actually small number of generations since grape domestication (Arroyo-Garcia et al. 2006), which is consistent with the extent of linkage disequilibrium (LD) between nSSR observed in cultivated grapes, maintained by vegetative propagation, compared to the smaller LD in wild progenitors (Barnaud et al. 2010). However, this does not fit the present diffusion of Gret1 (a retro transposon involved in the arising of white colour in berries) into almost the whole gene pool of cultivated grapevine (Fournier-Level et al. 2010). The third characteristic is the very low number of cultivars obtained through self-pollination, most probably due to inbreeding depression as already described in grapevine (Alleweldt and Possingham 1988; Olmo 1996).

Genitors

Starting from the early nineteenth century, grape breeders intentionally used genitors displaying one or several major traits of interest for growers. Thus, the success of a cultivar as a parent can first be explained by its reputed high yield, wine quality, muscat flavour, phenology and bunch aspect or seedlessness (for table grapes). However, cultivars displaying the same attractive phenotype do not all show the same recombination ability in a cross and the success of a genitor can thus also be explained by its higher genetic potential. Our results clearly confirm the narrow genetic basis of many modern cultivars created during the nineteenth and twentieth centuries, especially for table grapes, because of the extensive use of a few famed genitors, for example cv. Muscat de Hambourg, Bicane, Alphonse Lavallée, Madeleine angevine, Perle de Csaba, Reine des Vignes, Gros Colman and Cardinal.

Out of the stated breeders' works, the success of a genitor can evidently be related not only to its traits of interest (e.g. cv. Chasselas, Muscat d'Alexandrie, Sultanine), but also to its antiquity. Most of the main genitors of traditional cultivars are indeed ancient ones and consequently have been involved in open pollination events for centuries. The fact that some key genitors are ancient has already been underlined for cv. Gouais blanc and Pinot (Bowers et al. 1999), cv. Savagnin (Regner et al. 1998b; Myles et al. 2011), cv. Cabernet franc and Magdeleine noire des Charentes (Boursiquot et al. 2009), cv. Muscat à petits grains (Crespan and Milani 2001) or cv. Mission (syn. Pais) (Tapia et al. 2007). According to the

ampelographic literature, this also seems to be the case for other main genitors revealed in the present study such as cv. Black Morocco, Coarna alba, Gibi, Grenache (syn. Garnacha), Dattier de Beyrouth (syn. Afuz Ali), Frankenthal, Mayorquin (syn. Farana), Sylvaner and Ugni blanc (syn. Trebbiano toscano).

It could also be noted that several key genitors are female flowered (e.g. cv. Chaouch blanc, Rosa menna di vacca, Shiras Dr. Houbdine), which is considered as an ancestral trait in *V. vinifera* evolution (Levadoux 1956; This et al. 2006). Most hermaphrodite cultivars are heterozygous at this locus (Huglin and Schneider 1998), which can be explained by the long-time involvement of homozygous female cultivars as parents or by the recent and prompt diffusion of the domesticated hermaphroditic allele, as described for Gret1 involved in the white berry trait (Fournier-Level et al. 2010). Another hypothesis could be the putative benefit of heterozygosity for this fertility trait, which would then have been selected. On the contrary, 30 female cultivars displayed no relationship at all, also confirming their antiquity. Except when a genitor is a female cultivar, we cannot identify the mother plant in the cross using only nuclear SSR data. Phenological data sometimes allow excluding some hypothesis for a given offspring: when flowering times are very different, the mother is most probably the latest blooming cultivar receiving the pollen already available in the environment or stored by the breeder (e.g. ascendance of cv. Tempranilla blanca).

Parentages of traditional cultivars were proportionally less strictly directed concerning the use of grapes with more wine/table mating and more double-use genitors involved than for modern cultivars. Even if this specialization has been in existence for a long time, it has rapidly increased since the nineteenth century, as modern breeders preferably select genitors with similar use of grapes (wine vs. table).

The GD between parent pairs in the 828 validated full parentages was slightly lower than for pairwise comparison in all 2,344 cultivars. The small difference may be due to the close geographical origin and aptitude of genitors. This distribution showed that, whatever the GD between two genitors and excepting self-pollinations, *V. vinifera* breeders could obtain valuable offsprings without strong limitation from inbreeding effect.

Geographical aspects

Here again, modern and traditional cultivars have to be considered separately. Breeders usually worked with geographically diversified genitors gathered in a collection, while spontaneous crosses involved only parents grown in a given region. Most of our results are consistent with this

general hypothesis, but various counterexamples provide interesting information to trace back the historical movements of a given genitor. For instance, the involvement of cv. Savagnin in the genealogy of cultivars from northern and central Europe has already been underlined as well as its ancestral status (Regner et al. 1998b), but its extended kin group, revealed in our study, also covers unsuspected regions such as western France, Spain and Portugal. Conversely, the geographical origin of an offspring can be revised when its parents are known (Tapia et al. 2007). For example, the French genetic origin of cv. Glacière, Mandrègue and Servant was totally invalidated by our analysis.

When considering a particular region, parentages and half kinships highlight the main genitors that contributed to the local gene pool structure despite the periodical exchanges of material with distant regions. In the Iberian Peninsula, the white female cv. Gibi (syn. Hebén) proved to be a key genitor. This cultivar seems to originate from North Africa (Galet 2000) which would be consistent with the relationships between Spanish and North African grape gene pools (El Oualkadi et al. 2011; Bacilieri et al. in preparation). Other main Iberian genitors are cv. Pardina (syn. Jaen blanco), Caiño longo, Alfrocheiro preto, Arinto do Dão and Mourisco tinto. In addition to cv. Pinot noir, Gouais blanc, Cabernet franc and Magdeleine noire des Charentes, the French gene pool also originates from other secondary genitors such as cv. Cahours, Fer, Grec rouge, Pougayen and Terret. In Italy, in addition to the already reported cv. Sangiovese (syn. Nielluccio) and Garganega (Di Vecchi-Staraz et al. 2007), some key genitors are actually wine cultivars mentioned for centuries such as cv. Bombino bianco and Bermestia bianca. The referenced Greek cv. Heptakilo (syn. Bouresla in Tunisia, Centorotolli in Sicily and, according to Cipriani et al. (2010), Axina de tres bias in Sardinia) proved to be the unsuspected genitor of ten offsprings including the famous cv. Muscat d'Alexandrie. The central and eastern Europe gene pool is characterized by the genitors cv. Blank Blauer, Bouquettraube, Coarna alba, Harslevelu, Kadarka and Kövidinka. For the Middle and Far East gene pool, in addition to cv. Sultanine, only cv. Khoussaïné blanc and Katta-kourgan appeared as secondary genitors. None of our six *Assouad* cultivars corresponded to the *Aswad* key genitor revealed by Myles et al. (2011). In North Africa, the role of cv. Abouhou and Dedo de Dama was confirmed. Overall, the origin of western wine grape cultivars is better resolved than the origin of eastern traditional table grapes. This can be explained by the biased composition of our sample containing more western genotypes and also by the traditionally intense breeding practices in the east (Fournier-Level et al. 2010) that led to shorter generations and more indirect relationships. In the past, cultivated grapevine

propagation by seeds was indeed a usual process in eastern regions (Ibn Al Awwâm \approx 1190), whereas western people preferably used cuttings (Huglin and Schneider 1998). Thus, the number of sexual cycles that accumulated in the two gene pools may be different.

On a wider geographical scale, kin groups represent a new illustration of the separation of cultivated grapevine into two main groups, wine versus table grape, being also western versus eastern genetic pools. The good correspondence between the origin of parents and offsprings is also consistent with the structuring of grapevine diversity based on eco-morphology and molecular markers (Aradhya et al. 2003). Kin groups can thus be considered as the highest level for explaining diversity structuring.

Conclusions

Identifying the parents of a grape cultivar requires a large sample of referenced genotypes, efficient molecular markers and powerful methods to analyse the resulting data.

Obviously, in order to be detected, both parents of an offspring must be included in the sample studied, and therefore the cultivar sample has to be as large as possible. Large grapevine repositories, such as the INRA Vassal collection, constitute indeed precious investigation tools, but no single collection is exhaustive. Only a network of national collections with well-identified genetic resources could provide such an optimal sample. So far, only the European Vitis Database (<http://www.eu-vitis.de>) corresponds to such an initiative. The acquisition of complementary germplasm, the assignment of a reliable prime name to each cultivar, the identification of duplicates and stated synonyms, and the disclosure of validated nSSR profiles must remain the goals of this kind of network, providing the basis for further successful parentage findings.

Nuclear microsatellite markers (nSSR) have long proved to be powerful tools for parentage investigation in cultivated grapevine. The nSSR set used here is appropriate to resolve most of the parentages whenever both parents belong to the sample. The use of chloroplast SSR (cpSSR) markers would not increase the power of resolution due to their low polymorphism, but would provide information on the direction of the crosses.

FAMAZ again proved to be a programme of choice (Jones et al. 2010), especially for grape parentage assignments, despite its limitations: lack of conviviality, maximum sample size studied (about 5,000 genotypes in our conditions) and results on parsing. Future improvements of FAMAZ and other software packages could focus on these points (Jones et al. 2010), as well as the simultaneous treatment of cultivar passport data.

Nevertheless, even with ideal materials and methods (sample, molecular characterization and software), not all parentages of traditional grape cultivars will be uncovered, since too many links have disappeared over the years. First-degree parentages only capture the most recent period in cultivated grape history and other methodologies are required to investigate the earlier steps of grapevine evolution under human selection.

Despite these limitations, we have demonstrated here the interest of parental relationship analysis from a large germplasm repository to understand the involvement, intentional or not, of genitors during the breeding history of a perennial crop. As expected, we were able to resolve more grape parentages on modern versus traditional cultivars and on western versus eastern cultivars probably due to genetic erosion and to collection representativeness, respectively. We showed that very few self-pollination events were selected. Rather short genealogies were revealed which may be the result either of genetic loss through history or of an actually limited number of crosses during the evolution of cultivated grape, in accordance with the existence of overlapping generations.

Acknowledgments We thank Ph. Chatelet for his help in writing the manuscript, A. Doligez for comments on drafts, S. Nicolas for discussion, V. Maillol and G. Sarah for Python-scripts and all the team of INRA Grape Repository at “Domaine de Vassal” for maintaining the collection. We also thank the anonymous reviewers for helpful comments.

References

- Aguero CB, Rodriguez JG, Martinez LE, Dangl GS, Meredith CP (2003) Identity and parentage of Torrontes cultivars in Argentina. *Am J Enol Vitic* 54(4):318–321
- Allewelt G, Possingham JV (1988) Progress in grapevine breeding. *Theor Appl Genet* 75(5):669–673
- Aradhya MK, Dangl GS, Prins BH, Boursiquot JM, Walker MA, Meredith CP, Simon CJ (2003) Genetic structure and differentiation in cultivated grape *Vitis vinifera* L. *Genet Res* 81(3):179–192. doi:10.1017/s0016672303006177
- Arroyo-Garcia R, Ruiz-Garcia L, Bolling L, Ocete R, Lopez MA, Arnold C, Ergul A, Soylemezoglu G, Uzun HI, Cabello F, Ibanez J, Aradhya MK, Atanassov A, Atanassov I, Balint S, Cenis JL, Costantini L, Goris-Lavets S, Grando MS, Klein BY, McGovern PE, Merdinoglu D, Pejic I, Pelsy F, Primikiriou N, Risovannaya V, Roubelakis-Angelakis KA, Snoussi H, Sotiri P, Tamhankar S, This P, Troshin L, Malpica JM, Lefort F, Martinez-Zapater JM (2006) Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Mol Ecol* 15(12):3707–3714
- Ashley MV (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: how DNA microsatellites have altered the landscape. *Crit Rev Plant Sci* 29(3):148–161. doi:10.1080/07352689.2010.481167
- Barnaud A, Laucou V, This P, Lacombe T, Doligez A (2010) Linkage disequilibrium in wild French grapevine *Vitis vinifera* L. subsp. *silvestris*. *Heredity* 104(5):431–437. doi:10.1038/hdy.2009.143
- Blouin MS (2003) DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends Ecol Evol* 18(10):503–511
- Bouquet A, Truel P, Wagner R (1981) Recurrent selection in grapevine breeding. *Agronomie* 1:65–73. doi:10.1051/agro:19810109
- Boursiquot JM, Lacombe T, Laucou V, Julliard S, Perrin FX, Lanier N, Legrand D, Meredith C, This P (2009) Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: discovery of the missing link. *Aust J Grape Wine Res* 15(2):144–155
- Bowers J, Boursiquot JM, This P, Chu K, Johansson H, Meredith C (1999) Historical genetics: the parentage of Chardonnay, Gamay, and other wine grapes of northeastern France. *Science* 285(5433):1562–1565
- Cabezas JA, Cervera MT, Arroyo-Garcia R, Ibanez J, Rodriguez-Torres I, Borrego J, Cabello F, Martinez-Zapater JM (2003) Garnacha and Garnacha Tintorera: genetic relationships and the origin of teinturier varieties cultivated in Spain. *Am J Enol Vitic* 54(4):237–245
- Cabezas JA, Ibanez J, Lijavetzky D, Velez D, Bravo G, Rodriguez V, Carreno I, Jermakow AM, Carreno J, Ruiz-Garcia L, Thomas MR, Martinez-Zapater JM (2011) A 48 SNP set for grapevine cultivar identification. *BMC Plant Biol* 11:153
- Cipriani G, Spadotto A, Jurman I, Di Gasparo G, Crespan M, Meneghetti S, Frare E, Vignani R, Cresti M, Morgante M, Pezzotti M, Pe E, Policriti A, Testolin R (2010) The SSR-based molecular profile of 1005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theor Appl Genet* 121(8):1569–1585. doi:10.1007/s00122-010-1411-9
- Crespan M, Milani N (2001) The Muscats: a molecular analysis of synonyms, homonyms and genetic relationships within a large family of grapevine cultivars. *Vitis* 40(4):204–208
- Csajrdi G, Nepusz T (2009) The Igraph library. MTA RMKI. <http://igraph.sourceforge.net>. Accessed Jan 2012
- Dettweiler E, Jung A, Zyprian E, Topfer R (2000) Grapevine cultivar Müller-Thurgau and its true to type descent. *Vitis* 39(2):63–65
- Di Gasparo G, Copetti D, Coleman C, Castellarin SD, Eibach R, Kozma P, Lacombe T, Gambetta G, Zvyagin A, Cindrić P, Kovács L, Morgante M, Testolin R (2012) Selective sweep at the Rpv3 locus during grapevine breeding for downy mildew resistance. *Theor Appl Genet* 124(2):277–286. doi:10.1007/s00122-011-1703-8
- Di Vecchi-Staraz M, Boselli M, Laucou V, Lacombe T, This P, Gerber S, Vares D Famos (2005) A software for large scale parentage analysis in *Vitis vinifera* L. species. In: ISHS (ed) Proceedings of the International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research. Acta Hort, Venosa, p 79–83
- Di Vecchi-Staraz M, Bandinelli R, Boselli M, This P, Boursiquot JM, Laucou V, Lacombe T, Vares D (2007) Genetic structuring and parentage analysis for evolutionary studies in grapevine: kin group and origin of the cultivar Sangiovese revealed. *J Am Soc Hortic Sci* 132(4):514–524
- El Oualkadi A, Ater M, Messaoudi Z, El Heit K, Laucou V, Boursiquot JM, Lacombe T, This P (2011) Genetic diversity of Moroccan grape accessions conserved *ex situ* compared to Maghreb and Europe gene pools. *Tree Genet Genome* 7(6):1287–1298. doi:10.1007/s11295-011-0413-3
- Fournier-Level A, Lacombe T, Le Cunff L, Boursiquot JM, This P (2010) Evolution of the VvMybA gene family, the major determinant of berry colour in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Heredity* 104(4):351–362. doi:10.1038/hdy.2009.148
- Galet P (2000) Dictionnaire encyclopédique des cépages. Hachette, Paris

- Garbe JR, Da Y (2004) Pedigraph 2.0: a software tool for the graphing and analysis of large complex pedigrees. *J Dairy Sci* 87:242–248
- García-Muñoz S, Lacombe T, de Andrés M, Gaforio L, Muñoz-Organero G, Laucou V, This P, Cabello F (2011) Grape varieties (*Vitis vinifera* L.) from the Balearic Islands: genetic characterization and relationship with Iberian Peninsula and Mediterranean Basin. *Genet Res Crop Evol* 59(4):589–605. doi:10.1007/s10722-011-9706-5
- Gerber S, Chabrier P, Kremer A (2003) FAMOZ: a software for parentage analysis using dominant, codominant and uniparentally inherited markers. *Mol Ecol Notes* 3(3):479–481
- Grando MS, Frisinghelli C (1998) Grape microsatellite markers: sizing of DNA alleles and genotype analysis of some grapevine cultivars. *Vitis* 37(2):79–82
- Huglin P, Schneider C (1998) *Biologie et écologie de la vigne*, 2nd edn. Lavoisier, Paris
- Ibanez J, Vargas AM, Palancar M, Borrego J, de Andres MT (2009) Genetic relationships among table-grape varieties. *Am J Enol Vitic* 60(1):35–42
- Ibn Al Awwâm (≈ 1190) *Kitâb al-filâha*. English edition: (1864) *The book of agriculture* (trans: Clément-Mullet JJ). Actes Sud, Arles (2000 edn.)
- Jannink JL, Bink M, Jansen RC (2001) Using complex plant pedigrees to map valuable genes. *Trends Plant Sci* 6(8):337–342. doi:10.1016/s1360-1385(01)02017-9
- Jones AG, Small CM, Paczolt KA, Ratterman NL (2010) A practical guide to methods of parentage analysis. *Mol Ecol Res* 10(1):6–30. doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02778.x
- Lacombe T, Boursiquot JM, Laucou V, Dechesne F, Vares D, This P (2007) Relationships and genetic diversity within the accessions related to Malvasia held in the Domaine de Vassal grape germplasm repository. *Am J Enol Vitic* 58(1):124–131
- Laucou V, Lacombe T, Dechesne F, Siret R, Bruno JP, Dessup M, Dessup T, Ortigosa P, Parra P, Roux C, Santoni S, Vares D, Peros JP, Boursiquot JM, This P (2011) High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management. *Theor Appl Genet* 122(6):1233–1245. doi:10.1007/s00122-010-1527-y
- Levadoux L (1956) Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann Amélioration Plantes* 1:59–118
- Lopes MS, Sefc KM, Dias EE, Steinkellner H, Machado MLD, Machado AD (1999) The use of microsatellites for germplasm management in a Portuguese grapevine collection. *Theor Appl Genet* 99(3–4):733–739
- Maletic E, Pejic I, Kontic JK, Piljac J, Dangl GS, Vokurka A, Lacombe T, Mirosevic N, Meredith CP (2004) Zinfandel, Dobricic, and Plavac mali: the genetic relationship among three cultivars of the Dalmatian Coast of Croatia. *Am J Enol Vitic* 55(2):174–180
- Maul E, Töpfer R, Eibach R (2012) *Vitis* International Variety Catalogue. Julius Kühn Institut. www.vivc.de. Accessed Jan 2012
- Myles S, Boyko AR, Owens CL, Brown PJ, Grassi F, Aradhya MK, Prins B, Reynolds A, Chia J-M, Ware D, Bustamante CD, Buckler ES (2011) Genetic structure and domestication history of the grape. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(9):3530–3535. doi:10.1073/pnas.1009363108
- Olmo HP (1996) The origin and domestication of the *vinifera* grape. In: McGovern PE, Fleming SJ, Katz SH (eds) *The origins and ancient history of wine*. Gordon and Breach, New York, pp 31–43
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6(1):288–295. doi:10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Regner F, Stadelhuber A, Eisenheld C (1998a) Heunisch x Fränkisch, an important gene reservoir for European grapevines (*Vitis vinifera* L. *sativa*). *Vitic Enol Sci* 53:114–118
- Regner F, Stadlhuber A, Eisenheld C, Kaserer H (1998b) Considerations about the evolution of grapevine and the role of Traminer. In: Bouquet A, Boursiquot JM (eds) *Proceedings of the 7th International Symposium on Grapevine Genetics and Breeding*. Acta Hort, Montpellier, p 177–181
- Sefc KM, Steinkellner H, Wagner HW, Glossl J, Regner F (1997) Application of microsatellite markers to parentage studies in grapevine. *Vitis* 36(4):179–183
- Sefc KM, Steinkellner H, Glossl J, Kampfer S, Regner F (1998) Reconstruction of a grapevine pedigree by microsatellite analysis. *Theor Appl Genet* 97(1–2):227–231
- Sefc KM, Pejic I, Maletic E, Thomas MR, Lefort F (2009) Microsatellite markers for grapevine: tools for cultivar identification and pedigree reconstruction. In: Roubelakis-Angelakis KA (ed) *Grapevine molecular physiology and biotechnology*. 2 edn. Springer, Dordrecht, p 565–596. doi:10.1007/978-90-481-2305-6
- Strefeler MS, Weeden NF, Reisch BI (1992) Inheritance of chloroplast DNA in 2 full-sib *Vitis* populations. *Vitis* 31(4):183–187
- Tapia AM, Cabezas JA, Cabello F, Lacombe T, Martinez-Zapater JM, Hinrichsen P, Cervera MT (2007) Determining the Spanish origin of representative ancient American grapevine varieties. *Am J Enol Vitic* 58(2):242–251
- This P, Lacombe T, Thomas MR (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends Genet* 22:511–519
- Thomas MR, Cain P, Scott NS (1994) DNA typing of grapevines, a universal methodology and database for describing cultivars and evaluating genetic relatedness. *Plant Mol Biol* 25(6):939–949. doi:10.1007/bf00014668
- Vouillamoz J, Maigre D, Meredith CP (2003) Microsatellite analysis of ancient alpine grape cultivars: pedigree reconstruction of *Vitis vinifera* L. Cornalin du Valais. *Theor Appl Genet* 107(3):448–454
- Weir BS, Anderson AD, Hepler AB (2006) Genetic relatedness analysis: modern data and new challenges. *Nat Rev Genet* 7(10):771–780. doi:10.1038/nrg1960

Online Resource 2

List of 828 full-parentages detected within a set of 2344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal Grapevine Repository using 20 nSSR. Each grape cultivar is designated by its prime name and #ID code in the collection. Female-flowered genitors are listed in the Parent 1 column and marked with an F. References cited in comments are listed below the table.

Progeny	Parent 1	Parent 2	nSSR Contrib / Mismatch	LOD score	Comments
Abondant (#1553)	Kövidinka (#1578)	Madeleine royale (#653)	20/0	33.14	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Admirable de Courtyiller (#814)	Bicane (#696) F	Chasselas (#585)	20/0	33.65	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007; Ibañez 2009
Aetonychi mavro (#1764)	Kontegalo (#3396) F	Heptakilo (#743)	20/1	35.8	
Agapanthe (#2428)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	40.59	
Agostenga rossa = Pirovano 14 (#880)	Bellino (#732) F	Précoce de Malingre (#656)	20/0	38.67	Validation of breeder's data.
Aïda = Pirovano 233 (#1010)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/0	37.89	Validation of breeder's data.
Aïn el Bouma (#1901)	Olivette blanche (#667) F	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	32.6	
Aït Hamama (#3700)	Amokrane (#2030)	Arekak (#3702)	20/0	42.32	Confirmation of prior publication: Riahi 2010
Alarije = Subirat Parent (#1449)	Gibi = Hebén (#45) F	Tortozon (#1362)	20/0	34.94	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Alba imputotato (#44)	Sarfehér (#1614) F	Hamvas (#2140)	19/1	30.23	
Albalonga = Würzburg B 51-2-1 (#2700)	Rieslaner = Würzburg NI 11-17 (#2702)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	44.11	Half validation of breeder's data.
Alicante blanc faux (#3257)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	45.46	
Alicante branco type 2 (#3195)	Malvasia Rasteiro = Mantheudo (#1544)	Rabigato (#2496)	20/0	43.14	Alternative.
Alicante branco type 2 (#3195)	Siria = Codega (#2833)	Rabigato (#2496)	20/0	43.14	Alternative.
Alicante Henri Bouschet (#514)	Grenache = Garnacha (#34)	Petit Bouschet (#479)	20/0	33.35	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Cabezas 2003; Cipriani 2010
Aligoté (#202)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	39.21	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999, Regner 1998 and 2000
Alnwick seedling (#755)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	45.07	Half validation of breeder's data.

Alphonse Lavallée (#627)	Muscat de Hambourg (#584)	Gros Colman (#774)	20/0	36.2	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; Myles 2011
Alval (#3033)	Alphonse Lavallée (#627)	Dabouki (#735)	20/0	45.49	Validation of breeder's data.
Alvina (#2957)	Sultanine (#1566)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	33.68	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005; Ibañez 2009
Ancorat (#592)	Samoriau (#205)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	30.32	
Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Muscat de Hambourg (#584)	Chasselas (#585)	20/1	23.23	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; (but not Myles 2011)
Annamaria (#582)	Perle de Csaba (#1069)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/0	39.89	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Antão Vaz (#2989)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	João Domingos (#2492)	20/0	45.25	
Aragatzi (#2113)	Khoussainé blanc (#1227)	Sultanine (#1566)	20/1	32.62	Validation of breeder's data.
Aramon (#22)	Ouliven (#81) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.5	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Aramon blanc de la Calmette (#543)	Aramon (#22)	Petit Bouschet (#479)	20/0	41.45	Alternative.No information on the original cross.
Aramon blanc de la Calmette (#543)	Aramon (#22)	Aramon (#22)	20/0	48.39	Alternative.No information on the original cross.
Aranel (#2889)	Saint-Pierre doré (#309)	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	32.71	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Ardona (#2970)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Verona = Pirovano 52 (#913)	20/0	36.81	Validation of breeder's data.
Arinarnoa (#2747)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Tannat (#401)	20/0	49.79	Invalidation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Arinto do Dão (#1527)	Gibi = Hebén (#45) F	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	34.67	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Armas (#62)	Coarna alba (#749) F	Francuse (#2246)	20/0	41.34	
Aromatica = Pirovano 393 (#1051)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/1	24.45	Validation of breeder's data.
Aromatica rose (Collection Bordeaux) (#3621)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Sultanine (#1566)	20/0	35.44	No information on the original cross.
Aromriesling (#601)	Riesling (#274)	Muscat précoce de Saumur (#682)	17/0	30.57	Validation of breeder's data.
Arpad = Evêque Prohaszka (#1080)	Kecskemet kincse (#1090)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	40.21	Invalidation of breeder's data.
Arriloba (#2746)	Sauvignon (#300)	Raffiat de Moncade (#405)	20/0	32.52	Validation of breeder's data.
Askéri (#2280)	Sultanine (#1566)	Blanc d'Iran (Charif) (#2086)	20/0	41.25	
Aspiran Bouschet (#536)	Rivairenc = Aspiran (#1)	Teinturier (#303)	20/0	34.48	Validation of breeder's data.
Assario blanc femelle (#575)	Gibi = Hebén (#45) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	38.32	
Atomic (#3004)	Criolla grande sanjuanina (#2118) F	Gros Colman (#774)	20/0	31.96	No information on the original cross.
Attiki (#3005)	Black Monukka (#1830)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	48.01	Validation of breeder's data.

Attila (#751)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	20/1	30.56	Validation of breeder's data.
Aubin (#291)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	37.61	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Aubin vert (#313)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.97	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Augusta (Neagu-Georgescu) (#3208)	Reine des Vignes (#1078)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	31.23	Validation of breeder's data.
Aurora blanc = CG 91-560 (#3607)	Perle de Csaba (#1069)	Reine des Vignes (#1078)	20/0	40.85	Validation of breeder's data.
Aurora faux (Collection Mendoza) (#3674)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Molinera gorda (#672)	20/0	41.77	No information on the original cross.
Autofécondation Chasselas n°59 (#3490)	Chasselas (#585)	Chasselas (#585)	20/0	46.04	Validation of breeder's data.
Autofécondation Chasselas rose n°18 (#3493)	Muscat à petits grains (#555)	Chasselas (#585)	20/0	42.39	Half validation of breeder's data.
Autofécondation Italia n°120 (#3567)	Italia = Pirovano 65 (#926)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	40.15	Validation of breeder's data.
Autofécondation Sauvignon n°106 (#3495)	Sauvignon (#300)	Sauvignon (#300)	20/0	46.63	Validation of breeder's data.
Autofécondation Syrah 1992 (#3497)	Syrah (#150)	Syrah (#150)	20/0	54.69	Validation of breeder's data.
Autofécondation Viognier 1992 (#3498)	Viognier (#189)	Viognier (#189)	20/0	44.67	Validation of breeder's data.
Autumn black (#2943)	Black Rose = H 3-47 (#1094)	Calmeria = C11-31-5 (#1096)	20/0	39	Validation of breeder's data.
Auxerrois (#279)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	29.35	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999; Regner 1998 and 2000
Azougah (#557)	Abouhou = Asserghin (#1992) F	Dedo de Dama (#2630)	20/1	33.55	
Bacchus Bidault (#801)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Cabernet franc (#324)	20/0	45.11	Invalidation of breeder's data.
Bachet (#220)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.73	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Bajor kék = Augster blau (#1580)	Goher (#2244) F	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	20/0	35.22	
Bakarka (#3008)	Kövidinka (#1578)	Kadarka (#1610)	20/0	42.71	
Bakator Tüdöszinü faux (#3244)	Blanc d'Ambre (#838) F	Madeleine Salomon = Agostenga blanc (#649)	20/0	34.89	
Balaton kincse (#2807)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Furmint (#25)	20/0	35.23	Validation of breeder's data.
Balouti (Abbaye de Latroun) (#3237)	Grenache = Garnacha (#34)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	34.96	

Balouzme = Mouhamadi (#2996)	Hunisa (#2903) F	Kaisi Roumi (#3218)	19/0	47.89	
Balsamina (Collection Oberlin) (#3009)	Muscat Saint-Laurent (#680)	Madeleine royale (#653)	20/0	41.7	
Balzac blanc (#321)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chenin (#293)	20/0	36.05	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Baral (#3105)	Cahours (#3093)	Carrasquin (#3297)	20/0	33.12	Alternative.
Baral (#3105)	Cahours (#3093)	Prieto picudo (#3309)	20/0	33.12	Alternative.
Baral (#3105)	Cahours (#3093)	Verdesse (#158)	20/0	33.12	Alternative.
Baral (#3105)	Cahours (#3093)	Fer (#353)	20/0	35.89	Alternative.
Barcello (#1511)	Amaral = Caiño longo (#1459)	Azal (#1556)	19/0	39.78	
Barlinka faux (Almeria) (#3602)	Assouad anouni (#2695)	Alphonse Lavallée (#627)	19/1	26.32	
Barone dell Aterno = Pirovano 184 (#995)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	19/0	31.52	Validation of breeder's data. Invalidation of prior publication: Myles 2011
Baserri (#2890)	Muscadelle (#333)	Gros Manseng (#421)	20/0	38.96	Validation of breeder's data.
Basile Logothetis = Pirovano 77 (#938)	Sultanine (#1566)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	32.88	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Basilikumtraube (#1600)	Pinot (#193)	Chasselas (#585)	20/1	25.23	
Bastardo do Outeiro (#3196)	Siria = Codega (#2833)	Trousseau = Bastardo (#260)	19/0	38.44	
Bastardo dos frades de Bolonio (#3375)	Gibi = Hebén (#45) F	Trousseau = Bastardo (#260)	20/0	36.62	
Bastardo espanhol (#3193)	Gibi = Hebén (#45) F	Trousseau = Bastardo (#260)	20/0	33.76	
Bastardo Magaratchskii (#1184)	Saperavi (#1734)	Trousseau = Bastardo (#260)	20/0	42.46	Validation of breeder's data.
BB 575-49 SRLH (#1564)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Gros Colman (#774)	20/1	30.64	Alternative. Half validation of breeder's data.
BB 575-49 SRLH (#1564)	Princeps = Pirovano 357 (#1043)	Gros Colman (#774)	20/1	31.32	Alternative. Half validation of breeder's data.
Beala debela (#2237)	Alba imputotato (#44) F	Prokupac (#1630)	20/0	45.39	
Beau noir (#228)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	37.04	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Beausoleil = Vidal 83 T (#2198)	Jurançon blanc (#379)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	28.99	Validation of breeder's data.
Beauty seedless (#1834)	Kichmich tcherni (#3264)	Reine des Vignes (#1078)	20/1	34.71	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; Myles 2011
Bekalny (#3150)	Koz ouzioum (#2635) F	Assyl kara (#2505)	20/0	53.2	
Belair (#3039)	Barlinka (#2225)	Alphonse Lavallée (#627)	20/1	24.9	Half validation of breeder's data.
Belle de Cegled (#1073)	Bicane (#696) F	Chasselas (#585)	20/0	37.44	Half validation of breeder's data.
Belle Denise (#3499)	Peloursin (#174)	Gueuche noir (#209)	20/0	37.1	
Bellevue (#3040)	Olivette blanche (#667) F	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	36.5	Half validation of breeder's data.

Bellino (#732)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	37.45	No information on the original cross.
Bem tabornok = Général Bem (#1082)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Gros Colman (#774)	20/0	41.88	Half validation of breeder's data.
Benicarlo (#30)	Gibi = Hebén (#45) F	Terret (#14)	20/0	32.82	
Beogradska rana (#3018)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	36.13	Half validation of breeder's data.
Best's M (#3132)	Bicane (#696) F	Muscat de Hambourg (#584)	20/1	26.15	
Bezoul el Aouda (#1904)	Abouhou = Asserghin (#1992) F	Dedo de Dama (#2630)	20/1	29.58	Alternative. Half confirmation of prior publication: El Oualkadi 2011
Bezoul el Aouda (#1904)	Abouhou = Asserghin (#1992) F	Azougah (#557)	20/1	30.96	Alternative. Confirmation of prior publication: El Oualkadi 2011
Bianera (#3180)	Terlaner (#1962) F	Valderbara (#3324)	18/1	23.44	
Biczo balint emleke (#2533)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	46.92	Validation of breeder's data.
Biczö egon (#2534)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	43.73	Validation of breeder's data.
Bidh Hamen de Rafraf (#3593)	Mayorquin = Farana (#1900)	Heptakilo (#743)	20/1	27.07	
Bien donné (#3041)	Ohanes (#1365) F	Reine des Vignes (#1078)	20/0	36.21	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Black Alicante (#754)	Black Morocco (#757) F	Verjus (#2868)	20/0	40.01	
Black Monukka (#1830)	Ichkimar (#1221) F	Sultanine (#1566)	20/0	53.24	
Black Prince (Merbein) (#3619)	Black Morocco (#757) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	42.67	
Blanc d'Ambre (#838)	Schiras Dr. Houbbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	37.83	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Vargas 2009 (on Circé mislabeled)
Blanc de Rhafsai (#2002)	Taferielt (#1905)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	20/0	38.38	
Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Bratkovina crna (#1856) F	Gyöngy feher (#2819)	20/1	27.76	
Blauburger (#2859)	Limberger = Blaufränkisch (#251)	Portugais bleu (#450)	20/0	40.59	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Sefc 1997
Boal cachudo (#3022)	Arinto do Dão (#1527)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	20/0	37.68	
Boal de Calhariz (#3583)	Arinto do Dão (#1527)	Dedo de Dama (#2630)	20/0	43.23	
Bonarda di Piava bianca (#3248)	Triumph traube (#3476)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	33.91	
Bonheur (#3025)	Barlinka (#2225)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	33.32	Validation of breeder's data.
Bonnita (#3045)	Barlinka (#2225)	Alphonse Lavallée (#627)	20/1	29.26	Validation of breeder's data.
Boriska (#2561)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kadarka (#1610)	20/0	42.09	Validation of breeder's data.
Bouaki nor (#2507)	Matrassa blanc faux (#3353) nd	Khousaïné blanc (#1227)	20/1	44.44	
Bouchereau (#2847)	Bicane (#696) F	Corinthe noir (#1802)	20/0	40.49	No information on the original cross.

Bouillet (#343)	Folle blanche (#317)	Cot = Malbec (#327)	20/0	28.66	But contradictory with parentage of cv. Folle Blanche (#317)
Bouquet Riesling (#607)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	37.9	Half validation of breeder's data.
Bouquet Sylvaner (#618)	Bouquettraube (#281)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	34.43	No information on the original cross.
Bouquettraube (#281)	Sylvaner (#270)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	32.71	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Bourdier 2-04-58 (#2936)	Chardonnay (#199)	Chenin (#293)	20/0	32.24	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Bourrisquou (#136)	Gibi = Heben (#45) F	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/0	26.31	
Bouvier (#468)	Pinot (#193)	Muscat à petits grains (#555)	20/0	37.34	No information on the original cross.
Bouysselet (#3778)	Plant de Cauzette (#3098) nd	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	41.22	
Bouzouga (#1993)	Abouhou = Asserghin (#1992) F	Dedo de Dama (#2630)	20/1	29.08	Confirmation of prior publication: El Oualkadi 2011
Breider 5-6 (#2327)	Siegerrebe = Scheu 7957 (#1196)	Siegerrebe = Scheu 7957 (#1196)	20/0	52.22	No information on the original cross.
Bronnerstraube (#2852)	Elbling (#276)	Chasselas (#585)	20/1	23.2	Invalidation of breeder's data.
Brun Fourca (#60)	Pougayen (#146) F	Best's R2 V73 (#3135)	20/0	32.92	
Bruxelloise blanche (#3124)	Madeleine angevine (#652) F	Sylvaner (#270)	20/0	39.88	
Buckland sweet water (#758)	Malvasia del Lazio (#2383)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	34.36	Alternative.No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (but not Myles 2011)
Buckland sweet water (#758)	L'Enfant trouvé (#2300)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	36.44	Alternative.No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (but not Myles 2011)
Buckland sweet water (#758)	Manharttraube blanc faux (#3662)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	36.44	Alternative.No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (but not Myles 2011)
Buckland sweet water (#758)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	39.9	Alternative.No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (but not Myles 2011)
Bulanyi (#2509)	Coarna alba (#749) F	Ekim kara faux (Collection Conegliano) (#3255)	18/1	33.16	
Cabernet Goudable (#3076)	Cabernet franc (#324)	Crouchen (#427)	20/0	37.85	
Cabernet-Malbec n°1 (#1557)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Cot = Malbec (#327)	20/0	39.89	Validation of breeder's data.
Cabernet-Malbec n°2 (#1558)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Cot = Malbec (#327)	20/0	41.84	Validation of breeder's data.
Cabernet-Malbec n°4 (#1559)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Cot = Malbec (#327)	20/0	47.31	Validation of breeder's data.
Cabernet-Sauvignon (#322)	Sauvignon (#300)	Cabernet franc (#324)	20/0	41.8	Confirmation of prior publication: Bowers 1997; Sefc 1997; Boursiquot 2009; Cipriani 2010; Myles 2011
Cabestrel (#3736)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/0	44.6	Validation of breeder's data.
Cainho branco (#1499)	Amaral = Caiño longo (#1459)	Alvarinho (#55)	20/0	41.38	
Calabre (#702)	Bicane (#696) F	Muscat à petits grains (#555)	20/0	37.51	

Calabresertraube (Collection Rodrian) (#648)	Bicane (#696) F	Pinot (#193)	20/0	33.24	No information on the original cross.
Caladoc (#2826)	Cot = Malbec (#327)	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	34.55	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Callet (#1461)	Fogoneu (#1460)	Callet Cas Concos (#3783)	20/0	38.39	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Callet Cas Concos (#3783)	Giro sardo (#2052)	Valenci blanco = Beba (#660)	20/1	26.39	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Calmeria = C11-31-5 (#1096)	Ohanes (#1365) F	Sultanine (#1566)	20/0	40.37	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; (and Myles 2011 mislabeled ?)
Calzin (#256)	Primitivo = Zinfandel (#1277)	Mondeuse (#161)	20/1	29.08	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Camaralet faux (Conservatoire de Gan) (#3673)	Cabernet franc (#324)	Courbu (#413)	20/0	47.6	
Camaraou blanc (#463)	Camaralet femelle (#425) F	Plant de Dubosc 2 (#3534)	18/0	34.75	
Camaraou femelle (#3079)	Camaralet femelle (#425) F	Courbu (#413)	17/1	23.65	
Camarate = Preto Martinho (#2170)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	34.89	
Canner seedless (#1833)	Hunisa (#2903) F	Sultanine (#1566)	20/1	39.47	Validation of breeder's data.
Cannon Hall faux (#2803)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Gros Maroc (#775)	20/0	37.45	Alternative.
Cannon Hall faux (#2803)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	38.15	Alternative.
Caralicante (#548)	Carignan (#18)	Alicante Henri Bouschet (#514)	20/0	35.23	Validation of breeder's data.
Cardinal = G 10-30 (#1095)	Reine des Vignes (#1078)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	32.81	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007; Ibañez 2009; Cipriani 2010
Carina (Australie) (#3280)	Syrah (#150)	Sultanine (#1566)	20/1	33.67	Validation of breeder's data.
Carla (#2959)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	37.21	Validation of breeder's data.
Carmenère (#323)	Moural (#3522)	Cabernet franc (#324)	20/1	34.15	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Carminoir (#3014)	Pinot (#193)	Cabernet-Sauvignon (#322)	19/0	41.74	Validation of breeder's data.
Castelão = Periquita (#1521)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	32.05	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Castets (#451)	Gros Cabernet (#1232)	Camaraou noir (#411)	20/0	47.96	
Catalan (Magaratch) (#3268)	Tolstokorii (#1985) F	Vigne de Wood (#2804)	20/0	46.04	
Catarratto bianco faux (#3177)	Nielluccio = Sangiovese (#1241)	Catarratto bianco (#1304)	20/0	45.35	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007
Ceaus roz faux (#3207)	Coarna alba (#749) F	Cruciulita (#1664)	20/0	39.2	
Cereza (#2121)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	42.1	Confirmation of prior publication: This 2006; Ibañez 2009; Myles 2011
César (#225)	Pinot (#193)	Argant (#261)	20/1	35.37	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
CG 87-746 (#3775)	Moscatel rosado (#2120) F	Beauty seedless (#1834)	14/1	29.61	Validation of breeder's data.
Chakar angour tachkentsky (#2677)	Matrassa blanc faux (#3353) nd	Khoussaïné blanc (#1227)	20/0	62.37	
Chaouch rose (#1674)	Chaouch blanc (#1673) F	Pehlivan kara = Papigi kara (#1682)	20/0	39.63	

Chaptal (#791)	Karmir Kakhani (#2278) F	Kichmich rond (#1678)	20/0	40.41	Invalidation of breeder's data.
Chardonnay (#199)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	29.35	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999; Regner 1998 and 2000
Charmont (#2948)	Chardonnay (#199)	Chasselas (#585)	20/0	36.41	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Chasan (#2801)	Pinot (#193)	Listan = Palomino fino (#28)	20/0	31.38	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007; Lacombe 2010
Chasselas des Bouches-du-Rhône (Besson) (#811)	Coarna alba (#749) F	Chasselas (#585)	20/0	29.95	Half validation of breeder's data.
Chasselas Impérial Oberlin (#624)	Blanc d'Ambre (#838) F	Ondenc (#447)	20/0	36.72	No information on the original cross.
Chasselas Queen Victoria (#3173)	Chasselas (#585)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	37.25	Half validation of breeder's data.
Chenanson (#2798)	Grenache = Garnacha (#34)	Jurançon noir (#370)	20/0	38.41	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Chirvan chakhi (#2678)	Chirvan chakhi faux (#3249) nd	Alii tierskii (#1183)	17/0	35.93	
Cilieggiolo (#1339)	Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576) F	Nielluccio = Sangiovese (#1241)	20/0	41.11	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007; Cipriani 2010
Cinsaut Bouschet (#541)	Petit Bouschet (#479)	Cinsaut (#5)	20/0	32.9	Validation of breeder's data.
Circé (#836)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	37.35	No information on the original cross.
Citronelle x Aramon (#437)	Aramon (#22)	Cinsaut (#5)	20/1	22.17	Validation of breeder's data.
Clairette Mazel (#806)	Coarna alba (#749) F	Chasselas (#585)	20/0	36.7	No information on the original cross.
Clarín (#2802)	Carignan (#18)	Cinsaut (#5)	20/0	31.42	Invalidation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Claverie coulard (#1217)	Ardonnet (#431) F	Crouchen (#427)	20/0	38.28	
Clotilde Prospero = Prospero 190 (#1990)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	35.81	Half validation of breeder's data. But the mother used by the breeder is not in the dataset
Coarna alba (#749)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Sary pandass (#2656)	20/0	35.38	Suspicious because the two parents are female
Coarna rosie (#1188)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Tsitsa Kaprei (#2471)	20/0	42.12	
Codana (#3210)	Babeasca neagra (#1226)	Cabernet-Sauvignon (#322)	20/1	30.22	Half validation of breeder's data.
Colman blanc (#792)	Black Alicante (#754)	Gros Colman (#774)	20/0	37.79	
Colombard (#318)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chenin (#293)	19/0	28	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Colonel Isioum (#3162)	Misguli kara (#2917) F	Ekim kara faux (Collection Conegliano) (#3255)	20/1	53.13	
Conca d'oro = Paulsen 152 (#1168)	Trunzo (#1350)	Chasselas (#585)	20/0	46.85	Validation of breeder's data.
Corason de Kabritte blanc (#3148)	Elbling (#276)	Muscat précoce de Saumur (#682)	17/0	24.29	

Corneille (#837)	Chasselas (#585)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	39.15	No information on the original cross.
Cornifesto (#1487)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	35.13	
Cot = Malbec (#327)	Magdeleine noire des Charentes (#3516)	Prunelard (#441)	20/1	28.21	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Cot de Chéragas (#472)	Gibi = Heben (#45) F	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/0	29.98	
Courtoisie (#407)	Humagne blanc (#361)	Clairette (#26)	20/1	22.27	
Couston (#2924)	Grenache = Garnacha (#34)	Aubun (#49)	20/0	37.31	No information on the original cross.
Crassostaphyllo (#1189)	Torrontès mendocino (#2421) F	Cot = Malbec (#327)	20/1	18.41	
Crimposie (#2243)	Beala debela (#2237) F	Zemoasa = Timpurie (#1668)	20/0	43.47	
Criolla 5 (#3129)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	39.26	
Criolla blanca (#3130)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	22.19	
Criolla grande sanjuanina (#2118)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	33.68	Confirmation of prior publication: This 2006; Tapia 2007
Crvena slaubanic (#1645)	Kauka blau (#2145) F	Muscat à petits grains (#555)	20/0	38.99	
Csomorika (#1586)	Coarna alba (#749) F	Lisztes feher (#2808)	20/0	43.42	
Cvaï gold (#3171)	Velteliner rouge précoce (#1213)	Portugais bleu (#450)	20/0	46.48	
Cypertraube (#241)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Santa Paula (#701)	20/0	33.99	
Damas blanc précoce (#3261)	Bermestia bianca (#1252) F	Madeleine Salomon = Agostenga blanc (#649)	20/0	44.83	
Dameret (#213)	Humagne blanc (#361)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/1	16.03	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Dameron (#216)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.52	Confirmation of prior publication: Bowers 1999
Danam (#2794)	Muscat de Hambourg (#584)	Dabouki (#735)	20/1	34.79	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Dan-ben-Hannah = SC 26 (#3382)	Mikveh 17 (#510)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	41.1	Validation of breeder's data.
Danlas (#2791)	Chasselas (#585)	Dabouki (#735)	20/0	42.89	Validation of breeder's data.
Danuta (#2955)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	Sultana moscata = Pirovano 75 (#936)	20/0	44.28	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005; Ibañez 2009
Daphni (#263)	Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	Assouad karech (#564)	20/0	41.17	
Daranyi Ignac (#2439)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Chasselas (#585)	20/0	37.76	Validation of breeder's data.
Datal (#2795)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	37.57	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Dauphine (#3042)	Ohanes (#1365) F	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	39.12	Half validation of breeder's data.
David = Pirovano 109 (#967)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Prodigiosa = Pirovano 59 (#920)	20/0	42.72	Validation of breeder's data.

Dawn seedless (#2875)	Perlette (#1098)	Gold (#2613)	20/0	39.36	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Deckrot = Fb 119-39 (#3463)	Pinot (#193)	Teinturier (#303)	20/0	38.76	Validation of breeder's data.
Delhro (#2827)	Perle de Csaba (#1069)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	40.18	Validation of breeder's data.
Delight (#1097)	Reine des Vignes (#1078)	Sultanine (#1566)	20/1	20.16	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; Cipriani 2010
Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Panse précoce (#659)	20/0	40.09	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Delizia gialla = Pirovano 266 (#1018)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/1	24.39	Half validation of breeder's data.
Diagalves (#1536)	Gibi = Hebén (#45) F	Dedo de Dama (#2630)	20/0	34.22	Confirmation of prior publication: El Oualkadi 2011
Diagalves faux (#3252)	Gibi = Hebén (#45) F	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	26.13	
Diamant blanc de Crimée (#3431)	Diamanttraube (#761) F	Ahmar Derani (#2628)	20/0	34.88	
Diamanttraube (#761)	Coarna alba (#749) F	Ezerjo (#1612)	20/1	21.45	
Dika II (#3194)	Diagalves (#1536)	Black Monukka (#1830)	20/1	36.31	Half validation of breeder's data. Invalidation of prior publication: El Oualkadi 2011
Dimiat (#1666)	Coarna alba (#749) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.68	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (and half Boursiquot 2004)
Diolinoir (#2969)	Robin noir = Salagnin (#155)	Pinot (#193)	19/0	39.49	Validation of breeder's data.
Djoura ousum (#2782)	Angoor Kalan (#3657) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	19/0	31.96	Invalidation of breeder's data.
Dlinnokhvosty (#2735)	Coarna alba (#749) F	Ekim kara faux (Collection Conegliano) (#3255)	19/0	45.75	
Doight du neigne (#3214)	Asswad Abou Khislé (#2995) F	Assoued kere (#1695)	20/0	54.3	
Domina = Geilweilerhof 4-25-7 (#3464)	Pinot (#193)	Portugais bleu (#450)	20/0	45.09	Validation of breeder's data.
Dona Maria = Leao Ferreira da Almeida 31-54-41 (#2530)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	44.7	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Doral (#2976)	Chardonnay (#199)	Chasselas (#585)	20/0	37.03	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Dornfelder = We S 341 (#3125)	Helfensteiner = We S 5332 (#2744)	Heroldrebe = We S 130 (#2745)	20/0	39.98	Validation of breeder's data.
Dorona di Venezia (#1336)	Bermestia bianca (#1252) F	Garganega = Grecanico (#1264)	20/0	40.3	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007
Douradinha (#409)	Amaral = Caiño longo (#1459)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	40.63	
Duc d'Anjou (#737)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	36.43	Validation of breeder's data.
Duc de Magenta (#819)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/1	25.26	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Duchess of Buccleugh (#692)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	37.78	No information on the original cross. Invalidation of prior publication: Vargas 2009

Duran (#3111)	Mourvèdre = Monastrell (#64)	Grec rouge (#669)	20/0	32.36	
Duras (#449)	Tressot (#224)	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	39.95	
Durif (#159)	Syrah (#150)	Peloursin (#174)	20/0	41.81	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Meredith 1999; (Myles 2011, mislabeled)
Early Muscat (#1970)	Reine des Vignes (#1078)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	39.25	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Ederena (#2867)	Merlot (#326)	Abouriou (#354)	20/1	28.83	Validation of breeder's data.
Efremovsky (#3155)	Coarna alba (#749) F	Plavaï (#1665)	20/0	33.79	
Egiodola (#2748)	Tinta Madeira (#1529)	Abouriou (#354)	20/0	25.94	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Ehrenfelser = Gm 9-93 (#2703)	Riesling (#274)	Knipperlé (#283)	20/0	37.99	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; (and half Grando 1998)
Ekigaina (#3030)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Tannat (#401)	20/0	41.98	Validation of breeder's data.
Elbling blauer (Dekker) (#278)	Riesling (#274)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	31.86	
Elizabeth Krasnay (#1093)	Bicane (#696) F	Org tokos (#573)	19/0	32.69	Invalidation of breeder's data.
Elul (#3383)	Calmeria = C11-31-5 (#1096)	Dabouki (#735)	20/1	35.01	Validation of breeder's data.
Emerald Riesling (#346)	Muscadelle du bordelais faux (#3075) F	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	42.79	Invalidation of breeder's data.
Emerald seedless (#2708)	Emperor (#1829)	Sultana moscata = Pirovano 75 (#936)	20/1	28.93	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Emilia = Dalmasso VI-3 (#1228)	Bicane (#696) F	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	34.56	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Emperatriz = CG 28-467 (#2974)	Sultanine (#1566)	Emperor (#1829)	20/0	35.72	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
En Kövidinkam (#771)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kövidinka (#1578)	20/0	38.35	Validation of breeder's data.
Eugenia (Allemagne) (#3122)	Bouquettraube (#281)	Chasselas (#585)	20/0	30.58	
Exalta (#2961)	Perlette (#1098)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	40.19	Validation of breeder's data.
Exotic (#2862)	Alphonse Lavallée (#627)	Ahmeur bou Ahmeur (#710)	20/0	35.86	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; (but not Myles 2011)
Ezereves Magyarország Emleke (#1075)	Chasselas (#585)	Ahmeur bou Ahmeur (#710)	20/0	32.47	Invalidation of breeder's data. Half confirmation of prior publication: Myles 2011
F. Lantini = Pirovano 263 (#1016)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/1	27.39	Validation of breeder's data.
Faberrebe = Alzey 10375 (#2706)	Chardonnay (#199)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	33.1	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Faddy zsigá dinka (#772)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	41.64	Half validation of breeder's data.

Farbfränkisch (#311)	Limberger = Blaufränkisch (#251)	Teinturier (#303)	20/0	36.16	Validation of breeder's data.
Fécondation libre Lagleyse (#3117)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/01	26.14	Half validation of breeder's data.
Feher Kövidinka (Collection Budapest) (#348)	Berbecel = Arofeher (#1660)	Papaskarasi (#2109)	20/0	43.73	
Feinriesling (#606)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	34.45	
Feinriesling faux (Collection Trier) (#3239)	Riesling (#274)	Précoce de Malingre (#656)	20/0	38.22	No information on the original cross.
Ferlé 50 = H 34-49-50 (#3197)	Ferral tamara (#2029)	Alphonse Lavallée (#627)	11/1	21.35	Validation of breeder's data.
Ferlé 76 = Leao Ferreira da Almeida 34-49-76 (#2478)	Ferlongo = H 34-49-69 (#3200)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	38.22	Half validation of breeder's data.
Ferlé de Mocammedes (#3199)	Ferral tamara (#2029)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	31.21	Validation of breeder's data.
Ferlé de Pegões = Leao Ferreira da Almeida 17-48-1 (#2476)	Ferral tamara (#2029)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	33.42	Validation of breeder's data.
Ferlongo = H 34-49-69 (#3200)	Ferral tamara (#2029)	Alphonse Lavallée (#627)	13/1	26.78	Validation of breeder's data.
Fernand rose (#623)	Précoce de Malingre (#656)	Grec rouge (#669)	20/0	32.95	
Ferradou (#3628)	Merlot (#326)	Fer (#353)	20/1	27.35	Validation of breeder's data.
Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	Uva Sogra (#3638)	Caccio di Fermo nero (#3187)	20/1	27.66	
Feteasca regala (#2247)	Feteasca alba = Leanyka (#1661)	Francuse (#2246)	20/0	39.5	Half confirmation of prior publication: Kiss 2006; Galbacs 2009
Feunate (#143)	Pougayen (#146) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	36.8	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Firnriesling (#600)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	35.06	
Fitzrebe (#1592)	Madeleine angevine (#652) F	Précoce de Malingre (#656)	20/0	40.38	No information on the original cross.
Flora (#351)	Savagnin = Traminer (#257)	Semillon (#332)	20/0	37.15	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; Myles 2011
Fogoneu (#1460)	Murescu = Escursach (#3576) F	Mancens = Giro de Baleares (#41)	20/0	42.37	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Folignan (#2977)	Folle blanche (#317)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	33.14	Validation of breeder's data.
Folle blanche (#317)	Bouillet (#343)	Baroque (#380)	20/0	29.06	Invalidation of prior publication: Boursiquot 2004 and 2009 But contradictory with parentage of cv. Bouillet (#343)
Fondo de Orza (#2521)	Huevo de gato negro (#3294) F	Muscat à petits grains (#555)	20/0	36.58	
Fontanara = Wü B 51-4-10 (#3126)	Rieslaner = Würzburg NI 11-17 (#2702)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	40.57	Validation of breeder's data.
Formosa = Pirovano 245 (#1015)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/0	34.66	Validation of breeder's data.

Foster's white seedling (#765)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	38.18	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Franc noir de la Haute-Saône (#264)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	30.07	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
François Ier (#695)	Cornet = Baude (#144)	Grec blanc de semis (#95)	20/0	35.09	No information on the original cross.
François noir (#221)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.8	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Francuse (#2246)	Alba imputotato (#44) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	37.74	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Fredericton (#818)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	19/0	33.43	No information on the original cross.
Freisamer (#2133)	Pinot (#193)	Sylvaner (#270)	20/0	40.01	Validation of breeder's data.
Froelich X 4-2 (#3123)	Madeleine angevine (#652) F	Saint-Laurent (#203)	20/0	41.21	Invalidation of breeder's data.
Frühgipfler I (#598)	Rotgipfler (#289)	Madeleine royale (#653)	20/0	37.64	Validation of breeder's data.
Frühmuskat Oberlin (#621)	Bouquettraube (#281)	Muscat précoce de Saumur (#682)	17/0	25.79	Half validation of breeder's data.
Frumoasa de Ghioroc x Cardinal (#3658)	Tompa Mihaly (#1071)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	20/1	30.38	Half validation of breeder's data.
Fruttuosa = Pirovano 27 (#893)	Teta de Vaca (#1367)	Citronelle (#840)	19/0	38.09	Validation of breeder's data.
Fulgens = Pirovano 347 (#1039)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/1	28.05	Validation of breeder's data.
Furmint (#25)	Alba imputotato (#44) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	36.27	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Fürstentraube (#2965)	Bicane (#696) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	31.47	Invalidation of breeder's data.
G. Molon = Pirovano 102 (#962)	Dorona di Venezia (#1336)	Moscato d'Adda (#868)	20/0	44.15	Invalidation of breeder's data.
Galego de Montemor (#1541)	Gibi = Hebén (#45) F	Trousseau = Bastardo (#260)	20/0	29.19	
Galotta (#3484)	Ancellota (#2049)	Gamay (#230)	20/0	45.87	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Gamaret (#2966)	Gamay (#230)	Reichensteiner (#2925)	19/0	40.99	Validation of breeder's data.
Gamay (#230)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	36.23	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Gamay blanc Gloriod (#239)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	35.81	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Ganson (#2797)	Grenache = Garnacha (#34)	Jurançon noir (#370)	20/0	38.56	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Gargollasa (#1464)	Gibi = Hebén (#45) F	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/1	19.21	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Garro = Mando (#3301)	Gibi = Hebén (#45) F	Morastel = Graciano (#9)	20/0	34.1	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Gaspard (#3107)	Gibi = Hebén (#45) F	Alicante Henri Bouschet (#514)	19/0	28.12	

Genouillet (#312)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Tressot (#224)	20/0	38.6	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Gibert (#372)	Cot = Malbec (#327)	Colombaud = Bouteillan blanc (#96)	20/0	43.85	
Gibraltar noir (Collection Oberlin) (#3269)	Black Morocco (#757) F	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	35.57	No information on the original cross.
Gildé (#793)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Gros Colman (#774)	20/1	34.49	Half validation of breeder's data.
Glacière (#700)	Bermestia bianca (#1252) F	Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	20/1	26.47	
Gloria Hungariae (#2138)	Ezereves Magyarorszag Emleke (#1075)	Thallosy Lajos muskotaly = Muscat Thallosy (#1087)	20/0	37.54	Validation of breeder's data.
Goher (#2244)	Alba imputotato (#44) F	Liztes feher (#2808)	20/0	39.7	
Golden Ambro (#2442)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	35.07	
Golden Hambourg (#3128)	Bicane (#696) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	35.3	Invalidation of breeder's data.
Goldriesling (#597)	Riesling (#274)	Précoce de Malingre (#656)	20/1	17.07	Half validation of breeder's data. Half confirmation of prior publication: Regner 2001
Gora Chirine faux (#3258)	Sultanine (#1566)	Ozaan Daii (#2075)	20/0	36.63	Alternative.
Gora Chirine faux (#3258)	Sultanine (#1566)	Kishmish vatkana (#3773)	19/0	36.73	Alternative.
Gora Chirine faux (#3258)	Sultanine (#1566)	Askéri (#2280)	20/0	38.71	Alternative.
Gora Chirine faux (#3258)	Sultanine (#1566)	Rouchaki (#2783)	20/0	40.1	Alternative.
Gora Chirine faux (#3258)	Sultanine (#1566)	Sultanine (#1566)	20/0	45.64	Alternative. Suspicious due to seedlessness of Sultanine
Gouveio (Verdelho) (#296)	Savagnin = Traminer (#257)	Castellana blanca (#3797)	20/0	43.68	
Goyura (#2840)	Sultanine (#1566)	Muscat d'Alexandrie (#308)	19/0	42.12	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Gradiska = Moranet (#816)	Bicane (#696) F	Chasselas (#585)	20/0	35.71	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Gramon (#2799)	Aramon (#22)	Grenache = Garnacha (#34)	20/1	27.14	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Grand Noir de la Calmette (#481)	Petit Bouschet (#479)	Morrastel = Graciano (#9)	20/0	32	Half validation of breeder's data.
Granoir (#2967)	Gamay (#230)	Reichensteiner (#2925)	20/0	41.9	Validation of breeder's data.
Greca (#3211)	Bicane (#696) F	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	30.34	Validation of breeder's data.
Greco nero (#1274)	Terrano (#1293)	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	39.2	
Grillo (#1306)	Catarratto bianco (#1304)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	33.4	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007; Cipriani 2010; (and half Maitti 2006)
Grocanka (#3637)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	38.21	Validation of breeder's data.
Gros Bec (#292)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	30.39	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2004; Di Vecchi 2006

Gros Cabernet (#1232)	Txakoli (#1223)	Fer (#353)	20/1	32.29	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Gros Colman (#774)	Furjmony feher (#2134) F	Kadarka (#1610)	20/0	39.07	
Gros Courbu de semis (#3078)	Aouillat (#403) F	Courbu (#413)	20/0	46.47	
Gros Manseng de Lucq (#419)	Cabernet franc (#324)	Gros Manseng (#421)	20/0	48.61	
Gros Mansois (#1220)	Cahours (#3093)	Fer (#353)	20/0	42.09	
Gros Maroc (#775)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	39.37	
Gros Péjac (#366)	Bouchalès (#358)	Valdiguié pissairé (#369)	20/0	38.91	
Grosse Jacquère (#165)	Grain (#3112)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	32.18	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Grosse Roussette (#172)	Altesse (#167)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/1	24.61	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Guignard de Saintours (#391)	Magdeleine noire des Charentes (#3516)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	43.72	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Guillemot (#396)	Manseng noir (#420)	Verjus (#2868)	20/0	39.16	
Guinrinsky (#3437)	Braghina = Dinka vörös (#1670) F	Berbecel = Aprofheher (#1660)	20/1	27.49	
Guzal Kara (#3276)	Katta-kourgan (#556) F	Gros Colman (#774)	20/0	48.93	Validation of breeder's data.
Gyöngy szőlő (#2820)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Aïn el Bouma (#1901)	20/0	36.7	
Hängling blau (Collection Oberlin) (#3465)	Pinot (#193)	Pinot (#193)	20/0	44.6	
Hegedüs Sandor (#2562)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	46.96	Validation of breeder's data.
Hegoa (#3819)	Savagnin = Traminer (#257)	Petit Courbu (#394)	20/0	46.09	Half validation of breeder's data.
Helfensteiner = We S 5332 (#2744)	Pinot (#193)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	35.38	Validation of breeder's data.
Heroldrebe = We S 130 (#2745)	Limberger = Blaufränkisch (#251)	Portugais bleu (#450)	20/0	50.9	Validation of breeder's data.
Hölder = We S 397 (#3467)	Pinot (#193)	Riesling (#274)	20/0	29.78	Validation of breeder's data.
Hosszunyelu (#2865)	Braghina = Dinka vörös (#1670) F	Lisztés feher (#2808)	20/0	46.48	
Houssein rouge (#3260)	Negru mare (#2460) F	Khoussainé blanc (#1227)	20/0	46.84	
Huxelrebe = Alzey 3962 (#2704)	Elbling (#276)	Muscat précoce de Saumur (#682)	16/0	21.87	Invalidation of breeder's data.
Icod de los Vinos (#2905)	Negra mole = Mollar (#1471)	Listan = Palomino fino (#28)	20/0	43.09	
Ida (#1418)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	43.42	Validation of breeder's data.
Ignea = Pirovano 185 (#996)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/1	27.43	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Impero = Pirovano 264 (#1017)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	17/1	24.57	Validation of breeder's data.

Irsay Oliver (#1448)	Perle de Csaba (#1069)	Pozsonyi feher (#2174)	20/0	37.28	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Kiss 2006; Galbacs 2009
Isa (#2978)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Gloria Hungariae (#2138)	20/0	39.74	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Italia = Pirovano 65 (#926)	Bicane (#696) F	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	34.32	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Crespan 1999; Ibañez 2009; Cipriani 2010; (but not Myles 2011)
Ithaki (#2906)	Reine des Vignes (#1078)	Cinsaut (#5)	20/0	33.35	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Ivan (#2419)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	20/1	27.52	Validation of breeder's data.
Jaen negro (#1386)	Mission = Pais (#1827)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	20/0	34.33	Confirmation of prior publication: This 2006
Javor gross (#2143)	Alba imputotato (#44) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	36.2	
Jean Bernath (#1091)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kadarka (#1610)	20/0	42.19	Validation of breeder's data.
Jean Macé (#10)	Gordin = Alimchak (#2249)	Madeleine royale (#653)	17/0	33.67	Half validation of breeder's data.
Jo Rizling (#2563)	Riesling italico (#1243)	Chasselas (#585)	20/0	44.16	Invalidation of breeder's data.
Joubertin (#154)	Persan (#164)	Peloursin (#174)	20/0	38.18	Confirmation of prior publication: IFV 2007
Jubileum 75 = K 11 (#3445)	Kövidinka (#1578)	Savagnin = Traminer (#257)	19/1	20.36	Invalidation of breeder's data.
Julius Caesar (#1705)	Perle de Csaba (#1069)	Chasselas (#585)	20/1	30.01	Validation of breeder's data.
Jurançon blanc (#379)	Folle blanche (#317)	Prueras (#320)	20/0	33.5	Invalidation of prior publication: Boursiquot 2004
Jurançon noir (#370)	Folle blanche (#317)	Cot = Malbec (#327)	20/0	37.42	Confirmation of prior publication: IFV 2007
Kadarka (#1610)	Totika (#3455)	Papaskarasi (#2109)	20/0	39.66	But contradictory with parentage of cv. Totika (#3455)
Kaisermuskat (#613)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	39.24	Validation of breeder's data.
Kandahar (#2908)	Katta-kourgan (#556) F	Sultanine (#1566)	20/0	50.25	
Kanzler = Alzey 3983 (#2707)	Sylvaner (#270)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	35.15	Validation of breeder's data.
Karasakis faux (#3288)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	37.01	
Karmir Kakhani (#2278)	Tana kouzy (#2661) nd	Sevan (#2784)	19/1	31.59	
Karmraiute (#3648)	Adissi (#2114)	Petit Bouschet (#479)	20/1	42.91	Half validation of breeder's data.
Katta Kurgan x Perletta 15-42 (#3655)	Katta-kourgan (#556) F	Perlette (#1098)	20/0	43.15	Validation of breeder's data.
Kecskemeti izes (#2536)	Pozsonyi feher (#2174)	Hosszunyelu (#2865)	20/0	41.67	Validation of breeder's data.
Kecskemeti rizling (#1758)	Pozsonyi feher (#2174)	Hosszunyelu (#2865)	20/0	37.84	Validation of breeder's data.
Kék Kadarka (#3446)	Furjmony feher (#2134) F	Kadarka (#1610)	20/0	42.53	
Kékmedoc (#2878)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	37.59	
Kerner = We S 25-30 (#2743)	Riesling (#274)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	33.66	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Grando 1998; Cipriani 2010; Myles 2011
Kibraïski (#2781)	Chaouch blanc (#1673) F	Kichmich tcherni (#3264)	20/1	42.13	
Kichmich chichraou (#2773)	Angoor Kalan (#3657) F	Kichmich tcherni (#3264)	19/1	31.95	Half confirmation of prior publication: Myles 2011

Kincsem (#1944)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kövidinka (#1578)	20/1	30.5	Validation of breeder's data.
Kishmish vatkana (#3773)	Vassarga tchernaia (#2510) F	Sultanine (#1566)	19/0	37.67	Half confirmation of prior publication: Coleman 2010, and confirmed by UC Davis result (S. Riaz, personal communication)
Kizil sapak faux (#746)	Kara Uzyum Nukhurskii (#3154) F	Ak chekerek (#2898)	20/1	50.28	
Kizil Yakdona (#3432)	Tagobi (#2659) F	Khousainé blanc (#1227)	20/0	57.07	
Kleinrauschling (#3656)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	36.51	
Knipperlé (#283)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	29.58	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Knipperlé précoce faux (#3512)	Knipperlé (#283)	Knipperlé (#283)	20/0	37.14	
Knipperlé tardif faux (#3513)	Knipperlé (#283)	Knipperlé (#283)	20/0	43.06	
Kocsis Irma (#1969)	Ezereves Magyarország Emleke (#1075)	Thallosy Lajos muskotaly = Muscat Thallosy (#1087)	20/0	33.27	Validation of breeder's data.
Kocsis Pal szilvanija (#2821)	Tompa Mihaly (#1071)	Furmint (#25)	20/0	40.39	Invalidation of breeder's data.
Kocsis Sandor (#2535)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/1	29.77	Validation of breeder's data.
Kok khabakh (#3163)	Madeleine angevine (#652) F	Naosé (#1741)	20/0	35.07	
Königstraube faux (#3664)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.53	
Kosorotovskii (#2636)	Coarna alba (#749) F	Plavaï (#1665)	20/0	40.22	Half validation of breeder's data.
Kosovska rana (#3641)	Bouvier (#468)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	41.13	Half validation of breeder's data.
Kourtseite aganin isioum (#3434)	Taschly (#1182) F	Schabasche (#1185)	20/0	43.84	
Kovacs Kreger (#3447)	Coarna alba (#749) F	Furmint (#25)	20/0	32.38	
Köver Szölö faux (#3174)	Alba imputotato (#44) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	42.13	
Kurtelaska (#1640)	Bombino bianco (#1341)	Mostosa = Empibotte bianco (#2054)	20/0	37.92	
La Rochelle (#3043)	Barlinka (#2225)	Alphonse Lavallée (#627)	20/0	37.3	Validation of breeder's data.
Lacrima di Maria (#1967)	Graeco (#3224)	Heptakilo (#743)	20/0	43.6	
Lady Downe's seedling (#777)	Black Morocco (#757) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	41.32	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Lafayette (#7)	Gordin = Alimchak (#2249)	Madeleine royale (#653)	20/0	40.12	Invalidation of breeder's data.
Lagauzère C (#2019)	Semillon (#332)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	31.01	Validation of breeder's data.
Lagrein (#1287)	Teroldego (#1236)	Urban blau = Schiava gentile (#1585)	19/0	33.88	Confirmation of prior publication: Cipriani 2010; (and half Vouillamoz 2006)

Latina = Pirovano 711 (#2269)	Italia = Pirovano 65 (#926)	Angelo Longo = Pirovano 101 (#961)	20/0	34.63	Validation of breeder's data.
L'Enfant trouvé (#2300)	Chasselas (#585)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	36.73	No information on the original cross.
Lesz meg hazam (#2565)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kövidinka (#1578)	20/1	22.59	Validation of breeder's data.
Lignan (#646)	Bermestia bianca (#1252) F	Madeleine Salomon = Agostenga blanc (#649)	20/0	46	
Liliorila (#2749)	Chardonnay (#199)	Baroque (#380)	20/0	37.47	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Linné (#694)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	38.73	No information on the original cross.
Littorio = Pirovano 90 (#950)	Verdea (#1258)	Dorona di Venezia (#1336)	20/0	36.41	Half validation of breeder's data.
Lival (#2790)	Alphonse Lavallée (#627)	Lignan (#646)	20/0	41.36	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Lombardia = Pirovano 353 (#1042)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	40.74	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Louali (#2165)	Oul b'Ouzgueur (#1896) F	Chikki (#460)	20/0	40.64	Confirmation of prior publication: Riahi 2010
Louissette (#3514)	Riesling (#274)	Précoce de Malingre (#656)	20/0	32.15	Half validation of breeder's data.
Loureiro (#1538)	Amaral = Caiño longo (#1459)	Espadeiro branco = Branco escola (#2132)	17/1	33.24	
Lucien Baltet (#724)	Gamay (#230)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	33.09	No information on the original cross.
Macabeu (#46)	Gibi = Hebén (#45) F	Brustiano faux (Collection Parc de la Tête d'Or) (#120)	20/0	36.76	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Madeleine angevine (#652)	Blanc d'Ambre (#838) F	Madeleine royale (#653)	20/0	36.45	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007; (Vargas 2009)
Madeleine angevine Oberlin (#622)	Madeleine angevine (#652) F	Bouquettraube (#281)	20/0	38.83	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Madeleine Céline (#3515)	Madeleine angevine (#652) F	Précoce de Malingre (#656)	20/0	36.72	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Madeleine de Clermont (#2233)	Madeleine angevine (#652) F	Chasselas (#585)	20/0	41.79	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Madeleine royale (#653)	Pinot (#193)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	33.18	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007; Ibañez 2009; Vouillamoz 2010
Madeleine Sämling 18 (#655)	Madeleine angevine (#652) F	Riesling (#274)	20/0	39.28	Half validation of breeder's data.
Madina (#2956)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Sultanine (#1566)	20/1	20.54	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Magliocco (#1289)	Susumaniello (#2056)	Nerello Cappuccio faux (Regalbuto) (#3720)	20/0	39.41	

Mai (#3407)	Chaouch blanc (#1673) F	Madeleine angevine Oberlin (#622)	20/0	44	Half validation of breeder's data.
Mai 10 = Plovdiv II-6-30 (#3408)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	38.25	Validation of breeder's data.
Mai 3 = Plovdiv II-6-16 (#3409)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	35.55	Validation of breeder's data.
Maingonnat 27 L1 (#2012)	Mayorquin = Farana (#1900)	Panse précoce (#659)	20/0	37.54	Validation of breeder's data.
Maingonnat 3 L 1 (#2543)	Brustiano faux (Collection Parc de la Tête d'Or) (#120)	Mayorquin = Farana (#1900)	20/0	40.85	Half validation of breeder's data.
Maingonnat 36 L 2 (#675)	Mayorquin = Farana (#1900)	Clairette (#26)	20/1	26.16	Validation of breeder's data.
Maingonnat 36 L 4 (#674)	Mayorquin = Farana (#1900)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	34.97	Validation of breeder's data.
Maingonnat 7 L 1 (#2544)	Brustiano faux (Collection Parc de la Tête d'Or) (#120)	Mayorquin = Farana (#1900)	20/0	32.92	Half validation of breeder's data.
Maingonnat Beldi x Ugni blanc (#2332)	Mayorquin = Farana (#1900)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	33.9	Validation of breeder's data.
Malaga II (Dumas) (#2570)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	59.29	No information on the original cross.
Malpé (#453)	Cahours (#3093)	Fer (#353)	20/0	32.64	
Malvar (#1371)	Gibi = Hebé (#45) F	Tortozon (#1362)	20/0	40.46	
Malvasia de Colares (#3585)	Gibi = Hebé (#45) F	Amaral = Caiño longo (#1459)	20/0	34.24	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Malvasia del Lazio (#2383)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	37.98	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Malvasia nera di Brindisi (#2384)	Negro amaro (#1276)	Malvasia del Chianti (#1352)	19/0	39.6	Confirmation of prior publication: Crespan 2008; Cipriani 2010
Malvasia Rasteiro = Mantheudo (#1544)	Arinto do Dão (#1527)	Siria = Codega (#2833)	20/0	42.12	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Malvasia-Moscatel Fonte Grande (#1176)	Malvasia Rasteiro = Mantheudo (#1544)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	44.69	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Malvina (#3054)	Sultanine (#1566)	Aramon (#22)	20/0	35.99	No information on the original cross.
Malvoisie de Madera (Collection Oberlin) (#3586)	Black Morocco (#757) F	Yapincak (#2768)	20/1	41.96	
Mamelon (#738)	Chaptal (#791) F	Chasselas (#585)	20/0	33.91	No information on the original cross.
Mandrègue (#464)	Black Morocco (#757) F	Corteza nera (#3192)	20/1	27.11	
Manharttraube blanc faux (#3662)	Chasselas (#585)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/1	19.28	
Mansonnet (#102)	Ribier noir (#133)	Grec blanc de semis (#95)	20/0	36.08	
Manto negro (#3299)	Sabaté (#1462)	Callet Cas Concos (#3783)	20/1	28.11	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Manzoni 2-15 (#677)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kövidinka (#1578)	20/0	41.46	Invalidation of breeder's data. Invalidation of prior publication: Cipriani 2010
Manzoni 3-26 (#678)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	Lignan (#646)	14/1	24.62	Validation of breeder's data.

Manzoni rosa = Manzoni 1-50 (#676)	Savagnin = Traminer (#257)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	33.81	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Cipriani 2010
Maréchal Bosquet (#821)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	39.87	No information on the original cross.
Maren (#3182)	Negrara trentina (#1290)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	20/0	33.26	
Maria Pirovano = Pirovano 165 (#988)	Sultanine (#1566)	Muscat d'Alexandrie (#308)	19/1	31.73	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; Myles 2011
Mariensteiner = Würzburg B 51-7-3 (#2699)	Sylvaner (#270)	Müller-Thurgau (#290)	18/1	26.39	Half validation of breeder's data.
Mario Mariani = Pirovano 276 (#1019)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/0	33.38	Half validation of breeder's data.
Marsanne de Pays (#149)	Pouyayen (#146) F	Plant de Mavault (Guirault) (#3081)	20/0	34.53	
Marselan (#2960)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	44.15	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005; Lacombe 2010
Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Chasselas (#585)	20/0	39.15	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009; Cipriani 2010; Myles 2011
Mathilde (Collection Trèves) (#3468)	Bouquettraube (#281)	Madeleine royale (#653)	20/0	36.4	
Matilde (#2916)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	31.68	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Zulini 2002; Cipriani 2010
Melbento (#1172)	Tamarez (#1546)	Muscat d'Alexandrie (#308)	17/1	30.61	Validation of breeder's data.
Melon (#315)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.64	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999; Regner 1998 and 2000
Menna di vacca bianca (#3189)	Triumph traube (#3476)	Foster's white seedling (#765)	20/0	31.81	
Merlinot (#3518)	Plant de Chaufonds 53 (Fardeau) (#3082)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/1	23.42	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Merlot (#326)	Magdeleine noire des Charentes (#3516)	Cabernet franc (#324)	20/0	50.14	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Merlot blanc (#339)	Folle blanche (#317)	Merlot (#326)	20/0	45.13	Confirmation of prior publication: IFV 2007; Boursiquot 2009
Merseguera (#1360)	Gibi = Heben (#45) F	Tortozon (#1362)	20/0	38.63	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Meslier noir (#417)	Gamay (#230)	Petit Meslier (#399)	20/0	38.43	
Meslier Saint-François (#397)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chenin (#293)	20/0	29.58	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Métis Clerc (#2328)	Pinot (#193)	Poulsard (#252)	20/0	37.71	Validation of breeder's data.
Mezi (#268)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	28.93	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2004; Di Vecchi 2006
Michele Palieri = Palieri 5 (#2770)	Alphonse Lavallée (#627)	Molinera gorda (#672)	20/0	39.03	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009 (misabeled ?); Cipriani 2010 (synonym)

Mikveh 17 (#510)	Balouti (#1690)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	47.64	Validation of breeder's data.
Milgranet (#436)	Négret du Tarn (#3525)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.64	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Milton (#817)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	31.9	No information on the original cross.
Mireille (#2713)	Perle de Csaba (#1069)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	37.52	Validation of breeder's data.
Mirni (#2786)	Katta-kourgan (#556) F	Pobeda (#2653)	20/0	43.63	Half validation of breeder's data.
Mischung = Kakourdess biely (#734)	Noir de Crimée faux (#3262)	Kokour bely (#1733)	20/0	41.42	
Misket Trakijshi (#3140)	Perle de Csaba (#1069)	Dimiat (#1666)	20/0	37.8	Validation of breeder's data.
Moldovanka (#2779)	Darkaia noir (#728) F	Tsitsa Kaprei (#2471)	20/0	46.35	Half validation of breeder's data.
Molette (#168)	Gringet (#1551)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.12	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Monbadon (#76)	Folle blanche (#317)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	30.99	
Mondeuse (#161)	Mondeuse blanche (#176)	Tressot (#224)	19/1	33.23	
Monerac (#2800)	Aramon (#22)	Grenache = Garnacha (#34)	20/0	37.35	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Montagna = Würzburg B 51-4-5 (#3469)	Rieslaner = Würzburg NI 11-17 (#2702)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	35.4	Validation of breeder's data.
Monte d'oro = Pirovano 240 (#1012)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/1	25.38	Validation of breeder's data.
Montuonico (#1330)	Fogarina (#2048)	Argant (#261)	20/0	43.34	
Moravia dulce (#3580)	Mourisco tinto = Marufo (#1489) F	Valenci blanco = Beba (#660)	20/0	31.33	
Moreto (#1552)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	36.26	
Moriot Muskat = Geilweilerhof I-28-30 (#2728)	Sylvaner (#270)	Muscat à petits grains (#555)	20/0	36.78	Half validation of breeder's data.
Morrastel Bouschet (#496)	Carignan (#18)	Petit Bouschet (#479)	20/0	29.26	Half validation of breeder's data.
Moscatel de Camarate (#1173)	Tamarez (#1546)	Muscat d'Alexandrie (#308)	19/1	23.57	Validation of breeder's data.
Moscatel de Oeiras (#3198)	Diagalves (#1536)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	36.91	Validation of breeder's data.
Moscatel de San Ildefonso (#1174)	Tamarez (#1546)	Muscat d'Alexandrie (#308)	9/1	14.83	Validation of breeder's data.
Moscatel Dr Soares Franco (#1175)	Tamarez (#1546)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	27.95	Validation of breeder's data.
Moscatel Natividade (#3587)	Diagalves (#1536)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	44.08	Validation of breeder's data.
Moscatel rosa = Leao Ferreira da Almeida 37-51-15 (#2479)	Ferral tamara (#2029)	Muscat de Hambourg (#584)	20/1	26.26	Validation of breeder's data.
Moscattello selvatico (#3644)	Bombino bianco (#1341)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	41.21	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Moscato Tiammor = Pirovano 672 (#2337)	Pirovano 190 (#1225)	Principessa di Piemonte = Pirovano 108 (#966)	20/0	40.34	Invalidation of breeder's data.
Mouchketny (#2739)	Bekalny (#3150) F	Plavaï (#1665)	20/0	36.76	

Mouchketny faux (Collection Soares Franco) (#3354)	Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576) F	Muscat d'Eisenstadt (#687)	18/0	35.12	
Mourisco de Semente (#1502)	Mourisco tinto = Marufo (#1489) F	Borraçal (#1497)	20/0	38.93	
Mourtaou (#2968)	Plant de Pedebornade 4 (#3101)	Moural (#3522)	20/1	24.26	
Mourtès (#400)	Magdeleine noire des Charentes (#3516)	Penouille (#349)	20/0	37.64	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2009
Mourvaison (#72)	Pougayen (#146) F	Aubun (#49)	20/0	32.03	
Mulata = Leao Ferreira da Almeida 11-48-49 (#2484)	Castelão = Periquita (#1521)	Alicante Henri Bouschet (#514)	20/0	36.97	Validation of breeder's data.
Müller-Thurgau (#290)	Riesling (#274)	Madeleine royale (#653)	20/0	34.9	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Dettweiler 2000
Munkatsy Jozsef Muskotaly (#2256)	Diamanttraube (#761) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	26.35	Validation of breeder's data.
Mureto (#1539)	Pardina = Jaen blanco (#1963)	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	37.67	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Muscat bifère (#561)	Bicane (#696) F	Muscat à petits grains (#555)	20/0	39.2	
Muscat Bouschet (#539)	Petit Bouschet (#479)	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	33.9	Half validation of breeder's data.
Muscat cendré (#2975)	Pinot (#193)	Muscat Ottonel (#280)	20/0	40.92	Validation of breeder's data.
Muscat d'Alexandrie (#308)	Muscat à petits grains (#555)	Heptakilo (#743)	20/0	45.3	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; Cipriani 2011 (under the local Sardinian synonym Axina de tres bias); (but not Mvles 2011)
Muscat de Hambourg (#584)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	37.59	Confirmation of prior publication: Crespan 2003; Ibañez 2009; Myles 2011
Muscat de Roussé (#2963)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	35.33	Validation of breeder's data.
Muscat d'Istamboul (#398)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Valenci blanco = Beba (#660)	20/0	45.24	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Muscat doré de semis (Collection Oppenheim) (#3470)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	33.37	No information on the original cross.
Muscat d'Ouzbekistan (#2647)	Katta-kourgan (#556) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	39.39	Validation of breeder's data.
Muscat fleur d'oranger (#570)	Muscat à petits grains (#555)	Chasselas (#585)	20/0	36.41	Confirmation of prior publication: Schneider 2008; (and half Crespan 2001)
Muscat gris de la Calmette (#540)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/1	27.95	Validation of breeder's data.
Muscat Laserelle (#685)	Chasselas (#585)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/1	29.85	
Muscat Lierval (#679)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	37.83	No information on the original cross.
Muscat Madresfield Court (#690)	Black Morocco (#757) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	38.16	Validation of breeder's data.
Muscat Mikveh (#1171)	Verico (#1753)	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	41.43	Invalidation of breeder's data.

Muscat Oberlin (#620)	Bouquettraube (#281)	Muscat précoce de Saumur (#682)	17/0	33.05	No information on the original cross.
Muscat Ottonel (#280)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	37.44	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007
Muscat Paulsen = Paulsen 122 (#1164)	Ezereves Magyarorszag Emleke (#1075)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	36.33	Invalidation of breeder's data.
Muscat Pince's black (#689)	Black Morocco (#757) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	37.66	No information on the original cross.
Muscat précoce de Saumur (#682)	Pinot (#193)	Muscat à petits grains (#555)	17/1	20.72	Half validation of breeder's data.
Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576)	Sciaccarello = Mammolo (#125)	Muscat à petits grains (#555)	20/0	33.38	Confirmation of prior publication: Di Vecchi 2007; Cipriani 2010
Muscat Saint-Laurent (#680)	Chasselas (#585)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	40.99	No information on the original cross.
Muscat seedless (#3603)	Perlette (#1098)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	31.55	Validation of breeder's data.
Muscat Susanna (#3653)	Madeleine angevine (#652) F	Muscat à petits grains (#555)	20/0	40.19	Validation of breeder's data.
Muscat Vira (#2646)	Muscat à petits grains (#555)	Muscat de Hambourg (#584)	20/1	28.48	Validation of breeder's data.
Muskat blume (#615)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	39.19	Validation of breeder's data.
Muskat bouquet (#610)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	38.02	Validation of breeder's data.
Narince (#2108)	Dimrit (Collection Pleven) (#3253)	Kalecik siyahi (#2097)	20/0	48.26	
Nava = Spiegel-Roy 3/70-28 (#3594)	Alphonse Lavallée (#627)	Dabouki (#735)	20/1	28.46	Validation of breeder's data.
Nedelcsev magvatlana (#2569)	Sultanina de Bulgarie (#2774)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	36.45	Validation of breeder's data.
Négral (#360)	Fer (#353)	Prunelard (#441)	20/0	33.28	
Négret castrais (#1222)	Mauzac (#443)	Morristel = Graciano (#9)	20/0	39.79	
Négret de Banhars (#3068)	Fer (#353)	Manseng noir (#420)	20/0	34.02	
Netter (#2171)	Muscat de Hambourg (#584)	Dabouki (#735)	20/0	43.46	Validation of breeder's data.
Neuburger (#2172)	Sylvaner (#270)	Velteliner rouge (#284)	20/1	34.62	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Sefc 1997 and 1998
Nielluccio = Sangiovese (#1241)	Gaglioppo (#2372)	Foglia tonda (#2370)	20/0	37.21	Alternative. Invalidation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007; Vouillamoz 2007b; Crespan 2008 But additional SSR published by Crespan 2008 do not confirm this hypothesis
Nielluccio = Sangiovese (#1241)	Frappato di Vittoria (#1318)	Foglia tonda (#2370)	20/0	37.9	Alternative. Invalidation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007; Vouillamoz 2007b; Crespan 2008 But additional SSR published by Crespan 2008 do not confirm this hypothesis
Nincusa (#1648)	Plavac Mali (#3144)	Bombino bianco (#1341)	20/0	37.67	
Nobling = 128-40 Fribourg (#2919)	Sylvaner (#270)	Chasselas (#585)	20/0	33.21	Validation of breeder's data.
Noir Glady (#805)	Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576) F	Pinot (#193)	20/0	32.04	No information on the original cross.

Noir hâtif de Marseille (#684)	Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576) F	Pinot (#193)	20/0	32.2	No information on the original cross.
Noria (#3777)	Ezerjo (#1612)	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	36.76	Invalidation of breeder's data.
Nouveau Gibraltar (#3527)	Grec rouge (#669)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	35.1	No information on the original cross.
Nuno gomes (#2257)	Gibi = Hebén (#45) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	38.46	
Odesskii chernyi (#2689)	Cabernet-Sauvignon (#322)	Alicante Henri Bouschet (#514)	20/0	38.64	Validation of breeder's data.
Odjou batak (#2775)	Muscate (Collection Ravaz) (#3420) F	Beylerce (#2095)	20/0	37.66	
Odola (#2750)	Cot = Malbec (#327)	Baroque (#380)	15/1	21.83	Validation of breeder's data.
Okatac (#1650)	Plavac Mali (#3144)	Vugava (#1652)	20/0	34.66	
Oktiabrsky (#2854)	Angoor Kalan (#3657) F	Glacière (#700)	19/0	32.84	Invalidation of breeder's data.
Olasz kadarka (#2920)	Goher (#2244) F	Öreg Kadarka (#3448)	20/0	44.87	Alternative.
Olasz kadarka (#2920)	Goher (#2244) F	Kadarka (#1610)	20/0	46.26	Alternative.
Olasz Korai (#2910)	Diamanttraube (#761) F	Pinot (#193)	20/0	34.71	
Olho de cocco (#2489)	Grenache = Garnacha (#34)	Plant droit (#66)	20/0	39.73	
Olivette Barthelet (#697)	Olivette blanche (#667) F	Valenci blanco = Beba (#660)	20/0	31.98	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Onchette (#173)	Chatus (#129)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/1	23.41	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Opsimo Edessis (#1769)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	20/1	26.35	
Orangetraube (#1569)	Pinot (#193)	Chasselas (#585)	20/1	28.26	
Org tokos (#573)	Muscat rouge de Madère = Moscato violetto (#576) F	Précoce de Malingre (#656)	19/1	18.15	
Orlovi nokti (#2461)	Rosa menna di vacca (#1662) F	Teta de Vaca (#1367)	19/0	47.46	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Ornove (#2331)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	40.68	No information on the original cross.
Örökké piros (#2567)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Aïn el Bouma (#1901)	20/0	34.51	Half validation of breeder's data.
Ortega = Würzburg B 48-21-4 (#2701)	Siegerrebe = Scheu 7957 (#1196)	Müller-Thurgau (#290)	20/1	28.97	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Osteiner (#3471)	Sylvaner (#270)	Riesling (#274)	20/0	42.84	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Ötfürtü (#2537)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/1	29.65	Validation of breeder's data.
Ozana (#3652)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	38.6	Invalidation of breeder's data.
Padeiro de Basto (#2922)	Gibi = Hebén (#45) F	Vinhão = Souzao (#1483)	20/0	40.58	
Palava (#3635)	Savagnin = Traminer (#257)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	41.69	Validation of breeder's data.
Palestina Oberlin I (#851)	Bicane (#696) F	Lignan (#646)	20/0	36.11	Invalidation of breeder's data.

Pannonia kincse (#2559)	Belle de Cegled (#1073)	Reine des Vignes (#1078)	20/0	39.9	Validation of breeder's data.
Panse précoce (#659)	Bicane (#696) F	Pascal (#91)	20/1	22.77	Confirmation of prior publication: IFV 2007
Papaskarasi (#2109)	Alba imputotato (#44) F	Prokupac (#1630)	20/0	41.05	
Pardina = Pirovano 130 (#975)	Black Monukka (#1830)	Citronelle (#840)	20/0	41.73	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Pascale di Cagliari (#2051)	Gibi = Heben (#45) F	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/0	31.66	
Pasiga = CG 26-858 (#3057)	Sultanine (#1566)	Alphonse Lavallée (#627)	20/1	27.55	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Patagonia = EX 15 (#3058)	Sultanine (#1566)	Valenci blanco = Beba (#660)	20/1	23.5	No information on the original cross.
Pécsi Szagos (#1588)	Coarna alba (#749) F	Muscat à petits grains (#555)	20/1	26.16	
Pedro Gimenez faux (#3059)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	35.45	
Perdea (#2751)	Chardonnay (#199)	Raffiat de Moncade (#405)	20/0	30.96	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Pergrandis = Pirovano 388 (#1050)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Chasselas (#585)	20/1	30.03	Invalidation of breeder's data.
Perlaut (#2793)	Perle de Csaba (#1069)	Cinsaut (#5)	20/0	35.84	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Perle = Scheu 3951 (#1195)	Savagnin = Traminer (#257)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	43.1	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Perle de Csaba (#1069)	Madeleine angevine (#652) F	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	35.76	Invalidation of breeder's data. Confirmation of prior publication: IFV 2007; (and half Kiss 2006; Galbacs 2009)
Perlette (#1098)	Reine des Vignes (#1078)	Sultanine (#1566)	20/1	23.85	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; Cipriani 2010; Myles 2011
Perlon = CG 89-878 (#3060)	Perlette (#1098)	Emperor (#1829)	20/0	37.65	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Perlona = Pirovano 54 (#915)	Bicane (#696) F	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	28.52	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Pervenetz praskovejsky (#2651)	Guirah (#3510) F	Khalili belyi (#657)	20/1	46.42	
Petit Bouschet (#479)	Aramon (#22)	Teinturier (#303)	20/0	34.27	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Cabezas 2003; (but not Myles 2011)
Petit Bouschet x Aramon n°4 (#487)	Petit Bouschet (#479)	Morastel = Graciano (#9)	20/0	39.81	Half validation of breeder's data.
Petit Meslier (#399)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	33.39	Confirmation of prior publication: Bowers 1998
Petit Verdot faux (#3529)	Plant de Dubosc 2 (#3534) nd	Petit Verdot (#328)	20/0	47.34	
Peurion (#266)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	32.44	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Piccola nera (#2387)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.2	Alternative.
Piccola nera (#2387)	Pinella bianca (#1268)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	20/0	31.89	Alternative.

Picolin (#2527)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	42.97	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication:
Pigeonnet (#2923)	Grec rouge (#669)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	36.06	No information on the original cross.
Pinot Salomon de semis (#3486)	Pinot (#193)	Elbling (#276)	20/0	30.65	Half validation of breeder's data.
Pinotage (#2574)	Pinot (#193)	Cinsaut (#5)	20/0	34.87	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Piquepoul Bouschet (#528)	Piquepoul (#11)	Petit Bouschet (#479)	20/1	16.66	Validation of breeder's data.
Pirovano 190 (#1225)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/0	42.92	Validation of breeder's data.
Pizzutello nero (#703)	Teta de Vaca (#1367)	Prune de Cazouls (#1550)	19/0	43.96	Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Plant de Bandol (Terrin) (#3108)	Mourvèdre = Monastrell (#64)	Plant droit (#66)	20/0	28.62	
Plant de Banyuls (Ranuyères) (#3091)	Gibi = Hebén (#45) F	Clairette (#26)	20/0	30.09	
Plant de Brunel (#3046)	Grenache = Garnacha (#34)	Jurançon noir (#370)	20/0	39.03	Validation of breeder's data.
Plant de Buffard (#3533)	Précoce de Malingre (#656)	Précoce de Malingre (#656)	40928	35.12	
Plant de Cervera- 06-B-1 (Collection Torres S.A.) (#3761)	Gibi = Hebén (#45) F	Brustiano faux (Collection Parc de la Tête d'Or) (#120)	19/0	33.24	
Plant de Chusclan (Marcout) (#3110)	Plant d'Aléria 11 (Vincentelli-Andréi) (#3086)	Aubun (#49)	20/0	39.5	
Plant de Dekker (#3127)	Riesling (#274)	Précoce de Malingre (#656)	20/0	36.88	
Plant de Flassans (#89)	Gros vert (#625)	Mourvèdre = Monastrell (#64)	20/0	32.8	
Plant de Mavault (Guirault) (#3081)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Trousseau = Bastardo (#260)	20/0	35.17	
Plant de Querol 98-N-2 (Collection Torres S.A.) (#3304)	Plant de Vic 98-N-1 (Collection Torres S.A.) (#3300) nd	Plant de Vic 98-N-4 (Collection Torres S.A.) (#3785)	19/0	39.29	
Plant de Séchex (#3537)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chasselas (#585)	20/0	31.08	
Plant de Tunisie 22 (Collection Ravaz) (#3285)	Carignan (#18)	Muscat à petits grains (#555)	20/0	36.35	
Plant de Vincelles (#3538)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chasselas (#585)	20/1	23.26	
Plant d'Impers (#3540)	Grenache = Garnacha (#34)	Petit Bouschet (#479)	20/0	38.2	
Plant panaché d'Alzey (#862)	Madeleine angevine (#652) F	Béquignol (#352)	20/0	36.94	
Plant teinturier du Plantou (#3541)	Petit Bouschet (#479)	Morristel = Graciano (#9)	20/0	34.35	
Planta nova (#1476)	Royal (#628)	Heptakilo (#743)	20/0	45.13	
Plavaï (#1665)	Beala debela (#2237) F	Zemoasa = Timpurie (#1668)	20/0	41.13	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Plavina crna (#1843)	Primitivo = Zinfandel (#1277)	Verdeca = Lagorthi (#390)	20/0	38.66	Confirmation of prior publication: Lacombe 2007; Cipriani 2010

Pletchistik (#2652)	Tzimliansky belyi (#2665)	Krasnostop zolotovskii (#2637)	20/0	56.17	
Pobeda (#2653)	Muscat de Hambourg (#584)	Ahmar Derani (#2628)	20/0	35.78	Half validation of breeder's data.
Portan (#2796)	Grenache = Garnacha (#34)	Portugais bleu (#450)	20/1	36.79	Validation of breeder's data.
Précoce de Malingre (#656)	Bicane (#696) F	Pinot (#193)	20/0	35.06	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: IFV 2007; Vargas 2009
Président Carnot (#21)	Madeleine angevine (#652) F	Riesling (#274)	20/0	39.05	Invalidation of breeder's data.
Preto Martinho do Douro (#3589)	Mourisco tinto = Marufo (#1489) F	Tinta grossa d'Alentejo (#3359)	20/0	32.1	
Prima (#2973)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Lival (#2790)	20/0	38.52	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Primiera = Pirovano 309 (#1026)	Madeleine angevine (#652) F	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/1	27.44	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Princeps = Pirovano 357 (#1043)	Muscat de Hambourg (#584)	Gros Colman (#774)	20/1	28.79	Invalidation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Principessa di Piemonte = Pirovano 108 (#966)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Prodigiosa = Pirovano 59 (#920)	20/1	32.35	Validation of breeder's data.
Prodigiosa = Pirovano 59 (#920)	Bicane (#696) F	Heptakilo (#743)	20/0	41.84	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Quebranta (#2309)	Mission = Pais (#1827)	Negra mole = Mollar (#1471)	19/0	25.15	Confirmation of prior publication: This 2006
Queen (#1836)	Sultanine (#1566)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	30.1	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009; Cipriani 2010; Myles 2011
Raffiat de Moncade (#405)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Bouchalès (#358)	20/0	29.96	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Raisaine (#140)	Ribier noir (#133)	Grec rouge (#669)	20/0	29.68	
Raisin de Gênes (#3545)	Olivette blanche (#667) F	Terret (#14)	20/0	35.43	
Raisin de Kossuth (#1070)	Madeleine angevine (#652) F	Dimiat (#1666)	20/0	31.3	Invalidation of breeder's data. But the mother used by the breeder is not in the dataset
Rajoulan (#3356)	Chaouch blanc (#1673) F	Manteudo = Mantuo de Pilas (#2834)	19/0	40.39	
Rami = Vidal 119 (#2201)	Colombard (#318)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	12/1	18.21	Validation of breeder's data.
Ranfol beli (#2168)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.32	
Rannii Vira (#2654)	Chaouch blanc (#1673) F	Kichmich tcherni (#3264)	20/0	53.24	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Ranny Magaratcha = Magaratch 372 (#2682)	Madeleine angevine (#652) F	Kichmich tcherni (#3264)	20/1	42.52	Validation of breeder's data.
Rassegui (#1956)	Mayorquin = Farana (#1900)	Heptakilo (#743)	20/0	37.87	
Razakiia mirisliva (#2741)	Prokupac (#1630)	Razachie rosie (#1887)	20/0	40.11	
Razdani (#2112)	Karmir Kakhani (#2278) F	Voskeat (#2511)	20/0	52.95	Half validation of breeder's data.

Rebo = Rigotti 107-3 (#3573)	Teroldego (#1236)	Merlot (#326)	19/0	42.36	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Red May (#2806)	Bicane (#696) F	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	32.69	
Regner (#3472)	Müller-Thurgau (#290)	Muscat d'Eisenstadt (#687)	20/0	35.19	Invalidation of breeder's data.
Reichriesling (#602)	Gamay (#230)	Madeleine royale (#653)	20/0	38.79	Invalidation of breeder's data. Invalidation of prior publication: Regner 2001
Reine des Vignes (#1078)	Perle de Csaba (#1069)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	35.63	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009; (but not Myles 2011)
Ribol (#2792)	Olivette blanche (#667) F	Alphonse Lavallée (#627)	20/1	21.69	Validation of breeder's data.
Rieslaner = Würzburg NI 11-17 (#2702)	Sylvaner (#270)	Riesling (#274)	20/1	22.24	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Grando 1998
Riesling Heiligenstein (Collection Oberlin) (#3546)	Riesling (#274)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	30.55	
Riesling musqué (Collection Rodrian) (#3473)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	34.34	
Rizens (#2311)	Semillon (#332)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	37.92	Validation of breeder's data.
Robin noir = Salagnin (#155)	Mondeuse blanche (#176)	Tressot (#224)	20/0	45.52	Invalidation of prior publication: Myles 2011
Rodi = Pirovano 166 (#989)	Sultanine (#1566)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	34.12	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Ibañez 2009
Roi des précoces (#855)	Cinsaut (#5)	Pinot (#193)	20/1	26.57	Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Romaine (#3549)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.63	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2004; Di Vecchi 2006
Romeico (#1812)	Ladikino = Psarosyriko (#2181)	Verdeca = Lagorthi (#390)	20/0	48.35	
Romorantin (#304)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/1	24.41	Confirmation of prior publication: Bowers 1999
Ronelle (#3044)	Reine des Vignes (#1078)	Barlinka (#2225)	19/0	31.6	Validation of breeder's data.
Ropogos sarga (#3451)	Coarna alba (#749) F	Prokupac (#1630)	20/0	44.9	
Rosa del Peru = Black Prince (#2949)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	21.5	Confirmation of prior publication: Tapia 2007; Myles 2011
Rosé du Var (#670)	Ouliven (#81) F	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.04	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Rosenmuskat (#3550)	Pinot (#193)	Verjus (#2868)	20/0	34.86	Invalidation of breeder's data.
Rotberger = Gm 3-37 (#2729)	Riesling (#274)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	30.69	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Grando 1998; Myles 2011
Roubinoy de Magaratch = Magaratch 56 (#2680)	Saperavi (#1734)	Cabernet-Sauvignon (#322)	20/0	44.03	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Goryslavets 2010
Roublot (#227)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	36.76	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Rouchaki (#2783)	Sultanine (#1566)	Mskhali (#2644)	20/0	38.05	

Roumi noir (#1841)	Darkaia noir (#728) F	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	37.33	
Roussaou (#141)	Chanronge (#3631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	32.92	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Roxo dos pintos (#2260)	Gibi = Hebén (#45) F	Ahmeur bou Ahmeur (#710)	20/0	30.41	
Royal Molenberg (#630)	Golden Hambourg (#3128)	Gros Colman (#774)	20/0	38.93	Alternative.No information on the original cross.
Royal Molenberg (#630)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Gros Colman (#774)	20/0	40.32	Alternative.No information on the original cross.
Royal Vineyard (Collection Oberlin) (#783)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Verjus (#2868)	19/1	18.74	
Rubi (#247)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	32.85	Confirmation of prior publication: Boursiquot 2004; Di Vecchi 2006
Ruby Cabernet (#2313)	Carignan (#18)	Cabernet-Sauvignon (#322)	20/0	41.98	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010; Myles 2011
Ruby seedless (#2863)	Emperor (#1829)	Sultana moscata = Pirovano 75 (#936)	20/1	23.11	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Thomas 1994; Ibañez 2009; Myles 2011
Ruby Star (#3604)	Reine des Vignes (#1078)	Muscat de Hambourg (#584)	20/0	38.76	Validation of breeder's data.
Rufete (#1510)	Perepinhao Portalegre (#3362)	Tinta Madeira (#1529)	20/0	35.58	
Rusensko edro (#3414)	Reine des Vignes (#1078)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/1	23.48	Half validation of breeder's data.
Ruzevina (#1653)	Bombino bianco (#1341)	Lasina (#1642)	20/0	38.37	
Sabra femelle (#2314)	Gibi = Hebén (#45) F	Pardina = Jaen blanco (#1963)	20/0	37.47	
Sacy (#223)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.6	Confirmation of prior publication: Bowers 1998 and 1999
Saint-Côme (#3552)	Moural (#3522)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	30.67	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Sainte-Marie de Biviers (#3553)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Chasselas (#585)	20/0	32.84	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Saint-Fiacre (#3555)	Sultanine (#1566)	Gros Colman (#774)	20/0	38.59	
Saint-Louis faux (#2629)	Black Morocco (#757) F	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	20/0	42.29	
Sainton = Vidal 9 (#2193)	Ondenc (#447)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	34.23	Validation of breeder's data.
Saintonge = Vidal 31 (#2194)	Folle blanche (#317)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	32.01	No information on the original cross.
Saint-Pierre doré (#309)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	Sauvignonasse (#334)	20/0	30.78	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Salicette (Collection Parc de la Tête d'Or) (#830)	Précoce de Malingre (#656)	Précoce de Malingre (#656)	20/0	48.09	Confirmation of prior publication:
Sarba (#3423)	Riesling italico (#1243)	Muscat de Hambourg (#584)	20/1	25.26	Half validation of breeder's data.
Sauterne blanc (#335)	Semillon (#332)	Jurançon blanc (#379)	20/0	36.57	Half validation of breeder's data.
Sauvignon piccolo faux (#3629)	Petit Meslier (#399)	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	33.98	

Savvatio (#1781)	Rhoditis (#1779)	Karystino (#364)	20/0	50.2	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Scheu 10514 (#1197)	Savagnin = Traminer (#257)	Riesling (#274)	20/0	40.02	No information on the original cross.
Scheurebe = Alzey S 88 (#673)	Riesling (#274)	Bouquettraube (#281)	20/0	28.53	Half validation of breeder's data. Half confirmation of prior publication: Grando 1998
Schiras Dr. Houdbine (#2178)	Chaouch blanc (#1673) F	Kecskecsesu roszas piros (#2146)	20/0	44.44	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Lacombe 2007
Schiras s�mpling (#3474)	Riesling (#274)	Muscat Saint-Laurent (#680)	20/0	42.36	Invalidation of breeder's data.
Segalin (#2822)	Juran�on noir (#370)	Portugais bleu (#450)	20/0	49.33	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2005
Select (obtention Roumanie) (#3424)	Bicane (#696) F	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	19/0	33.02	Half validation of breeder's data.
Select = Vidal 100 T (#2200)	Juran�on blanc (#379)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	31.81	Validation of breeder's data.
Semebat (#2752)	Cot = Malbec (#327)	Baroque (#380)	20/0	34.86	Validation of breeder's data.
Septimer = Alzey 3952 (#2705)	Savagnin = Traminer (#257)	M�ller-Thurgau (#290)	19/0	35.02	Validation of breeder's data.
S�r�n�ze (#152)	Chatus (#129)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	31.73	Half confirmation of prior publication: Boursiquot 2004
Servant (#633)	Wildbacher de Hongrie (Collection Ravaz) (#3481)	Ferral = Prunesta rosso violacea (#2234)	20/0	30.79	
Sevan (#2784)	Karmir Kakhani (#2278) F	Jeludovii (#2253)	20/0	51.16	Validation of breeder's data.
Shirazi (#2079)	Sultanine (#1566)	Blanc d'Iran (Charif) (#2086)	20/0	41.31	
Siegerrebe = Scheu 7957 (#1196)	Madeleine angevine (#652) F	Savagnin = Traminer (#257)	20/0	44.08	Validation of breeder's data.
Silcher = Weinsberg S377 (#3475)	Sylvaner (#270)	Kerner = We S 25-30 (#2743)	20/0	40.21	Validation of breeder's data.
Silvania (#3425)	Bicane (#696) F	Limberger = Blaufr�nkisch (#251)	20/0	40.71	Half validation of breeder's data.
Sinkavake zlute (#3650)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.87	
Slankamenka blanc (#1587)	Balint (#2811) F	Razachie rosie (#1887)	20/0	40.38	Invalidation of prior publication: Myles 2011
Solferino = Pirovano 316 (#1031)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	20/1	23.1	Validation of breeder's data.
Sorok Let Oktjabria (#2683)	Koptchak (#3429) nd	Alicante Henri Bouschet (#514)	20/0	36.96	Validation of breeder's data.
Soukholimansky bely (#2686)	Plava� (#1665)	Chardonnay (#199)	20/0	32.59	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Souvenir du Congr�s (#804)	Coarna alba (#749) F	Chasselas (#585)	20/1	23.27	No information on the original cross.
Sovrana = Pirovano 244 (#1014)	Frankenthal = Schiava grossa (#766)	Delizia di Vaprio = Pirovano 46 a (#908)	20/1	27.61	Validation of breeder's data.
Starinky (#3346)	Pletchistik (#2652) F	Ekim kara faux (Collection Conegliano) (#3255)	20/0	48.76	

Sullivan blanc (#826)	Schiras Dr. Houdbine (#2178) F	Chasselas (#585)	20/0	35.01	No information on the original cross. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Sultana moscata = Pirovano 75 (#936)	Sultanine (#1566)	Muscat d'Alexandrie (#308)	19/1	18.48	Validation of breeder's data.
Susumaniello (#2056)	Uva Sogra (#3638)	Garganega = Grecanico (#1264)	20/0	42.33	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2007; (and half Crespan 2008)
Svegest (#3416)	Misket Trakijshi (#3140)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	34.4	Validation of breeder's data.
Sykiotis (#2124)	Kontegalo (#3396) F	Vradyano (#3393)	20/0	36.57	
Syrah (#150)	Dureza (#139)	Mondeuse blanche (#176)	20/0	42.59	Confirmation of prior publication: Bowers 1998; Vouillamoz 2006
Szagos Bajnar (#2789)	Halholyag (#1966) F	Lisztés feher (#2808)	20/0	37.96	
Szauter Gusztav (#1074)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Calabre (#702)	20/1	23.82	Validation of breeder's data.
Szegény ember szőlője (#2538)	Rosa mena di vacca (#1662) F	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	20/0	37.64	Invalidation of breeder's data.
Szent Laszló (#741)	Rosa mena di vacca (#1662) F	Bouchereau (#2847)	20/0	40.27	Invalidation of breeder's data.
Szeremi zöld (#1623)	Purcsin (#2176)	Francuse (#2246)	19/0	36.91	
Tamarez Moscatel 31-3-3 (#1177)	Tamarez (#1546)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	30.68	Validation of breeder's data.
Tandanya (#3137)	Bicane (#696) F	Heptakilo (#743)	20/0	40.59	No information on the original cross.
Tarnaou (#2841)	Angoor Kalan (#3657) F	Kichmich rond (#1678)	19/0	34.09	Invalidation of breeder's data.
Tarrango (#2839)	Touriga nacional (#1493)	Sultanine (#1566)	20/0	37.98	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Thomas 1994; Myles 2011
Tarrant rot (#3120)	Péridac (#3528)	Velteliner rouge (#284)	20/0	51.59	
Tavkveri cartalinsky (#3350)	Diamanttraube (#761) F	Olivette rose (#43)	20/0	38.7	
Tavrida = Magaratch 171 (#2933)	Saperavi (#1734)	Cabernet-Sauvignon (#322)	20/0	46.96	Invalidation of breeder's data.
Tchatyrbak (#664)	Noir de Crimée faux (#3262)	Kokour bely (#1733)	20/1	29.09	
Tchery osenny (#3342)	Koz ouzioum (#2635) F	Assyl kara (#2505)	19/0	37.26	
Tempranilla blanca = Santa Magdalena (#1987)	Mayorquin = Farana (#1900)	Madeleine Salomon = Agostenga blanc (#649)	20/0	42.55	Confirmation of prior publication: Garcia-Muñoz 2011
Téoulier (#94)	Pougayen (#146) F	Plant d'Entrechaux (Allemand) (#3109)	20/0	36.84	
Téoulier blanc femelle (#3560)	Clairette (#26)	Pascal (#91)	20/0	37.54	
Teresita = Dalmasso XVIII-24 (#1230)	Muscat de Hambourg (#584)	Ciclopica = Pirovano 60 (#921)	20/1	21.9	Half validation of breeder's data.
Terramon rond (#551)	Terret (#14)	Aramon (#22)	20/0	34.53	Validation of breeder's data.
Terret Bouschet (#537)	Terret (#14)	Petit Bouschet (#479)	20/0	34.44	Validation of breeder's data.
Thallosy Lajos muskotály = Muscat Thallosy (#1087)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Panse précoce (#659)	20/0	35.23	Validation of breeder's data.

Thermi (#2607)	Reine des Vignes (#1078)	Cinsaut (#5)	20/0	34.48	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Vargas 2009
Tinos noir (#2934)	Muscat de Hambourg (#584)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	35.79	Invalidation of breeder's data.
Tinta Barroca (#2823)	Mourisco tinto = Marufo (#1489) F	Touriga nacional (#1493)	20/1	25.96	
Tinta da Barca (#3365)	Mourisco tinto = Marufo (#1489) F	Touriga nacional (#1493)	20/1	26.96	
Tinta grossa d'Alentejo (#3359)	Gibi = Hebén (#45) F	Alfrocheiro preto (#50)	20/0	25.18	
Tinta tinto (Collection Soarès Franco) (#3373)	Grenache = Garnacha (#34)	Petit Bouschet (#479)	17/1	23.23	
Tintinha (Collection Esporao) (#3361)	Castelão = Periquita (#1521)	Alicante Henri Bouschet (#514)	20/0	37.09	
Tökös piros (#3454)	Beregi rozsas (#1629)	Furmint (#25)	20/0	35.25	
Tompa Mihaly (#1071)	Chasselas Queen Victoria (#3173)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	45.14	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Topas (#3458)	Chaouch rose (#1674) F	Delight (#1097)	20/1	22.89	Invalidation of breeder's data.
Torrentès riojano (#2425)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	33.89	Confirmation of prior publication: Agüero 2003; This 2006; Lacombe 2007; Tapia 2007
Torrentès sanjuanino (#2420)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	33.76	Confirmation of prior publication: Agüero 2003; This 2006
Totika (#3455)	Bajor kék = Augster blau (#1580) F	Kadarka (#1610)	20/0	40.43	But contradictory with parentage of cv. Kadarka (#1610)
Touriga Fêmea (#3363)	Touriga nacional (#1493)	Arinto do Dão (#1527)	20/0	41.5	
Trakya Ilkerem (#3810)	Perlette (#1098)	Alphonse Lavallée (#627)	16/1	25.8	Validation of breeder's data.
Tricana = H 6-52-226 (#3377)	Diagalves (#1536)	Sultanine (#1566)	20/0	39.7	Validation of breeder's data.
Tripoli = Pirovano 352 (#1041)	Angelo Pirovano = Pirovano 2 (#870)	Italia = Pirovano 65 (#926)	20/0	37.64	Validation of breeder's data.
Triumph traube (#3476)	Madeleine angevine (#652) F	Précoce de Malingre (#656)	20/0	33.44	No information on the original cross.
Trollinger faux (Collection Colmar) (#3561)	Laska (#287)	Portugais bleu (#450)	19/0	40.36	
Troyen (#222)	Pinot (#193)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	33.8	Confirmation of prior publication: Di Vecchi Staraz 2006
Tsaoussi (#3765)	Baresana = Korithi aspro (#1766)	Mavrodaphni (#1800)	17/1	32.78	
Tsulukidzis Tetra (#3738)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	32.87	
Tulillah (#2838)	Sultanine (#1566)	Macabeu (#46)	20/0	42.64	Validation of breeder's data.
Turki (#1957)	Karystino (#364)	Heptakilo (#743)	20/0	53.17	Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Tzimlansky chernyi (#2666)	Pletchistik (#2652) F	Kokour bely (#1733)	20/1	29.36	
Urmi dinka (#3456)	Izsaki sarfeher (#1613)	Kadarka (#1610)	20/0	37.36	

Urreti (#2539)	Harslevelu (#1609)	Sauvignon (#300)	20/0	36.67	Half validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Uva anis (#3614)	Mission = Pais (#1827)	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/1	27.29	
Uva di Troia (#1299)	Bombino bianco (#1341)	Bouteillan noir = Quagliano (#97)	20/0	35.99	
Variété d'oasis Tozeur 7 (#3282)	Rassegui (#1956) F	Variété d'oasis Tozeur 1 (#3226)	20/0	35.09	
Variété d'oasis Tozeur 9 (#3227)	Rassegui (#1956) F	Variété d'oasis Degache 28 (#3232)	20/0	35.4	
Vékonyhéju (#2620)	Blank Blauer = Vulpea (#1631)	Gouais blanc = Heunisch weiss (#211)	20/0	34.21	
Velteliner rouge précoce (#1213)	Sylvaner (#270)	Velteliner rouge (#284)	20/0	43.89	Confirmation of prior publication: Sefc 1998
Verdejo blanco (#1407)	Savagnin = Traminer (#257)	Castellana blanca (#3797)	20/1	31.94	Half confirmation of prior publication: Lacombe 2010
Victor = Pirovano 314 (#1029)	Panse précoce (#659)	Moscato d'Adda (#868)	20/0	38.53	Invalidation of breeder's data.
Victoria (#3209)	Cardinal = G 10-30 (#1095)	Dattier de Beyrouth = Afuz Ali (#634)	20/0	35.84	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Zulini 2002; Cipriani 2010
Vidal 117 (#2334)	Colombard (#318)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	19/0	26.89	Validation of breeder's data.
Vidal 36 (#2196)	Folle blanche (#317)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	31.99	Validation of breeder's data.
Vidal 662 (#2335)	Folle blanche (#317)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	33.85	Half validation of breeder's data.
Vidal 678 (#2336)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	42.59	Validation of breeder's data.
Vidal 98 T (#2333)	Jurançon blanc (#379)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	28.44	Validation of breeder's data.
Vidal 99 T (#2199)	Jurançon blanc (#379)	Ugni blanc = Trebbiano toscano (#74)	20/0	27.41	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Myles 2011
Vigne de Wood (#2804)	Koz ouzioum (#2635) F	Assyl kara (#2505)	20/0	36.85	
Vital (#2103)	Arinto do Dão (#1527)	Rabigato (#2496)	20/0	40.73	
West Freisia (#797)	Bicane (#696) F	Gros Colman (#774)	20/0	34.93	Half validation of breeder's data.
White Muscat (Collection Merbein) (#3278)	Black Morocco (#757) F	Muscat fleur d'oranger (#570)	20/0	38.32	
White Wortley Hall (#3277)	Sultanine (#1566)	Heptakilo (#743)	20/0	38.94	No information on the original cross.
Würzer = Az 10487 (#3478)	Savagnin = Traminer (#257)	Müller-Thurgau (#290)	20/0	43.58	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Cipriani 2010
Xarello (#1454)	Gibi = Hebén (#45) F	Brustiano faux (Collection Parc de la Tête d'Or) (#120)	20/0	30.9	
Yalova Cekirdeksiz (#3814)	Perlette (#1098)	Kekhlibar (#2772)	19/0	35.7	Half validation of breeder's data.
Zakynthino (#3000)	Koutsoumbeli aspro (#3170) F	Mavrodaphni (#1800)	20/0	44.12	

Zampara (#2776)	Furjmony feher (#2134) F	Kecskecsesu roszas piros (#2146)	20/0	41.3	
Zanter Gilbert (#3565)	Gibi = Hebén (#45) F	Piquepoul (#11)	20/0	31.62	
Zizine (#2232)	Ouliven (#81) F	Marocain noir (#69)	20/0	30.59	
Zöldfürtü (#2540)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Harslevelu (#1609)	20/0	45.09	Validation of breeder's data.
Zrinyi Ilona (#1084)	Muscat d'Alexandrie (#308)	Chasselas (#585)	20/0	45.28	Invalidation of breeder's data.
Zrinyi Ilona faux (#3457)	Diamanttraube (#761) F	Muscat d'Alexandrie (#308)	20/0	38.01	
Zsitvai dinka (#2541)	Mathiasz Janosne = Mathiasz 210 (#1077)	Kövidinka (#1578)	20/1	28.08	Validation of breeder's data.
Zweigelt blau (#2860)	Saint-Laurent (#203)	Limberger = Blaufränkisch (#251)	20/0	37.52	Validation of breeder's data. Confirmation of prior publication: Sefc 1997

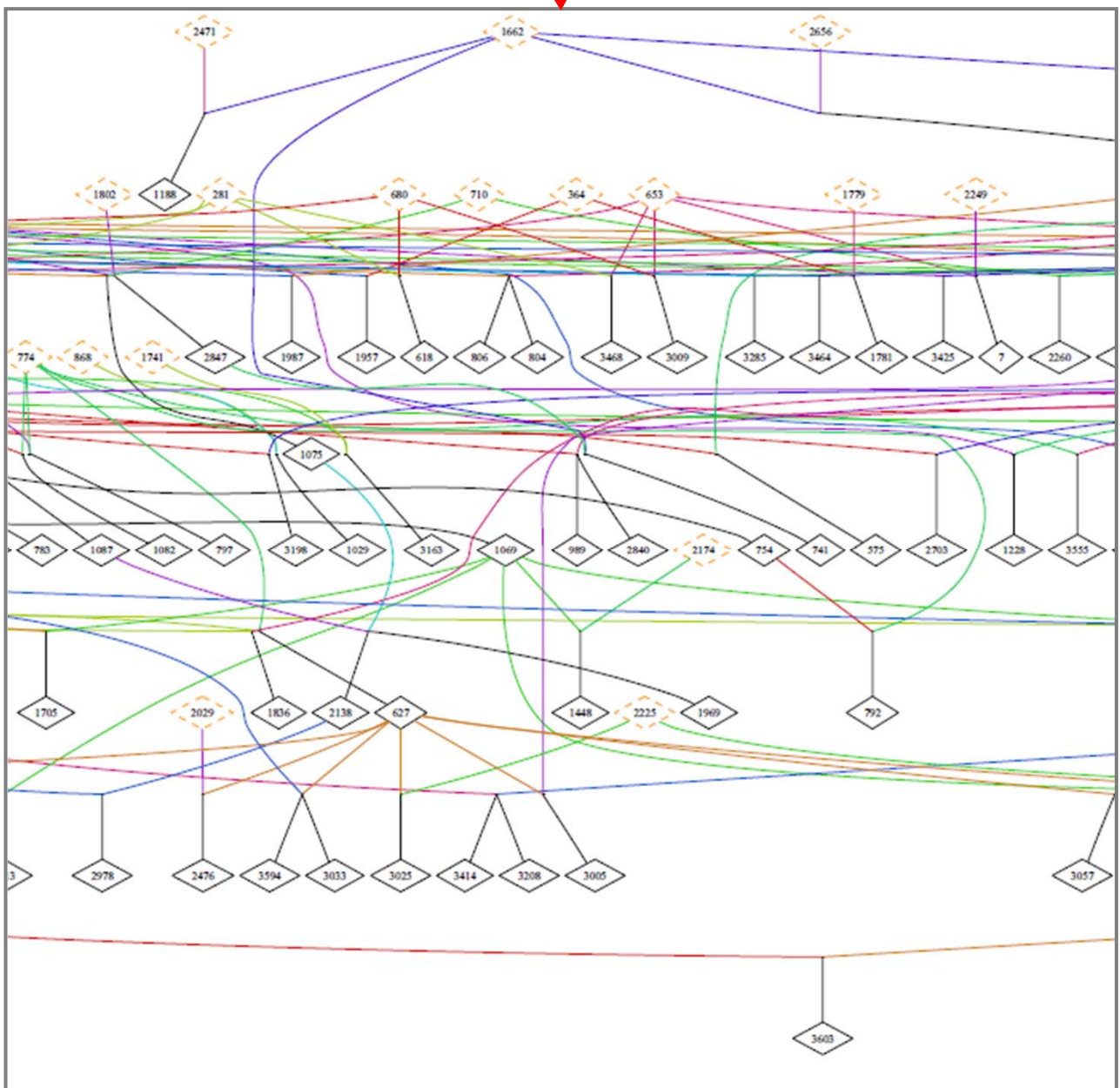
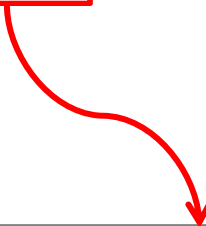
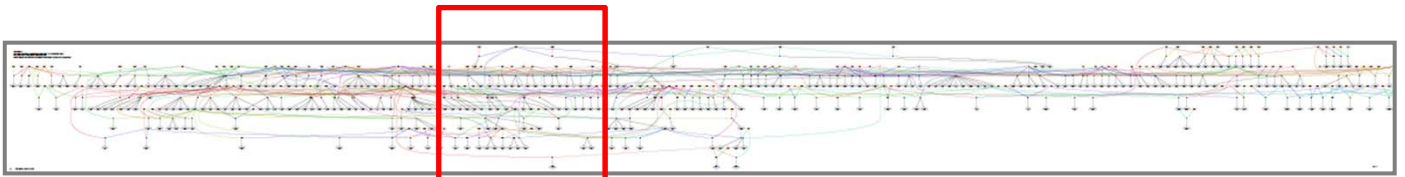
References

- Aguero CB, Rodriguez JG, Martinez LE, Dangl GS, Meredith CP (2003) Identity and parentage of Torrontes cultivars in Argentina. *Am J Enol Vitic* 54 (4):318-321
- Boursiquot JM, Lacombe T, Bowers J, Meredith C (2004) Le Gouais, un cépage clé du patrimoine viticole européen. *Bull OIV* 77 (875/876):5-19
- Boursiquot JM, Lacombe T, Laucou V, Julliard S, Perrin FX, Lanier N, Legrand D, Meredith C, This P (2009) Parentage of Merlot and related winegrape cultivars of southwestern France: discovery of the missing link. *Aust J Grape Wine Res* 15 (2):144-155
- Bowers J, Boursiquot JM, This P, Chu K, Johansson H, Meredith C (1999) Historical genetics: The parentage of Chardonnay, Gamay, and other wine grapes of northeastern France. *Science* 285 (5433):1562-1565
- Bowers JE, Meredith CP (1997) The parentage of a classic wine grape, Cabernet-Sauvignon. *Nat Genet* 16 (1):84-87
- Bowers JE, Siret R, Meredith CP, This P, Boursiquot JM (2000) A single pair of parents proposed for a group of grapevine varieties in northeastern France. In: Bouquet A, Boursiquot JM (eds) *Proceedings of the 7th International Symposium on Grapevine Genetics and Breeding, Montpellier, 1998*. Acta Hort, pp 129-132
- Cabezas JA, Cervera MT, Arroyo-Garcia R, Ibanez J, Rodriguez-Torres I, Borrego J, Cabello F, Martinez-Zapater JM (2003) Garnacha and Garnacha Tintorera: Genetic relationships and the origin of teinturier varieties cultivated in Spain. *Am J Enol Vitic* 54 (4):237-245
- Cipriani G, Spadotto A, Jurman I, Di Gaspero G, Crespan M, Meneghetti S, Frare E, Vignani R, Cresti M, Morgante M, Pezzotti M, Pe E, Policriti A, Testolin R (2010) The SSR-based molecular profile of 1005 grapevine (*Vitis vinifera* L.) accessions uncovers new synonymy and parentages, and reveals a large admixture amongst varieties of different geographic origin. *Theor Appl Genet* 121 (8):1569-1585. doi:10.1007/s00122-010-1411-9
- Coleman C (in press) Genetic mapping of *REN1*: a powdery mildew resistance gene present in two central Asian grapevines. In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) *Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010*. Acta Hort, p (in press)
- Crespan M (2003) The parentage of Muscat of Hamburg. *Vitis* 42 (4):193-197
- Crespan M, Botta R, Milani N (1999) Molecular characterization of twenty seeded and seedless table grape cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 38 (3):87-92
- Crespan M, Calo A, Giannetto S, Sparacio A, Storchi P, Costacurta A (2008a) Sangiovese and Garganega are two key varieties of the Italian grapevine assortment evolution. *Vitis* 47 (2):97-104
- Crespan M, Coletta A, Crupi P, Giannetto S, Antonacci D (2008b) Malvasia nera di Brindisi/Lecce grapevine cultivar (*Vitis vinifera* L.) originated from Negroamaro and Malvasia bianca lunga. *Vitis* 47 (4):205-212
- Crespan M, Milani N (2001) The Muscats: A molecular analysis of synonyms, homonyms and genetic relationships within a large family of grapevine cultivars. *Vitis* 40 (4):204-204
- Dettweiler E, Jung A, Zyprian E, Topfer R (2000) Grapevine cultivar Müller-Thurgau and its true to type descent. *Vitis* 39 (2):63-65
- Di Vecchi-Staraz M, Bandinelli R, Boselli M, This P, Boursiquot JM, Laucou V, Lacombe T, Vares D (2007) Genetic structuring and parentage analysis for evolutionary studies in grapevine: Kin group and origin of the cultivar Sangiovese revealed. *J Am Soc Hort Sci* 132 (4):514-524
- Di Vecchi-Staraz M, Boselli M, Laucou V, Lacombe T, This P, Gerber S, Vares D Famoz: a software for large scale parentage analysis in *Vitis vinifera* L. species. In: ISHS (ed) *Proceedings of the International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research, Venosa, 2005*. Acta Hort, pp 79-83

- Di Vecchi-Staraz M, Laucou V, Boursiquot JM, Lacombe T, Vares D, Gerber S, Boselli M, This P (2009) The kingroup of the cultivar Chardonnay revealed. In: Peterlunger E, Di Gaspero G, Cipriani G (eds) Proceedings of the 9th International Conference on Grape Genetics and Breeding, Udine, 2006. Acta Hort, pp 233-238
- El Oualkadi A, Ater M, Messaoudi Z, El Heit K, Laucou V, Boursiquot JM, Lacombe T, This P (2011) Genetic diversity of Moroccan grape accessions conserved *ex situ* compared to Maghreb and Europe gene pools. Tree Genet Genome 7 (6):1287-1298. doi:10.1007/s11295-011-0413-3
- Galbacs Z, Molnar S, Halasz G, Kozma P, Hoffman S, Kovacs L, Veres A, Galli Z, Szoke A, Heszky L, Kiss E (2009) Identification of grapevine cultivars using microsatellite-based DNA barcodes. Vitis 48 (1):17-24
- García-Muñoz S, Lacombe T, de Andrés M, Gaforio L, Muñoz-Organero G, Laucou V, This P, Cabello F (2011) Grape varieties (*Vitis vinifera* L.) from the Balearic Islands: genetic characterization and relationship with Iberian Peninsula and Mediterranean Basin. Genet Res Crop Evol:1-17. doi:10.1007/s10722-011-9706-5
- Goryslavets S, Risovanna V, Bacilieri R, Hausman JF, Heuertz M (2010) A parentage study of closely related Ukrainian wine grape varieties using microsatellite markers. Cytology Genet 44 (2):95-102. doi:10.3103/s0095452710020040
- Grando MS, Frisinghelli C (1998) Grape microsatellite markers: Sizing of DNA alleles and genotype analysis of some grapevine cultivars. Vitis 37 (2):79-82
- Ibanez J, Vargas AM, Palancar M, Borrego J, de Andres MT (2009) Genetic relationships among Table-Grape varieties. Am J Enol Vitic 60 (1):35-42
- IFV, INRA, Montpellier-SupAgro, Viniflor (2007) Catalogue des variétés et clones de vigne cultivés en France. 2 edn. Institut Français de la Vigne et du Vin, Le Grau-du-Roi
- Kiss E, Kozma P, Halasz G, Molnar S, Galbacs Z, Hoffmann S, Veres A, Galli Z, Szokel A, Heszky L Pedigree of Carpathian basin and Hungarian grapevine cultivars based on microsatellite analysis. In: Peterlunger E, Di Gaspero G, Cipriani G (eds) Proceedings of the 9th International Conference on Grape Genetics and Breeding, Udine, 2006. Acta Hort, pp 221-224
- Lacombe T, Boursiquot JM, Laucou V, Dechesne F, Vares D, This P (2007) Relationships and genetic diversity within the accessions related to Malvasia held in the Domaine de Vassal grape germplasm repository. Am J Enol Vitic 58 (1):124-131
- Lacombe T, Laucou V, Di Vecchi Staraz M, This P, Boursiquot JM (in press) Genealogy investigation in over 2300 grapevine cultivars (*Vitis vinifera*). In: Owens C, Garris A, Reich B (eds) Proceedings of the 10th International Conference on Grapevine Genetics and Breeding, Geneva NY, 2010. Acta Hort, p (in press)
- Maitti C, Andreani L, Geuna F, Brancadoro L, Scienza A (2009) Genetic characterization of *Vitis vinifera* accessions cultivated in Sicily (Italy). In: Peterlunger E, Di Gaspero G, Cipriani G (eds) Proceedings of the 9th International Conference on Grape Genetics and Breeding, Udine, 2006. vol 827. Acta Hort, Leuven, pp 177-182
- Meredith CP, Bowers JE, Riaz S, Handley V, Bandman EB, Dangl GS (1999) The identity and parentage of the variety known in California as Petite Sirah. Am J Enol Vitic 50 (3):236-242
- Myles S, Boyko AR, Owens CL, Brown PJ, Grassi F, Aradhya MK, Prins B, Reynolds A, Chia J-M, Ware D, Bustamante CD, Buckler ES (2011) Genetic structure and domestication history of the grape. Proc Natl Acad Sci U S A 108 (9):3530-3535. doi:10.1073/pnas.1009363108
- Regner F, Eisenheld C, Kaserer H, Stadlbauer A (2001) Further analyses for identification of grapevine by means of genetic markers (Weitere Sortenanalysen bei Rebe mittels genetischer Marker.). Mitt Klosterneuburg 51 (1):3-14
- Regner F, Sefc K, Glossl J, Steinkellner H (2000) Parentage analysis and pedigree reconstruction of vine cultivars using microsatellite markers. In: Bouquet A, Boursiquot J-M (eds) Proceedings of the 7th International Symposium on Grapevine Genetics and Breeding, Montpellier, 1998a. Acta Hort, Leuven, pp 133-138

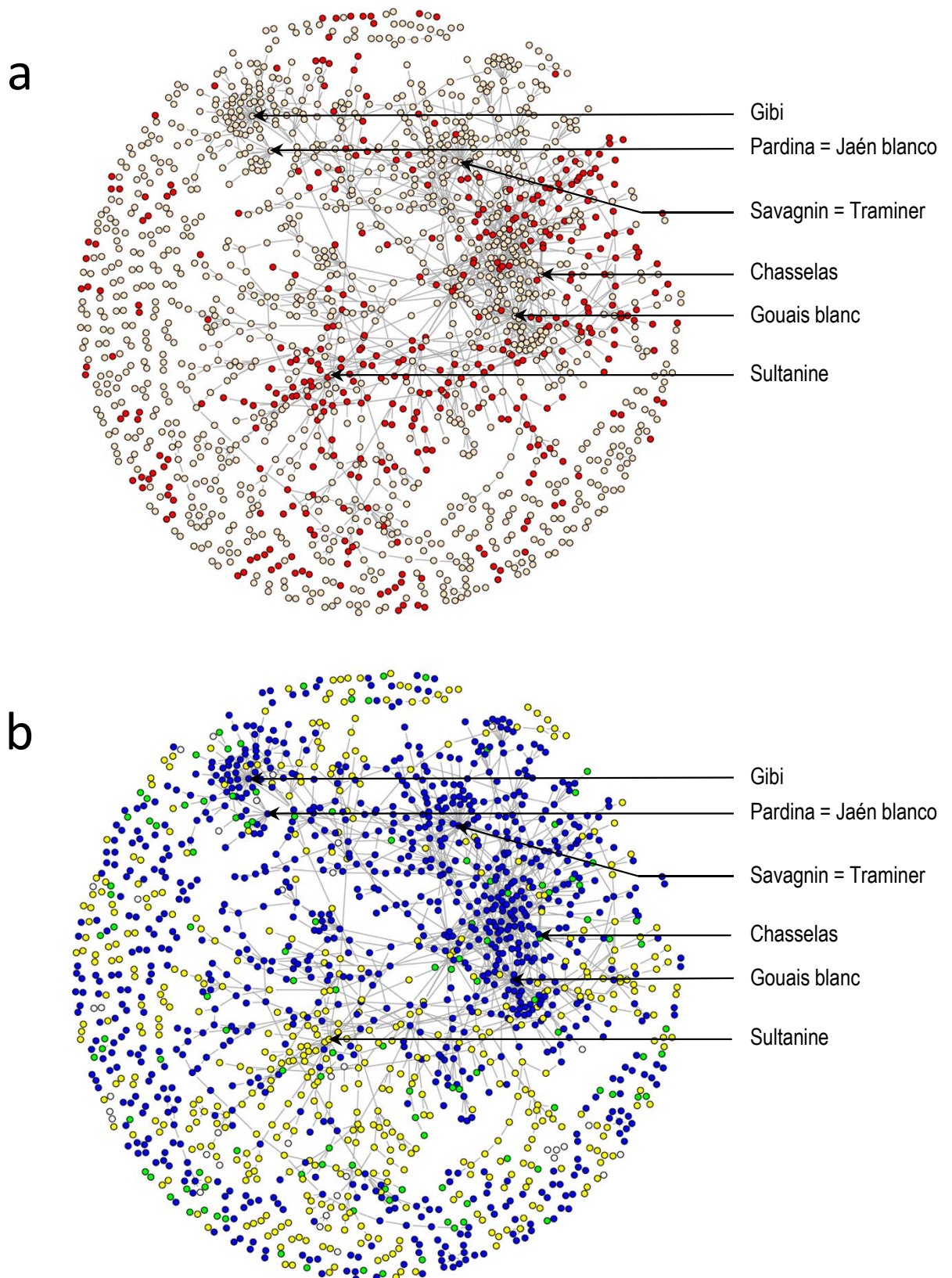
- Regner F, Stadelhuber A, Eisenheld C (1998b) Heunisch x Fränkisch, an important gene reservoir for European grapevines (*Vitis vinifera* L. *sativa*). *Vitic Enol Sci* 53:114-118
- Regner F, Stadelhuber A, Eisenheld C, Kaserer H Considerations about the evolution of grapevine and the role of Traminer. In: Bouquet A, Boursiquot JM (eds) Proceedings of the 7th International Symposium on Grapevine Genetics and Breeding, Montpellier, 1998c. *Acta Hort*, pp 177-181
- Riahi L, Zoghalmi N, El-Heit K, Laucou V, Le Cunff L, Boursiquot J, Lacombe T, Mliki A, Ghorbel A, This P (2010) Genetic structure and differentiation among grapevines (*Vitis vinifera*) accessions from Maghreb region. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57 (2):255-272
- Schneider A, Marinoni DT, Crespan M (2008) Genetics and ampelography trace the origin of Muscat fleur d'oranger. *Am J Enol Vitic* 59 (2):200-204
- Sefc KM, Steinkellner H, Glossl J, Kampfer S, Regner F (1998) Reconstruction of a grapevine pedigree by microsatellite analysis. *Theor Appl Genet* 97 (1-2):227-231
- Sefc KM, Steinkellner H, Wagner HW, Glossl J, Regner F (1997) Application of microsatellite markers to parentage studies in grapevine. *Vitis* 36 (4):179-183
- Tapia AM, Cabezas JA, Cabello F, Lacombe T, Martinez-Zapater JM, Hinrichsen P, Cervera MT (2007) Determining the Spanish origin of representative ancient American grapevine varieties. *Am J Enol Vitic* 58 (2):242-251
- Thomas MR, Cain P, Scott NS (1994) DNA typing of grapevines, a universal methodology and database for describing cultivars and evaluating genetic relatedness. *Plant Mol Biol* 25 (6):939-949. doi:10.1007/bf00014668
- Vargas AM, Andres MTd, Borrego J, Ibanez J (2009) Pedigrees of fifty table-grape cultivars. *Am J Enol Vitic* 60 (4):525-532
- Vouillamoz JF, Grando MS (2006) Genealogy of wine grape cultivars: Pinot is related to Syrah. *Heredity* 97 (2):102-110
- Vouillamoz JF, Monaco A, Costantini L, Stefanini M, Scienza A, Grando MS (2007) The parentage of Sangiovese, the most important Italian wine grape. *Vitis* 46:19-22
- Zulini L, Russo M, Peterlunger E (2002) Genotyping wine and table grape cultivars from Apulia (Southern Italy) using microsatellite markers. *Vitis* 41 (4):183-187

Online Resource 3 (extrait)



Online Resource 6

Set of networks representing half-kinships only (excluding individuals with full-parentage) identified within 2344 *Vitis vinifera* cultivars from the INRA Domaine de Vassal Grapevine Repository using 20 nSSR. Some key cultivars (see text) are indicated with arrows. **a**: traditional cultivars are in light brown and modern cultivars in red. **b**: wine grapes are in blue, table grapes in yellow and double-use grapes in green.



Online resource 7

List of 276 *Vitis vinifera* cultivars unrelated within the 2344 sample analysed from the INRA Domaine de Vassal Grapevine Repository with 20 nSSR markers. Passport data are given in the following order (nd: non-determined):

- Prime name and #ID code in INRA Vassal grape repository,
- Berry skin colour (Nt: black with coloured pulp, N: black, NR: black-red, Rg: red, G: grey, Rs: rose, B: white),
- Use of fruits (W: wine, T: table and/or raisin),
- Berry flavour (none, muscat-flavoured, other),
- Presence of seeds (Sd: seeded, Sdless: seedless),
- Sex of flowers (H: hermaphrodite, F: female),
- Country of origin (codes according to the ISO 3166-1 alpha 3 standard),
- Historical status (Trad: traditional, Mod: modern).

Maghreb (MAGH)

Agourane (#1898) B, WT, none, Sd, H, DZA, Trad
Amessasse (#1892) B, W, none, Sd, H, DZA, Trad
Amir Ishak Ben El-Heit (#3698) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Aneb Ahl El-Heit (#3687) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Aneb Ahl Siari (#3755) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Aneb bou Bezzoul (#1897) B, T, none, Sd, H, DZA, Trad
Aneb Mayssen (#3754) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Aneb Merouane Sami (#3757) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Aneb Tarik (#3753) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad
Bezoul el Kelba (#1899) B, T, none, Sd, H, TUN, Trad
Bou Qsob faux (#1994) N, T, none, Sd, H, MAR, Trad

Fakas (#3758) nd, nd, nd, Sd, nd, MAR, Trad
Monica femelle (Tunisie) (#3223) N, W, none, Sd, F, TUN, Trad
Outanant (#2000) B, W, none, Sd, H, MAR, Trad
Plant de Tabarka 3 (#3283) nd, nd, nd, Sd, M, TUN, Trad
Plant d'Ouchtata 1 (#3286) nd, T, nd, Sd, M, TUN, Trad
Plant d'Ouchtata 3 (#3284) B, W, none, Sd, H, TUN, Trad
Plant du Maroc E (Collection Meknès) (#2158) N, T, none, Sd, H, MAR, Trad
Sbaa Tolba (#3704) B, T, nd, nd, nd, DZA, Trad
Tinjdhafte (#3752) nd, nd, nd, nd, nd, DZA, Trad

Iberian Peninsula (IBER)

Avesso (#2830) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Blanca temprana Almeria (#1973) B, T, none, Sd, H, ESP, Trad
Bobal (#29) N, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Corropio (#3831) N, T, none, Sd, H, ESP, Trad
Doradilla (#1414) B, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Esganinho (#3203) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Fernandella (#3762) N, W, nd, Sd, nd, ESP, Trad
Fonte Cal (#3201) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Gateta (#1363) N, WT, none, Sd, H, ESP, Trad
Malvasia candida (#3584) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Malvasia de Joncosa-de-Montmell (#3795) B, W, nd, Sd, nd, ESP, Trad
Moravia agria (#3579) N, W, nd, Sd, H, ESP, Trad
Panella (#3305) N, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Pedro Luis (#1975) B, WT, none, Sd, H, ESP, Trad

Plant de Belsareny 07-A-B-1 (Collection Torres S.A.) (#3790) B, W, nd, Sd, nd, ESP, Trad
Plant de Llares 05-B-4 (Collection Torres S.A.) (#3787) B, W, nd, Sd, nd, ESP, Trad
Plant de Querol 98-N-5 (Collection Torres S.A.) (#3145) N, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Planta mula (#1364) N, WT, none, Sd, H, ESP, Trad
Rabigato du Douro (#2498) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Ratiño (#3827) nd, W, nd, Sd, nd, ESP, Trad
Ribote rose (#3310) Rs, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Santanera (#3582) B, W, none, Sd, H, ESP, Trad
Sercial (#1532) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Tinta castellõa (#1540) N, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Uva Cão (#567) B, W, none, Sd, H, PRT, Trad
Verdelho tinto (#3205) N, W, none, Sd, H, PRT, Trad

Western Europe (WEUR)

Alabar (#2010) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Arbane (#219) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Barbaroux (#668) Rs, WT, none, Sd, H, FRA, Trad
Barducis (#835) B, T, none, Sd, H, FRA, Mod
Blanc Auba (#344) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Blancorna (#240) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Brustiano (#122) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Cayam (#3106) B, W, nd, Sd, nd, FRA, Trad
Corbeau (#157) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Cremilla (#3080) N, W, nd, nd, nd, FRA, Trad
Cruixen = Pampolat girat (#3087) N, W, nd, Sd, nd, FRA, Trad
Cualtacciu (#3050) B, W, nd, Sd, nd, FRA, Trad
Estaca saouma (#31) N, W, none, Sd, F, FRA, Trad
Genovèse (#121) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad

Central Europe (CEUR)

Bondola (#3483) N, W, none, Sd, H, CHE, Trad
Königstraube (#2148) B, WT, none, Sd, H, TCH, Trad
Orléans jaune (#1577) B, WT, none, Sd, H, DEU, Trad

Italian Peninsula (ITAP)

Abbuoto (#2363) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Albaranzeuli bianco (#2342) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Angiola (#1347) B, T, none, Sd, H, ITA, Trad
Anonica = Insolia (#1307) B, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Arneis (#2391) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Arvesiniadu (#2364) B, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Asprinio (#1332) B, WT, none, Sd, F, ITA, Trad
Avarengo (#2218) N, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Bellone (#1338) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Bibiola (#784) N, T, none, Sd, H, ITA, Trad
Bonamico (#1354) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Bonarda piemontese (#1275) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Bracciola nera (#2368) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Calabrese = Nero d'Avola (#1316) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Calatamuro nero (#3191) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Canina nera (#2369) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Casetta (#3181) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Cesanese comune (#1334) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Colombano faux (#3179) B, W, none, Sd, nd, ITA, Trad
Corbina vicentina o nostrana (#1280) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Corniola nera (#1249) N, T, none, Sd, F, ITA, Trad
Cortese (#1256) B, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Croa rosso (#3175) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Croatina (#1278) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Dolcetto (#1244) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Doux d'Henry (#2217) N, WT, none, Sd, F, ITA, Trad
Erbaluce (#1337) B, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Falanghina (#2400) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Fiano (#1260) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Forcellina (#1283) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Frühe Meraner (#3183) N, W, nd, Sd, nd, ITA, Trad
Fumin (#2371) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Grechetto (#2375) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Grechetto di Todì faux (#3259) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Greco bianco (#2373) B, W, other, Sd, H, ITA, Trad
Greco di Tufo (#1273) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Grignolino (#2041) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad

Grassen (#110) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Impérial (Collection Antibes) (#3511) N, T, none, Sd, H, FRA, Trad
Mancin (#1216) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Mauzac faux de Cahuzac (#357) B, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Plant d'Aléria 14 (Vincentelli-Andréi) (#3085) B, T, none, Sd, F, FRA, Trad
Plant d'Arrat (#3094) N, W, none, Sd, F, FRA, Trad
Plant de Montans (Daydé) (#3104) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
Plant de Pedebornade 1 (#3099) N, W, none, Sd, F, FRA, Trad
Pointu (#191) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad
San Antoni (#40) N, T, none, Sd, H, FRA, Trad
Sauvaget noir (#106) N, WT, none, Sd, H, FRA, Trad
Vintaïu (#3070) N, W, none, Sd, H, FRA, Trad

Rouge des Hombes (#3771) N, W, nd, Sd, nd, CHE, Trad
Tantovina (#1620) B, W, none, Sd, H, AUT, Trad
Wildrebe von Bauer (#3477) N, W, none, Sd, F, DEU, Trad

Gros rouge (#3327) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Lambrusco di Sorbara (#2045) N, W, none, Sd, F, ITA, Trad
Lambrusco viadanese (#2351) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Luglienga blanc faux (#3335) B, T, none, Sd, H, ITA, Trad
Lumassina (#3312) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Marsigliana nera (#1968) NR, T, none, Sd, H, ITA, Trad
Minnella bianca (#2059) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Montu (#2050) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Negrara veronese = Negronza (#2036) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Nerello Cappuccio (#1321) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Neretta cuneese (#2404) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Nuragus = Semidano (#2022) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Ortrugo (#2040) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Pallagrello bianco (#3334) B, T, none, Sd, H, ITA, Trad
Pedevenda (#1292) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Perini nera (#3322) N, nd, nd, Sd, nd, ITA, Trad
Piccolit (#1308) B, W, none, Sd, F, ITA, Trad
Plassa (#2219) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Rosetta di montagna (#3323) Rs, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Rossignola (#1296) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Sagrantino (#3574) N, W, none, Sd, nd, ITA, Trad
San Lorenzo (#3575) nd, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Sciascinoso (#1331) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Sgavetta (#2357) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Trebbiano Emiliano (#3333) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Trebbiano spoletino (#2414) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Trippa di bo rosso (#3315) N, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Uva di Trojanero (#3338) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Verdea noir (#3339) N, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Verdealbara (#3325) B, WT, none, Sd, H, ITA, Trad
Verduzzo friulano (#1302) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Verduzzo trevigiano (#2359) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad
Vernaccia di San Gimignano (#2360) B, W, none, Sd, H, ITA, Trad

Eastern Europe (EEUR)

Aptiche aga (#61) Rg, T, none, Sd, H, ROU, Trad
Badacsonyi Somzölö (#82) B, WT, none, Sd, H, HUN, Trad
Burgrave de Hongrie (#465) Rs, T, none, Sd, H, HUN, Trad
Cioinic (#2241) B, WT, none, Sd, F, ROU, Trad
Coadă vulpii (#2242) Rs, T, none, Sd, F, ROU, Trad

Balkan Peninsula (BALP)

Aïdani faux (Collection Torres S.A.) (#3683) B, W, none, Sd, nd, GRC, Trad
Aïdani mavro (#1788) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Amfioni (#2987) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Ampelaktiotico galano (#2988) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Araklinos (#1805) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Asprouda de Santorini (#1799) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Athiri lefko (Kotinis) (#3002) B, WT, none, Sd, H, GRC, Trad
Corinthe blanc (#1803) B, T, none, Sdless, H, GRC, Trad
Debit = Puljiznac (#1638) B, W, none, Sd, H, HRV, Trad
Dermatas (#269) B, WT, none, Sd, H, GRC, Trad
Hebron blanc (#1675) B, WT, none, Sd, H, CYP, Trad
Kouroupsita (#2285) NR, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Kroustalli (#1768) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Kujundzusa (#1651) B, W, none, Sd, H, HRV, Trad
Luna nera (#3640) N, W, none, Sd, H, YUG, Trad
Malagousia (#3397) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Maloukato (#2289) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Malvasia istriana (#1844) B, W, none, Sd, H, HRV, Trad
Maratheftico (#2167) N, T, none, Sd, F, CYP, Trad

Russia & Ukraine (RUUK)

Agadaï (#2189) B, T, none, Sd, H, RUS, Trad
Ak ouzioum tagapskii (#2897) B, W, none, Sd, H, RUS, Trad
Alburla (#1606) Rs, WT, none, Sd, H, UKR, Trad
Dili kaftar (#3159) Rs, W, nd, Sd, H, UKR, Trad
Dondglabi noir (Collection Kichinev) (#3675) N, WT, none, Sd, H, RUS, Trad
Kolossië gebirgig (#3433) N, T, none, Sd, F, UKR, Trad
Koutlasky belyi (#3160) Rs, T, none, Sd, H, UKR, Trad

Caucasus & Turkey (CAUC)

Ag Kiourdach faux (Collection Kichinev) (#2842) N, nd, nd, nd, H, AZE, Trad
Alexandroouli (#2500) N, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Ambary (#2993) B, T, none, Sd, F, ARM, Trad
Arna-guirna (#2899) B, W, none, Sd, F, AZE, Trad
Avassirkhva (#2499) B, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Bayan Shirei (#2271) B, W, none, Sd, H, AZE, Trad
Bogazkere (#2104) N, W, none, Sd, H, TUR, Trad
Boudechouri tcherny (#2685) NR, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Doppel Augen (#3151) B, T, none, Sd, nd, AZE, Trad
Emir (#3659) B, W, none, Sd, H, TUR, Trad
Gantziandan (#2902) B, T, none, Sd, H, ARM, Trad
Glycostaphyllo (#1685) Rg, W, none, Sd, H, TUR, Trad
Horoz karasi (#2106) N, WT, none, Sd, H, TUR, Trad
Krakhouna (#2638) B, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Lkeny chernyi (#2640) N, W, none, Sd, H, AZE, Trad
Matrassa (#2642) N, W, none, Sd, H, AZE, Trad
Mgaloblichvili (#2643) N, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Müsküle (#2625) B, T, none, Sd, H, TUR, Trad

Galbena de Odobesti (#2136) B, W, none, Sd, H, ROU, Trad
Gamza de Varna (#2427) N, W, none, Sd, H, BGR, Trad
Revellioti (#3449) Rs, W, none, Sd, H, HUN, Trad
Velika (#3418) N, T, none, Sd, H, BGR, Mod

Mavrostypho (#2292) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Mavrotragano (#2291) N, W, nd, Sd, nd, GRC, Trad
Okatac faux (#3639) B, WT, nd, nd, F, YUG, Trad
Pardala (#3389) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Poikilias Archanes B mavro-kokkino (#3714) NR, W, none, Sd, nd, GRC, Trad
Poikilias Fourfouras K mavro (#3740) N, W, none, Sd, nd, GRC, Trad
Poikilias Nemea 2 lefko (#3711) B, W, none, Sd, nd, GRC, Trad
Potamissio (#2306) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Rudezusa (#1636) N, WT, none, Sd, H, HRV, Trad
Serifiotico noir (#3387) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Steinschiller weisser (#1579) B, W, none, Sd, H, SCG, Trad
Strophylatico (#2318) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Tsambato (#2321) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Voudomato (#2323) N, W, none, Sd, H, GRC, Trad
Zante blanc (Collection Ravaz) (#3385) B, W, none, Sd, H, GRC, Trad

Lialmigui (#2844) B, WT, none, Sd, H, MDA, Trad
Mesisti (#3439) Rs, W, nd, nd, nd, RUS, Trad
Nassau (#3642) B, W, none, Sd, H, URS, Trad
Pavlo izyum (#3436) B, W, none, Sd, H, UKR, Trad
Rindjaga (#2855) N, WT, none, Sd, H, UKR, Trad
Vigne sauvage faux (Collection Kichinev) (#3430) B, T, none, Sd, H, MDA, Trad
Zorevoi (#3442) Rs, T, nd, Sd, nd, RUS, Mod

Odjalechi faux (#3598) N, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Odjaleschi (#2226) N, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Öküzgözü (#2099) N, T, none, Sd, H, TUR, Trad
Oussakhelourri (#2662) N, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Peygamber üzümü (#2340) B, T, none, Sd, H, TUR, Trad
Rosaky rose faux (#3403) Rs, T, none, Sd, F, TUR, Trad
Sapéré otskhanouri faux (#2655) N, WT, none, Sd, F, GEO, Trad
Skhilatubani (#3599) N, W, none, Sd, nd, GEO, Trad
Tavkveri (#1218) N, W, none, Sd, F, AZE, Trad
Tsolikouri (#2668) B, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Tzitzka (#2667) B, W, none, Sd, H, GEO, Trad
Vigne blanche (Collection Ravaz) (#3291) N, T, none, Sd, H, TUR, Trad
Vigne sauvage faux Fethiye 58-64 (#3289) nd, nd, nd, Sd, M, TUR, Trad
Vigne sauvage faux Guemuelder 105-64 (#3290) N, nd, none, Sd, F, TUR, Trad

Near East (NEAS)

Achlamiche (#2991) B, T, none, Sd, H, SYR, Trad
 Ahmar (#1713) Rs, T, none, Sd, F, LBN, Trad
 Assali al arous (#583) B, T, none, Sd, H, LBN, Trad
 Bayadi de Syrie (#2997) B, T, none, Sd, H, SYR, Trad
 Chahnani (#1744) B, T, none, Sd, F, LBN, Trad
 Chami abiad (#3221) B, T, none, Sd, H, SYR, Trad
 Dourbali (#3217) B, T, none, Sd, H, SYR, Trad

Fayoumi = Belz-el-Anza (#1760) B, T, none, Sd, H, EGY, Trad
 Hweidi (#3597) B, T, none, Sd, H, SYR, Trad
 Kasoufi de la Bekaa (#1715) B, W, none, Sd, H, LBN, Trad
 Medouar (#3381) nd, nd, nd, Sd, nd, ISR, Trad
 Obeidi (#1718) B, T, none, Sd, H, LBN, Trad
 Odem = Spiegel-Roy 2/71-16 (#3056) Rg, T, none, Sd, H, ISR, Mod
 Sebai assouad (#2179) N, T, none, Sd, H, LBN, Trad

Middle East (MEAS)

A Kalatchel (#2076) B, WT, none, Sd, H, IRN, Trad
 Askari noir (#2088) N, T, none, Sd, H, IRN, Trad
 Khindogny (#2664) N, W, none, Sd, H, IRN, Trad
 Malahy (#3238) NR, T, none, Sd, F, IRN, Trad

Peïneri (#3596) B, T, nd, Sd, F, IRN, Trad
 Sahilii (#2078) B, WT, none, Sd, H, IRN, Trad
 Schiradzouli = Tebrizi (#1736) B, T, none, Sd, H, IRN, Trad
 Yhsouh ali (#2077) B, T, none, Sd, H, IRN, Trad

Central Asia & Far East (FEAS)

Bakhtiori (#156) B, W, none, Sd, H, UZB, Trad
 Chirai obak (#1186) B, W, none, Sd, H, TJK, Trad
 Golodan (#3600) B, T, none, Sd, nd, AFG, Trad
 Itchkimar biely (#2845) B, T, none, Sd, F, UZB, Trad
 Kandahari siah (#1746) NR, T, none, Sd, F, AFG, Trad
 Kara ouzume Aschkhabadsky (#2276) N, WT, none, Sd, H, TKM, Trad
 Nimrang rouge (#2736) Rg, T, none, Sd, H, UZB, Trad

Obak biely (#2650) B, T, none, Sd, H, UZB, Trad
 Porsi Shekerek (#3647) B, T, none, Sd, F, TKM, Trad
 Soïaki (#2657) B, W, none, Sd, H, UZB, Trad
 Sourkhak biely (#2856) B, T, none, Sd, F, UZB, Trad

New World Vineyards (NEWO)

B 40-97 (Ramming) (#3617) B, T, muscat, Sdless, H, USA, Mod
 Christmas rose (#2876) Rg, T, none, Sd, H, USA, Mod

July Muscat (#2282) B, T, muscat, Sd, H, USA, Mod
 Red globe (#2877) NR, T, none, Sd, H, USA, Mod

Non determined (nd)

Obak blanc faux (#3263) N, nd, nd, nd, nd, Trad
 Perrier noir (#180) N, T, none, Sd, H, nd, Trad

Annexe D

Liste des variétés cultivées (*Vitis vinifera* subsp. *sativa*) incluses dans l'échantillon de travail. Couleur : *N* noir, *NR* noir-rougeâtre, *Rg* rouge, *G* gris, *Rs* rose, *B* blanc. Usage des raisins : *C* cuve, *CT* cuve-table, *T* table. Saveur : simple (neutre), aromatique, muscatée. Pépins : *pép.* présence, *apyr.* apyrène (absence). Sexe : *H* hermaphrodite, *F* femelle. Pays d'origine : codes d'après le standard ISO 3166-1 alpha 3. Catégories historiques a priori : *C-PRIM* cépage primitif, *C-ANCI* cépage ancien, *C-MODE* cépage moderne, *C-CONT* cépage contemporain.

Nom variété	Code	Couleur	Usage	Saveur	Pépins	Sexe	Pays d'origine	Catégorie historique	Groupe neutre	Chloro-type
Abouhou = Asserghin	1992	N	T	simple	pép.	F	MAR	C-ANCI	N4Aa	C
Achlamiche	2991	B	T	simple	pép.	H	SYR	C-ANCI	N4Aa	D
Aetonychi mavro	1764	N	T	simple	pép.	H	GRC	C-MODE	N4Aa	D
Affenthaler	1583	N	C	simple	pép.	H	DEU	nd	N2Ab	A
Ag isioum	1563	B	C	simple	pép.	H	URS	nd	N3Bb	C
Agadaï	2189	B	T	simple	pép.	H	RUS	C-ANCI	N3Bb	D
Agourane	1898	B	CT	simple	pép.	H	DZA	C-ANCI	N1Ab	C
Ahmar Derani	2628	Rg	T	simple	pép.	H	SYR	nd	N4Aa	C
Ahmeur bou Ahmeur	710	Rg	T	simple	pép.	H	DZA	C-ANCI	N4Ab	D
Aïdani mavro	1788	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N3Bc	D
Aïn el Bouma	1901	B	T	simple	pép.	H	DZA	C-MODE	N2Aa	C
Ak ouzioum tagapskii	2897	B	C	simple	pép.	H	RUS	C-ANCI	N4Aa	C
Alarije = Subirat Parent	1449	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-MODE	N3Aa	A
Alba imputotato	44	B	C	simple	pép.	F	ROU	C-MODE	N2Aa	C
Albaranzeuli bianco	2342	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Aa	D
Alexandroouli	2500	N	C	simple	pép.	H	GEO	C-PRIM	N4Bb	B
Alfrocheiro preto	50	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N1Aa	A
Alicante Henri Bouschet	514	Nt	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N3Aa	A
Altesse	167	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	D
Alvarinho	55	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Ba	A
Amaral = Caiño longo	1459	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N1Bb	nd
Ambarj	2993	B	T	simple	pép.	F	ARM	C-ANCI	N3Bc	C
Amessasse	1892	B	C	simple	pép.	H	DZA	C-ANCI	N1Ab	A
Amigne	1840	B	C	simple	pép.	H	CHE	C-PRIM	N1Aa	A
Ampelakiotico galano	2988	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N3Aa	D
Ancellota	2049	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	A
Ansonica = Insolia	1307	B	CT	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Aa	A
Aouillat	403	B	C	simple	pép.	F	FRA	nd	N1Aa	A
Aragatzi	2113	Rs	T	simple	pép.	F	ARM	C-CONT	N4Ba	C
Araklinos	1805	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N2Ab	D
Arbane	219	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	D
Argant	261	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N2Ab	D
Arinarnoa	2747	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Bb	D
Arinto do Dão	1527	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N3Aa	A
Arna-guirna	2899	B	C	simple	pép.	F	AZE	C-ANCI	N3Bc	B
Arneis	2391	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N3Bc	D
Aromriesling	601	B	C	aromat.	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Bb	A

Arrouya	410	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Aa	A
Arvine	1837	B	C	simple	pép.	H	CHE	C-PRIM	N1Bb	D
Askari noir	2088	N	T	simple	pép.	H	IRN	C-ANCI	N3Bb	D
Askéri	2280	B	T	simple	apyr.	H	ARM	C-MODE	N4Ba	C
Asprinio	1332	B	CT	simple	pép.	F	ITA	C-ANCI	N3Bc	A
Asprouda de Santorini	1799	B	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N3Bc	D
Assali al arous	583	B	T	simple	pép.	H	LBN	C-ANCI	N4Aa	D
Assouad karech	564	N	C	simple	pép.	H	LBN	C-ANCI	N4Aa	D
Assouad Koupti	3220	N	C	nd	pép.	H	SYR	nd	N4Aa	C
Assoued kere	1695	B	T	simple	pép.	H	ISR	nd	N4Aa	D
Asswad Abou Khislé	2995	N	T	simple	pép.	F	SYR	nd	N4Aa	D
Assyl kara	2505	N	C	simple	pép.	H	RUS	C-ANCI	N4Aa	D
Athiri lefko (Kotinis)	3002	B	CT	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N1Aa	D
Avassirkhva	2499	B	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N3Ba	A
Azizi el Jaïa	2003	B	T	simple	pép.	H	MAR	nd	N4Ab	B
Babica crna	3746	N	C	simple	pép.	H	HRV	nd	N3Bc	C
	2725	B	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ba	D
Bacchus = Geilweilerhof 33-29-133										
Badagui noir	3670	N	C	simple	pép.	nd	GEO	C-PRIM	N3Ba	A
Baga	1509	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N3Ba	A
Bajor kék = Augster blau	1580	N	C	simple	pép.	F	HUN	C-MODE	N2Aa	C
Bakhtiori	156	B	C	simple	pép.	H	UZB	C-ANCI	N4Bb	C
Balouti (Abbaye de Latroun)	3237	nd	T	nd	nd	H	ISR	C-MODE	N3Aa	D
Baratcsuha szürke	2931	G	C	simple	pép.	H	HUN	C-ANCI	N1Aa	D
Baresana = Korithi aspro	1766	B	T	simple	pép.	H	ITA	nd	N4Ba	C
Barlinka	2225	N	T	simple	pép.	H	ZAF	C-ANCI	N4Ab	nd
Barlinka faux (Almeria)	3602	N	T	nd	pép.	nd	ZAF	C-MODE	N3Bc	D
Baserri	2890	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Ba	A
Basilikumtraube	1600	B	CT	aromat.	pép.	H	DEU	C-MODE	N1Ba	D
Bastardo espanhol	3193	N	CT	simple	pép.	nd	PRT	C-MODE	N3Aa	A
Bastardo Magaratchskii	1184	N	C	simple	pép.	H	UKR	C-CONT	N3Bc	A
Bayadi de Syrie	2997	B	T	simple	pép.	H	SYR	C-ANCI	N4Aa	D
Bayan Shirei	2271	B	C	simple	pép.	H	AZE	C-ANCI	N1Ab	B
Béclan	262	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	A
Belle Denise	3499	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	A
Bellone	1338	B	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N3Bc	D
Bermestia bianca	1252	B	T	simple	pép.	F	ITA	C-ANCI	N4Ab	D
Bezoul el Aouda	1904	NR	T	simple	pép.	H	MAR	C-MODE	N4Ba	C
Bezoul el Kelba	1899	B	T	simple	pép.	H	TUN	C-ANCI	N2Aa	C
Bicane	696	B	T	simple	pép.	F	nd	C-ANCI	N1Aa	C
Big Muscat seedless = CG 235-023 = XE 9	3608	B	T	aromat.	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	C
Big Perlon	3061	N	T	simple	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	C
Black Monukka	1830	N	T	simple	apyr.	H	USA	C-MODE	N4Ba	C
Black Morocco	757	N	T	simple	pép.	F	MAR	C-ANCI	N1Ba	A
Blanc de Rhafsai	2002	B	T	simple	pép.	H	MAR	C-MODE	N3Bc	A
Blank Blauer = Vulpea	1631	NR	C	simple	pép.	H	AUT	C-MODE	N2Aa	D
Bobal	29	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Bc	A
Bogazkere	2104	N	C	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N4Aa	C
Bombino bianco	1341	B	CT	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N3Bc	D
Bonamico	1354	N	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N1Bb	D

Bondola	3483	N	C	simple	pép.	H	CHE	C-ANCI	N1Ab	D
Brachetto	1242	N	C	aromat.	pép.	H	ITA	nd	N1Ab	D
Breider 5-6	2327	Rs	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Bb	C
Brun Fourca	60	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Aa	A
Cabernet franc	324	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Bb	D
Cabernet-Sauvignon	322	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Bb	D
Cacaboué	2070	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Bb	A
Cahours	3093	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	D
Calabrese = Nero d'Avola	1316	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Camaralet	3672	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	A
Camaraou noir	411	N	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Ba	A
Carcajolo	1531	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N1Aa	A
Cardinal = G 10-30	1095	Rg	T	simple	pép.	H	USA	C-CONT	N4Ba	B
Carignan	18	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N2Aa	A
Carina (Australie)	3280	N	CT	simple	apyr.	F	AUS	C-CONT	N1Ba	A
Casetta	3181	N	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N1Aa	A
Castelão = Periquita	1521	N	CT	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N3Aa	A
Catarratto bianco	1304	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Cayam	3106	B	C	nd	pép.	nd	FRA	C-ANCI	N1Aa	C
Centennial seedless	2874	B	T	muscat	apyr.	H	USA	C-CONT	N4Ba	D
César	225	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N2Aa	D
Chahnani	1744	B	T	simple	pép.	F	LBN	nd	N4Aa	C
Chaouch blanc	1673	B	T	simple	pép.	F	TUR	C-ANCI	N1Ab	D
Chaptal	791	B	T	simple	pép.	F	FRA	C-CONT	N4Ba	nd
Chardonnay	199	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	C
Chasselas	585	B	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Chatus	129	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	D
Chava	3206	N	C	simple	pép.	H	ROU	C-PRIM	N3Ba	B
Chenin	293	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Chirai obak	1186	B	C	simple	pép.	H	TJK	C-ANCI	N3Bc	D
Chouchillon	192	B	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Aa	D
Ciliegiolo	1339	N	CT	simple	pép.	H	ITA	C-MODE	N1Ab	D
Cinsaut	5	N	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	C
Clairette	26	B	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	C
Claverie coulard	1217	B	C	simple	pép.	F	FRA	C-MODE	N1Aa	A
Coda vulpii	2242	Rs	T	simple	pép.	F	ROU	C-ANCI	N4Aa	C
Coarna alba	749	B	T	simple	pép.	F	ROU	C-MODE	N2Aa	C
Coda di volpe bianca	1261	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N2Aa	D
Colorino	1353	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Ab	A
Completer	2942	B	C	simple	pép.	H	CHE	C-ANCI	N1Bb	D
Corbeau	157	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	D
Corbina vicentina o nostrana	1280	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Bb	A
Courbu	413	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	A
Crimposie	2243	B	C	simple	pép.	F	ROU	C-MODE	N2Aa	C
Crimson seedless	3049	Rg	T	simple	apyr.	H	USA	C-CONT	N4Ba	D
Criolla grande sanjuanina	2118	N	CT	simple	pép.	F	ARG	C-MODE	N4Ba	D
Croatina	1278	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Ab	D
Dabouki	735	B	T	simple	pép.	H	ISR	C-ANCI	N4Aa	D
Danugue	666	N	CT	simple	pép.	H	ESP	nd	N3Aa	D
Darkaia noir	728	N	T	simple	pép.	F	MAR	C-ANCI	N3Bc	B

Datal	2795	B	T	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N4Ba	B
Dattier de Beyrouth = Afuz Ali	634	B	T	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N3Bc	A
Deckrot = Fb 119-39	3463	Nt	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ba	A
Dedo de dama	2630	B	T	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N4Ab	C
Dermatas	269	B	CT	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N3Aa	D
Diagalves	1536	B	CT	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N4Ab	A
Dili kaftar	3159	Rs	C	nd	pép.	H	UKR	C-ANCI	N3Bb	C
Dimiat	1666	B	CT	simple	pép.	H	BGR	C-MODE	N2Aa	C
Dimrit	2107	N	C	simple	pép.	H	TUR	nd	N3Bc	D
Djoura ousum	2782	Rs	T	simple	pép.	H	UZB	C-CONT	N4Ba	nd
Doight du neige	3214	NR	T	simple	pép.	H	SYR	C-MODE	N4Aa	D
Dolcetto	1244	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Dongine	184	B	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	A
Donzelinho branco	2892	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Ba	D
Doppel Augen	3151	B	T	simple	pép.	nd	AZE	nd	N3Bc	D
Dornfelder = We S 341	3125	Nt	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ba	nd
Douradinha	409	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N1Ba	A
Durif	159	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	A
Emerald seedless	2708	B	T	simple	apyr.	H	USA	C-CONT	N4Ba	D
Emir	3659	B	C	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N3Bc	D
Epinou	243	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N2Ab	A
Espadeiro tinto	1498	N	C	simple	pép.	H	PRT	nd	N1Bb	A
Estaca saouma	31	N	C	simple	pép.	F	FRA	C-ANCI	N2Ab	A
Falanghina	2400	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Bb	A
Fer	353	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Ferlongo = H 34-49-69	3200	N	T	simple	pép.	H	PRT	C-CONT	N3Bc	C
Ferral = Prunesta rosso violacea	2234	Rg	T	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N3Bc	A
Ferral tamara	2029	Rg	T	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N4Ab	C
Feteasca alba = Leanyka	1661	B	C	simple	pép.	H	ROU	C-PRIM	N2Ab	C
Fiano	1260	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Fiesta	3067	B	T	simple	apyr.	H	USA	C-CONT	N4Ba	nd
Flame seedless	2714	Rg	T	simple	apyr.	H	USA	C-CONT	N1Ba	B
Flora	351	Rs	C	simple	pép.	H	USA	C-CONT	N1Ba	D
Fokiano	1797	NR	CT	simple	pép.	H	GRC	nd	N3Bc	A
Frankenthal = Schiava grossa	766	N	CT	simple	pép.	H	nd	C-ANCI	N1Ab	D
Freisa	1245	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Ab	D
Fuella nera	100	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ab	A
Fumin	2371	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Bb	D
Furmint	25	B	C	simple	pép.	H	HUN	C-MODE	N2Aa	nd
Galbena de Odobesti	2136	B	C	simple	pép.	H	ROU	C-ANCI	N2Ab	D
Galbena uriasa	2472	B	C	simple	pép.	H	ROU	nd	N2Aa	C
Galotta	3484	N	C	simple	pép.	H	CHE	C-CONT	N1Bb	A
Gamaret	2966	N	C	simple	pép.	H	CHE	C-CONT	N1Ba	C
Gamay	230	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	C
Gamza de Varna	2427	N	C	simple	pép.	H	BGR	C-ANCI	N2Aa	D
Gantziandan	2902	B	T	simple	pép.	H	ARM	C-ANCI	N3Bc	B
Garganega = Grecanico	1264	B	CT	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Garrido macho	1972	B	CT	simple	pép.	H	ESP	nd	N3Bc	A
Genk Uzum	789	B	T	simple	pép.	F	TUR	nd	N2Aa	A

Genovèse	121	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ab	D
Gheméra	329	Rg	C	simple	pép.	H	GRC	nd	N3Bc	D
Gibi = Hebéñ	45	B	C	simple	pép.	F	ESP	C-ANCI	N3Aa	A
Glycostaphyllo	1685	Rg	C	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N4Ab	A
Goher	2244	B	C	simple	pép.	F	HUN	C-MODE	N2Aa	C
Goldriesling	597	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Ba	A
Golodan	3600	B	T	simple	pép.	nd	AFG	C-ANCI	N4Bb	nd
	211	B	C	simple	pép.	H	nd	C-ANCI	N2Ab	C
Gouais blanc = Heunisch weiss										
Graeco	3224	B	C	simple	pép.	H	TUN	nd	N1Ab	A
Grappenoux	1181	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Grassen	110	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ab	A
Grec rouge	669	Rs	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	A
Grechetto	2375	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Greco bianco	2373	B	C	other	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Greco di Tufo	1273	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Grenache = Garnacha	34	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Aa	A
Grignolino	2041	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Bb	D
Grillo	1306	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-MODE	N4Ba	D
Gros Colman	774	N	T	simple	pép.	H	RUS	C-MODE	N3Bc	B
Gros Maroc	775	N	T	simple	pép.	H	nd	C-MODE	N4Ab	A
Hadari = Gounaïa	1893	B	T	simple	pép.	H	MAR	nd	N4Aa	C
Hans	1595	Rs	C	simple	pép.	H	DEU	nd	N2Aa	A
Harslevelu	1609	B	C	simple	pép.	H	HUN	C-ANCI	N2Aa	C
Hebron blanc	1675	B	CT	simple	pép.	H	CYP	C-ANCI	N2Aa	C
Heptakilo	743	N	T	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N4Aa	B
Heroldrebe = We S 130	2745	N	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ba	C
Heunisch rot	1575	Rs	C	simple	pép.	H	AUT	nd	N2Aa	C
Heunisch schwarz	1576	N	C	simple	pép.	F	DEU	nd	N1Ba	D
Houssein rouge	3260	NR	T	simple	pép.	nd	nd	C-MODE	N4Bb	C
Humagne blanc	361	B	C	simple	pép.	H	CHE	C-ANCI	N1Aa	D
Hunisa	2903	NR	T	simple	pép.	F	IRN	nd	N4Aa	D
Hweidi	3597	B	T	simple	pép.	H	SYR	C-ANCI	N4Aa	C
Ichkimar	1221	Rg	T	simple	pép.	F	UZB	nd	N4Bb	C
Irsay Oliver	1448	B	CT	muscat	pép.	H	HUN	C-CONT	N4Ba	C
Italia = Pirovano 65	926	B	T	muscat	pép.	H	ITA	C-CONT	N4Ab	C
Itchkimar biely	2845	B	T	simple	pép.	F	UZB	C-ANCI	N3Bb	D
Ithaki	2906	Rs	T	simple	pép.	H	GRC	C-CONT	N1Aa	C
Jardovany fekete	2812	N	C	simple	pép.	H	HUN	nd	N2Aa	nd
Joubertin	154	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	A
Kadarka	1610	N	C	simple	pép.	H	HUN	C-MODE	N2Aa	D
Kandahari siah	1746	NR	T	simple	pép.	F	AFG	C-ANCI	N4Bb	D
Kanzler = Alzey 3983	2707	B	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ba	A
	3242	B	C	simple	pép.	H	nd	nd	N3Ba	B
Kapistroni tétri hermaphrodite (Coll. Kichinev)										
Kara ouzume Aschkhabadsky	2276	N	CT	simple	pép.	H	TKM	C-ANCI	N3Bb	C
Karitsiotis	1784	N	C	simple	pép.	H	GRC	nd	N1Ba	D
Kasoufi de la Bekaa	1715	B	C	simple	pép.	H	LBN	C-ANCI	N4Aa	D
Katta-kourgan	556	B	T	simple	pép.	F	UZB	C-ANCI	N4Bb	D
Khalt	2013	B	C	simple	pép.	H	TUN	nd	N4Aa	D

Khikhvi	2279	B	C	simple	pép.	H	GEO	C-PRIM	N3Ba	B
Khindogny	2664	N	C	simple	pép.	H	IRN	C-ANCI	N3Bc	D
Khossainé blanc	1227	B	T	simple	pép.	H	UZB	C-ANCI	N4Bb	C
Kichmich tcherni	3264	N	T	simple	apyr.	H	TUR	C-ANCI	N4Ba	D
Kincsem	1944	Rg	CT	simple	pép.	H	HUN	C-CONT	N1Bb	D
Kizil sapak faux	746	N	C	simple	pép.	H	URS	C-MODE	N4Bb	C
Kizil Yakdona	3432	Rs	T	simple	pép.	F	UKR	C-MODE	N4Bb	C
Königstraube	2148	B	CT	simple	pép.	H	TCH	C-ANCI	N3Bc	D
Koritsanos	2031	NR	C	simple	pép.	H	GRC	nd	N2Ab	D
Kouroupsa	2285	NR	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N3Aa	A
Koutlasky belyi	3160	Rs	T	simple	pép.	H	UKR	C-ANCI	N3Bb	C
Kövidinka	1578	Rs	C	simple	pép.	H	YUG	C-ANCI	N2Aa	C
Koz ouzioum	2635	B	T	simple	pép.	F	RUS	C-ANCI	N3Bb	C
Krakhouna	2638	B	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N3Ba	A
Ladikino = Psarosyriko	2181	NR	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N4Aa	D
Lagrein	1287	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-MODE	N1Bb	D
Lambrusco di Sorbara	2045	N	C	simple	pép.	F	ITA	C-PRIM	N1Bb	D
Lambrusco Maestri	2047	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	A
Lambrusco Marani	2349	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	D
Lambrusco Salamino (Collection Conegliano)	3328	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	A
Lameiro	3380	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Ba	A
Landroter = Cornalin du Valais	2694	N	C	simple	pép.	H	CHE	nd	N1Ab	D
Lauzet	424	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Len de l'El	446	B	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Ba	D
Lialmigui	2844	B	CT	simple	pép.	H	MDA	C-ANCI	N3Bc	D
Lignan	646	B	T	simple	pép.	H	ITA	C-MODE	N1Ab	D
Limberger = Blaufränkisch	251	N	C	simple	pép.	H	AUT	C-ANCI	N2Ab	C
Lisztes feher	2808	B	C	simple	pép.	H	HUN	C-ANCI	N2Aa	C
Louali	2165	B	T	simple	pép.	H	DZA	C-MODE	N4Ab	C
Loureiro	1538	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N1Bb	A
Lumassina	3312	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N3Bc	D
Macabeu	46	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-MODE	N3Bc	A
Madeleine angevine Oberlin	622	B	T	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N3Bc	C
Madeleine de Clermont	2233	B	T	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N4Ba	C
Madeleine Salomon = Agostenga blanc	649	B	T	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	A
Magdeleine noire des Charentes	3516	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	C
Mai 3 = Plovdiv II-6-16	3409	B	T	simple	pép.	H	BGR	C-CONT	N4Ba	A
Maingonnat 3 L 1	2543	B	C	simple	pép.	H	TUN	C-CONT	N3Bc	A
Malvar	1371	B	CT	simple	pép.	H	ESP	C-MODE	N3Aa	A
Malvarisco	2131	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Aa	A
Malvasia di Sardegna	2166	B	C	aromat.	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Aa	A
Malvasia istriana	1844	B	C	simple	pép.	H	HRV	C-ANCI	N3Bc	D
Mancin	1216	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Maratheftico	2167	N	T	simple	pép.	F	CYP	C-ANCI	N1Ab	C
Marselan	2960	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Bb	D
Matilde	2916	B	T	simple	pép.	H	ITA	C-CONT	N4Ba	C
Matrassa	2642	N	C	simple	pép.	H	AZE	C-ANCI	N3Bc	D

Maturana	1446	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-PRIM	N1Aa	A
Mauzac	443	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	C
Mayorquin = Farana	1900	B	CT	simple	pép.	H	DZA	C-ANCI	N3Aa	A
Medouar	3381	nd	nd	nd	pép.	nd	ISR	C-ANCI	N4Aa	D
Merbein seedless	3620	B	T	simple	apyr.	H	AUS	C-CONT	N3Bc	A
Merlot	326	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Bb	C
Merseguera	1360	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-MODE	N3Aa	A
Meslier Saint-François	397	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	C
Miguel de Arco	1452	N	C	simple	pép.	H	ESP	nd	N3Aa	A
Mission = Pais	1827	N	C	simple	pép.	H	MEX	C-ANCI	N2Aa	D
Molinera gorda	672	Rg	T	simple	pép.	H	ESP	nd	N3Aa	A
Mondeuse	161	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	A
Mondeuse blanche	176	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	A
Monica femelle (Tunisie)	3223	N	C	simple	pép.	F	TUN	C-PRIM	N1Aa	A
Montepulciano	1284	N	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N3Bc	D
Moravia agria	3579	N	C	nd	pép.	H	ESP	C-ANCI	N4Ab	A
Morenoa	3521	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Bb	A
Morrastel = Graciano	9	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N1Aa	A
Moscatel rosado	2120	Rs	T	muscat	pép.	F	ARG	nd	N1Ab	A
Moscato di Terracina	577	B	CT	muscat	pép.	H	ITA	nd	N1Ab	D
Moscatuel = CG 102295	3611	Rs	T	muscat	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	A
Moural	3522	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Mourisco (Collection EVV Amandio Galhano)	3379	nd	nd	nd	pép.	nd	PRT	nd	N1Bb	A
Mourisco tinto = Marufo	1489	N	C	simple	pép.	F	PRT	C-ANCI	N3Aa	D
Mourtaou	2968	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ab	nd
Mourvèdre = Monastrell	64	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N1Aa	A
Mskhali	2644	B	CT	simple	pép.	H	ARM	nd	N4Aa	D
Muscat à petits grains	555	B	C	muscat	pép.	H	GRC	C-ANCI	N1Ab	D
Muscat d'Alexandrie	308	B	CT	muscat	pép.	H	nd	C-MODE	N4Ba	B
Muscat de Roussé	2963	N	T	muscat	pép.	H	BGR	C-CONT	N4Ba	D
Muscat d'Eisenstadt	687	N	T	muscat	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ab	C
Muscat d'Istamboul	398	B	C	muscat	pép.	H	TUN	C-MODE	N4Ba	A
Muscat Ottonel	280	B	C	muscat	pép.	H	FRA	C-CONT	N4Ba	nd
Muscat rouge de Madère = Moscato violetto	576	Rg	T	muscat	pép.	F	ITA	C-MODE	N4Ba	D
Müsküle	2625	B	T	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N3Bc	B
Naosé	1741	Rg	T	simple	apyr.	H	AFG	C-ANCI	N4Ba	D
Nassau	3642	B	C	simple	pép.	H	URS	C-PRIM	N2Aa	D
Nebbiolo	1240	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Négret castrais	1222	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	B
Négret pounjut	442	N	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Bb	C
Negru virtos	1667	N	C	simple	pép.	F	ROU	nd	N2Aa	C
Nehelescol	727	B	T	simple	pép.	H	ISR	C-ANCI	N4Ab	A
Nerello Cappuccio	1321	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Nero grosso	3176	N	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N4Ab	D
Nimrang rouge	2736	Rg	T	simple	pép.	H	UZB	C-ANCI	N4Bb	C
Nincusa	1648	N	CT	simple	pép.	H	HRV	C-MODE	N3Bc	D
Nuragus = Semidano	2022	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N3Bc	D
Obeidi	1718	B	T	simple	pép.	H	LBN	C-ANCI	N4Ba	D
Odem = Spiegel-Roy 2/71-16	3056	Rg	T	simple	pép.	H	ISR	C-CONT	N4Aa	D

Odjaleschi	2226	N	C	simple	pép.	H	GEO	C-PRIM	N3Ba	B
Ofner	2849	B	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N2Aa	C
Ohanes	1365	B	T	simple	pép.	F	ESP	C-ANCI	N4Ab	C
Öküzgözü	2099	N	T	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N4Aa	D
Olivette blanche	667	B	T	simple	pép.	F	nd	C-ANCI	N4Ab	C
Olivette rose	43	Rg	T	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Aa	A
Opsimo Edessis	1769	B	T	simple	pép.	H	GRC	C-MODE	N1Ab	C
Ora	2958	B	T	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N4Ba	nd
Orangetraube	1569	B	CT	aromat.	pép.	H	DEU	C-MODE	N1Ba	A
Orbois	294	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Orlovi nokti	2461	B	T	simple	pép.	H	ROU	C-MODE	N4Ba	C
Örökké piros	2567	Rs	C	muscat	pép.	H	HUN	C-CONT	N1Bb	C
Ortega = Würzburg B 48-21-4	2701	B	C	simple	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Ab	A
Ouliven	81	N	T	simple	pép.	F	FRA	C-ANCI	N4Ab	D
Oussakhelouuri	2662	N	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N3Ba	D
Outanant	2000	B	C	simple	pép.	H	MAR	C-PRIM	N4Aa	C
Pagadebiti = Rollo	114	B	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N2Aa	D
Pannonia kincse	2559	B	T	simple	pép.	H	HUN	C-CONT	N4Ba	C
Papaskarasi	2109	N	C	simple	pép.	H	TUR	C-MODE	N2Aa	C
Pardina = Jaen blanco	1963	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Aa	A
Perle de Csaba	1069	B	T	muscat	pép.	H	HUN	C-CONT	N4Ba	C
Perlon = CG 89-878	3060	N	T	simple	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	D
Persan	164	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Petit Bouschet	479	Nt	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Ba	A
Petit Verdot	328	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Bb	A
Peygamber üzümü	2340	B	T	simple	pép.	H	TUR	C-ANCI	N1Ab	C
Piccolit	1308	B	C	simple	pép.	F	ITA	C-ANCI	N1Bb	D
Piedirosso	2388	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Aa	D
Pinot	193	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	A
Pinotage	2574	N	C	simple	pép.	H	ZAF	C-CONT	N1Aa	C
Piquepoul	11	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	C
Plant d'Arrat	3094	N	C	simple	pép.	F	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Plant de Roubia (Marre)	3088	N	C	simple	pép.	F	FRA	nd	nd	A
Plant de Tabarka 3	3283	nd	nd	nd	pép.	nd	TUN	nd	nd	nd
Plant de Vic 98-N-3 (Collection Torres S.A.)	3308	N	C	simple	pép.	nd	ESP	C-PRIM	N1Aa	A
Plant du Maroc E (Collection Meknès)	2158	N	T	simple	pép.	H	MAR	nd	N3Bc	C
Platyracho	2304	B	C	simple	pép.	H	GRC	nd	N2Ab	D
Plavina crna	1843	N	C	simple	pép.	H	HRV	C-MODE	N1Aa	C
Portugais bleu	450	N	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N2Ab	C
Posip bijeli	1654	B	C	simple	pép.	H	HRV	nd	N2Aa	C
Pougayen	146	N	C	simple	pép.	F	FRA	C-ANCI	N1Aa	A
Poulsard	252	N	C	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Ab	B
Pozsonyi feher	2174	B	C	simple	pép.	H	HUN	C-ANCI	N2Aa	C
Prieto picudo	3309	N	C	nd	pép.	H	ESP	C-ANCI	N1Aa	A
Prima	2973	N	T	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N4Ba	B
Primitivo = Zinfandel	1277	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Aa	C
Prokupac	1630	N	C	simple	pép.	H	SCG	C-ANCI	N2Aa	D
Quebranta	2309	N	C	simple	pép.	H	PER	C-MODE	N3Bc	D
Quiebratinajas	1445	N	C	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Aa	A

Rabigato du Douro	2498	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Aa	B
Raisaine	140	B	CT	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Aa	C
Ramisco	1526	N	C	simple	pép.	H	PRT	nd	N1Bb	A
Rannii Vira	2654	B	T	simple	pép.	H	URS	C-CONT	N4Ba	C
Rassegui	1956	B	CT	simple	pép.	F	TUN	C-MODE	N3Bc	D
Razachie rosie	1887	Rg	T	simple	pép.	H	ROU	nd	N2Aa	C
Red globe	2877	NR	T	simple	pép.	H	USA	C-CONT	N4Ba	D
Reine des Vignes	1078	B	T	muscat	pép.	H	HUN	C-CONT	N4Ba	A
Riesling	274	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N2Ab	A
Riesling bleu (Collection Oberlin)	3073	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Ba	C
Riesling italico	1243	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ba	A
Riminèse = Albana	124	B	C	simple	pép.	H	ITA	nd	N2Aa	D
Rivairenc = Aspiran	1	N	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	D
Roi des précoces	855	N	T	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	C
Romeïco	1812	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-MODE	N2Aa	D
Rosa menna di vacca	1662	Rg	T	simple	pép.	F	ROU	C-ANCI	N3Bc	C
Rossignola	1296	N	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N3Bc	A
Roubinoy de Magaratch = Magaratch 56	2680	N	C	simple	pép.	H	UKR	C-CONT	N3Bc	D
Roublot	227	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	A
Rouge de Fully	2626	N	C	simple	pép.	H	CHE	nd	N1Ba	nd
Roumi noir	1841	N	T	simple	pép.	H	ROU	C-MODE	N3Bc	B
Roussaïtis	2312	Rg	C	simple	pép.	H	GRC	nd	N2Ab	nd
Ruby Cabernet	2313	N	C	simple	pép.	H	USA	C-CONT	N1Bb	A
Rudezusa	1636	N	CT	simple	pép.	H	HRV	C-ANCI	N1Ab	A
Ruzevina	1653	B	CT	simple	pép.	H	HRV	C-MODE	N2Aa	D
Sagrantino	3574	N	C	simple	pép.	nd	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Saint-Laurent	203	N	C	simple	pép.	H	DEU	nd	N1Ba	A
Salba	2592	N	T	simple	pép.	H	ZAF	C-CONT	N2Aa	nd
San Lorenzo	3575	nd	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	D
Santanera	3582	B	C	simple	pép.	H	ESP	C-PRIM	N3Ba	A
Sao Mamede	3591	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Ba	A
Saperavi	1734	N	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N3Bc	D
Sapéré otskhanouri faux	2655	N	CT	simple	pép.	F	GEO	nd	N4Aa	D
Sary pandass	2656	B	C	simple	pép.	F	UKR	C-ANCI	N3Ba	C
Sauvaget noir	106	N	CT	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Aa	C
Savagnin = Traminer	257	B	C	simple	pép.	H	nd	C-PRIM	N1Ba	D
Savvatioano	1781	B	C	simple	pép.	H	GRC	C-MODE	N3Bc	D
Schiradzouli = Tebrizi	1736	B	T	simple	pép.	H	IRN	C-ANCI	N4Ab	D
Semillon	332	B	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Sercial	1532	B	C	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N1Bb	A
Serna INRA = CG 102-354	3065	Rs	T	muscat	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	A
Servanin	186	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N1Bb	A
Siah	2074	B	CT	simple	pép.	H	IRN	nd	N4Aa	nd
Siegerrebe = Scheu 7957	1196	Rs	C	aromat.	pép.	H	DEU	C-CONT	N1Bb	C
Skylopnichtis	1801	NR	C	simple	pép.	F	GRC	C-PRIM	N2Ab	D
Soïaki	2657	B	C	simple	pép.	H	UZB	C-ANCI	N4Bb	C
Sorok Let Oktiabria	2683	Nt	C	simple	pép.	H	UKR	C-CONT	N2Aa	C
Souzao faux	3372	N	C	simple	pép.	nd	PRT	C-PRIM	N1Bb	A
Steinschiller weisser	1579	B	C	simple	pép.	H	SCG	C-ANCI	N1Ab	D

Sublima seedless	3613	B	T	aromat.	apyr.	H	ARG	C-CONT	N4Ba	C
	936	B	T	simple	apyr.	H	ITA	C-CONT	N4Ba	B
Sultana moscata = Pirovano 75										
Sultanine	1566	B	T	simple	apyr.	H	GRC	C-ANCI	N4Ba	C
Sylvaner	270	B	C	simple	pép.	H	AUT	C-ANCI	N2Ab	D
Syrah	150	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-MODE	N1Ba	A
Sytanich	3559	N	C	nd	pép.	nd	FRA	C-PRIM	N1Ba	A
Tachtas	1815	B	CT	simple	pép.	H	GRC	nd	N4Aa	D
Tagobi	2659	N	T	simple	pép.	F	TJK	nd	N4Bb	C
Tantovina	1620	B	C	simple	pép.	H	AUT	C-ANCI	N1Ab	C
Tarrango	2839	N	C	simple	pép.	H	AUS	C-CONT	N1Bb	A
Tavkveri	1218	N	C	simple	pép.	F	AZE	C-ANCI	N3Bc	B
Teinturier	303	Nt	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	A
Terret Bouschet	537	Nt	C	simple	pép.	H	FRA	C-CONT	N1Aa	C
Teta de Vaca	1367	B	T	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Bc	A
Tibouren	86	N	CT	simple	pép.	H	FRA	nd	N1Ab	D
Tini	1955	Rg	T	simple	pép.	H	MAR	C-PRIM	N4Ab	B
Tinta Barroca	2823	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-MODE	N3Aa	D
Tinto Cao	1488	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Aa	A
Torrentès riojano	2425	B	C	muscat	pép.	H	ARG	C-MODE	N4Ba	D
Touriga nacional	1493	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N1Bb	A
Trebbiano spoletino	2414	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Tressot	224	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N1Ba	D
Tsitsa Kaprei	2471	B	T	simple	pép.	H	ROU	nd	N3Ba	B
Tsolikouri	2668	B	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N1Ab	A
Turki	1957	Rs	T	simple	pép.	H	TUN	C-MODE	N4Aa	D
Tzitzka	2667	B	C	simple	pép.	H	GEO	C-ANCI	N3Ba	A
	74	B	CT	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N2Aa	D
Ugni blanc = Trebbiano toscano										
Urmi dinka	3456	B	C	simple	pép.	H	HUN	C-MODE	N2Aa	D
Uva di Trojanero	3338	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	D
Valenci blanco = Beba	660	B	T	simple	pép.	H	ESP	C-ANCI	N3Aa	A
	3281	Rs	T	nd	pép.	H	TUN	nd	N4Aa	D
Variété d'oasis Bou Chemma 46										
Velika	3418	N	T	simple	pép.	H	BGR	C-CONT	N4Ba	nd
Velteliner rouge	284	Rs	C	simple	pép.	H	AUT	C-ANCI	N2Aa	D
Velteliner vert	285	B	C	simple	pép.	H	AUT	C-PRIM	N1Ba	C
Verdea noir	3339	N	CT	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Bb	D
Verdeca = Lagorthi	390	B	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N2Aa	D
Verdelho tinto	3205	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-ANCI	N1Ba	A
Verdelho tinto femelle	1494	N	C	simple	pép.	F	PRT	nd	N1Bb	A
Verduzzo friulano	1302	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-PRIM	N1Bb	A
Verjus	2868	B	T	simple	pép.	H	FRA	C-ANCI	N4Ab	A
Vernaccia di San Gimignano	2360	B	C	simple	pép.	H	ITA	C-ANCI	N1Ab	D
Victoria	3209	B	T	simple	pép.	H	ROU	C-CONT	N4Ba	B
	3289	nd	nd	nd	pép.	nd	TUR	nd	nd	A
Vigne sauvage faux Fethiye 58-64										
Vinhão = Souzao	1483	N	C	simple	pép.	H	PRT	C-PRIM	N1Bb	A
Vintaïu	3070	N	C	simple	pép.	H	FRA	C-PRIM	N2Ab	D
Voskeat	2511	B	C	simple	pép.	H	ARM	nd	N3Bb	D
Voudomato	2323	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N1Ab	D

Wildbacher blau	1602	N	C	simple	pép.	H	AUT	C-PRIM	N1Bb	A
Wildrebe von Bauer	3477	N	C	simple	pép.	F	DEU	C-PRIM	N1Aa	C
Xynomavro	2128	N	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N2Ab	D
Yaï isioum rosovy	2687	Rs	T	simple	pép.	H	RUS	nd	N3Bb	C
Zante blanc (Collection Ravaz)	3385	B	C	simple	pép.	H	GRC	C-ANCI	N1Aa	A
Zweigelt blau	2860	N	C	simple	pép.	H	AUT	C-CONT	N1Ba	A

Annexe E

Séquence et position des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A*, d'après le génome de référence PN40024, version 12 X (www.genoscope.cns.fr/externe/GenomeBrowser/Vitis). Les séquences grisées correspondent aux régions non traduites (UTR) et celles en rouge correspondent aux exons.

Gène *VvMybA1*

Position : *gene ID* GSVIVT01022654001 et GSVIVT01022659001, chromosome 2, Scaffold 33, de 14239300 à 14251600

Remarque : le génotype PN40024 possède l'élément GRET1 (allèle blanc).

Allèle noir (sans élément **GRET1**) :

```
GGACGTTAAAAAATGGTTGCACGTGGTTGCCTTCAGGATCACACCAGTTTATACATTTGGACCACAAAATAGAGA
TTGTTTCATCAAGGATACTAGTCAGCAATTAATTCCTAAATATCTCTTATGAC*(GRET1)*ACACACCCTTTGT
CCATGAACTCCAGCGCATTGGAAGCCAGTAATGCACCATAAGAAAACGTGTCGAATAAACCAATTAGGGGTCTGG
TGTCCGAGTCATGAGATAGAACAGGTTTCGAGGTTGTTATATATCAATCAATAATTAGAGAAGGAGCCGGTCTCTT
GTGTTGAGTTGACTCGATGGAGAGCTTAGGAGTTAGAAAGGGTGCATGGATCCAAGAAGAGGATGTTCTCCTGAG
GAAATGCATTGAGAAATATGGAGAAGGAAAGTGGCATCTGGTTCCCCTCCGAGCAGGTAAACATGAAAAGAGAAAAG
GATCAGTATTTATTTGTGTTTTTTACTTCTGTTTTGCTTAAAGAGTTTCATTTTCTTGAGTTTGCAGGGTTGAA
TAGATGCCGAAAAGCTGCAGGTTGAGATGGCTCAATTATTTGAAGCCGGATATCAAGAGAGGAGAGTTTGCATT
AGACGAGGTTGATCTCATGATTAGGCTTCACAATTTGTTGGGGAACAGGCAAGTCTATAATAACTCAAGTACTAG
CTTGATAATGATATTATATTAGTTCTGAAGCTGTTTCAGAACTTACAAAAGAGCTGTTTCAGTTGATACTTTGTCTG
ATGTTGTGCGTGTATAGATGGTCCTTGATTGCGGGTAGGCTTCCAGGGAGGACTGCTAATGATGTCAAGAACTAT
TGGCATAGTCACCACTTCAAAAAGGAGGTTTCAGTTCCAGGAAGAAGGGAGAGATAAAACCCCAACACATTCTAAA
ACCAAAGCTATAAAGCCTCACCTCACAAGTTCTCCAAAGCCTTGCCAAGGTTTGAACAAAACTACAGCTGTG
GATACTTTTGACACACAAGTCAGTACTTCCAGGAAGCCATCATCCACTTCACCACAACCGAATGATGACATCATA
TGGTGGGAAAGCCTGTTAGCTGAGCATGCTCAAATGGATCAAGAACTGACTTTTTCGGCTTCTGGAGAGATGCTT
ATCGCAAGCCTCAGGACAGAAGAACTGCAACACAGAAAAGGGACCCATGGATGGTATGATTGAACAAAATCCAG
GGAGGTGAGGGTGATTTTCCATTTGATGTGGGCTTCTGGGATACACCAACACACAAGTAAATCACTTGATCTGA
TTTAGACCATTTCAATCTTAATGTTTAAAGTTCAAAAAGTTGTTCTTGCATTCATGCTCTACTCCCTAATCATTTTA
TGTTCCAAAGTTGTTAATCTTAGAAATAAAAACAAAAATAATAAATATATCAATATGTATAATGGTGGATAGGGA
TGTGAGCAGTGGATGCAAACTCAAGCATTGAATGAATGGTTAAGATTAATGAACCAATCATTGGAAGTGACAAA
AGAAAAGACATTTTAAAAGATTCTTAACAATATGAAAAAGTTGTTTCATATTTCTATCGGTTTCCAACCATTAATT
AGACGGATGGACCATTGAAATATCTCATGCATATTGAATTAATAAAAACAAGAAATTTCCACATAGTTACATCGGT
AAAAAGAAAATAAGTTGAAAATGGAAAATTATGGTGCCAA
```

Allèle blanc (avec élément **GRET1**, 10427 pb) :

```

...AGAAGGGGATCCTCCTGGTAACTTCTTAATACCTGGTAAAAGGCCAACTAATTTATATTCCTCTCTCTAACC
ATGGCTAACAAAACCATCGGAGGATGCGTCCAGACACCCTGTCCGGATGCCTTCTTGCAGGAATGACGACTGGAT
CAAAAACCTTTATGAGTTGAGATCACGCGTCCATCCATCTGGTTACTACGTGGACCGCCAAAAGACGCGAGGTAAC
AACAAACACACACCTTTGTCCATGAACTCCAGCGCATTTGGAAGCCAGTAATGCACCATAAGAAACGTGTCTGAAT
AAACCAATTAGGGGTCTGGTGTCCGAGTCATGAGATAGAACAGGTTTCGAGGTTGTTATATATCAATCAATAATTA
GAGAAGGAGCCGGTCTCTTGTGTTGAGTTGACTCGATGGAGAGCTTAGGAGTTAGAAAGGGTGCATGGATCCAAG
AAGAGGATGTTCTCCTGAGGAAATGCATTGAGAAATATGGAGAAGGAAAGTGGCATCTGGTTCCTCCGAGCAG
GTAACATGAAAGAGAAAGGGATCAGTATTTATTTGTGTTTTTTTACTTCTGTTTTGCTTAAAGAGTTTCATTTTC
TTGAGTTTGCAGGGTTGAATAGATGCCGAAAAGCTGCAGGTTGAGATGGCTCAATTTATTTGAAGCCGGATATCA
AGAGAGGAGAGTTTGCATTAGACGAGGTTGATCTCATGATTAGGCTTCACAATTTGTTGGGGAACAGGCAAGTCT
ATAATAACTCAAGTACTAGCTTGATAATGATATTATATTAGTTCTGAAGCTGTTCCAGAACTTACAAAAGAGCTGT
TCAGTTGATACTTTGTCTGATGTTGTGCGTGTATAGATGGTCCTTGATTGCGGGTAGGCTTCCAGGGAGGACTGC
TAATGATGTCAAGAACTATTGGCATAGTCACCACTTCAAAAAGGAGGTTCAGTTCCAGGAAGAAGGGAGAGATAA
ACCCCAAACACATTCTAAAACCAAAGCTATAAAGCCTCACCTCACAAGTTCTCCAAAGCCTTGCCAAGGTTTGA
ACTAAAACTACAGCTGTGGATACTTTTGACACACAAGTCAGTACTTCCAGGAAGCCATCATCCACTTCACCACA
ACCGAATGATGACATCATATGGTGGGAAAGCCTGTTAGCTGAGCATGCTCAAATGGATCAAGAACTGACTTTTC
GGCTTCTGGAGAGATGCTTATCGCAAGCCTCAGGACAGAAGAACTGCAACACAGAAAAAGGGACCCATGGATGG
TATGATTGAACAAATCCAGGGAGGTGAGGGTGATTTTCCATTTGATGTGGGCTTCTGGGATACACCCAACACACA
AGTAAATCACTTGATCTGATATTTAGACCATTTCAATCTTAATGTTTAAGTTCAAAAAGTTGTTCTTGCATTCATGCT
CTACTCCCTAATCATTTTATGTTCCAAAGTTGTTAATCTTAGAAAATAAAAAACAAAAATAATAAATATATCAATAT
GTATAATGGTGGATAGGGATGTGAGCAGTGGATGCAAACTCAAGCATTGAATGAATGGTTAAGATTAATGAACCC
AATCATTTGAAGTGACAAAAGAAAGACATTTTAAAAGATTCTTAACAATATGAAAAAGTTGTTTCATATTTCTAT
CGGTTTCCAACCATTAATTAGACGGATGGACCATTGAAATATCTCATGCATATTGAATTAATAAAAAACAAGAAAT
TCCACATAGTTACATCGGTAAAAAGAAAATAAGTTGAAAATGGAAAATTATGGTGCCAA

```

Gène VvMybA3Position : *gene ID* GSVIVT01022664001, chromosome 2, Scaffold 33, de 14308450 à 14309297.

AACCCGGTCATTGAATTGACAATAGAAAAAGTTCTAAAATATATTTTTATCGACGTTACTGGTCAGAAAACAAAGT
 CCTCCGCGAGCCAGAGGCATATCCTAATGATTGTACCTTTCTTCACCGACAATTCCCATTAATTAGCTGCTGCCA
 CTGCATAGCGGCTGTAATATAATGGTAGAGGACCCATGGAGCTCCCCTTTTCAGTGAACATGGGTTAGTCGACAA
 AAGAAAATGTTAAAGTTGAAAGAGGAGCGGTGGCCCTCAAAGGTTCCCATCACTTGGTTGCTTTTTGTCAAGGAA
 ACAGTGGTATCAGAATCCAAATCTTCTACGTAATGTCCATTCATCCTACCAATGTCCATATGAATTCCTCTGGA
 CATTAAAACTGGTAGCACGTGGTTGTCTTCAGGATCACACCAGTTTATACATTTTTGACCACAAAATAGAGATTG
 TTCATAAAGGATACTAATCAGCAATTAATTCCTAAATTTTGCCTGTACATTTATAGTAAGTTGATACATAATGG
 GTAAATATCTCTTATGACACACACCCTTTGTCCATGATCTCCAGCGCATTTCGGAAGCCAGGTAATGCACCATAAG
 AAACGTGTCGAATCAACCAATTAGGGGTCTGGTGTCCGAGTCATGAGATAGAACAGGTTTCGAGGTTGTTATATAT
 CAATCAATAATTAGAGAAGGAGCCGGTCTCTTGTGTTGAGTTGACTCG**ATGGAGAGCTTAGGAGTTAGAAAAGGT**
GCATGGACCCAAGAAGAGGATGTTCTCCTGAGGAAATGCATTGAGAAAATATGGAGAAAGGAAAGTGGCATCTGGTT
CCCCTCCGAGCAGGTAACATGAAAGAGAAAGGGATCAGTATTAGTTTGTGTTTTTTTACTTCTGTTTTGCTTAAA
 GAGTTTCGTTTTCTTGAGTTTGCAGGGTTGAATAGATGCCGAAAAGCTGCAGGTTGAGATGGCTCAATTAATTTG
AAGCCGGATATCAAGAGAGGAGAGTTTGCATTAGACGAGGTTGATCTCATGATTAGGCTTCACAATTTGTTGGGG
AACAGGCAAGTCTATAATAAACAAGTCAAGTACTAGCTTGATAATGATATTATATTAGTTCTGAAGCTGTTCAAGACTT
 ACAAAAGAGACTGTTTCAGTTGATACTTTGTCTGATGTTGTGCGGTATAG**ATGGTCCTTGATTGCGGGTAGGCTTC**
CAGGGAGGACTGCTAATGATGTCAAGAACTATTGGCATGGTCACCACCTTGAAAAGAAGGTTCAAGTCCAGGAAG
AAGGGAGAGATAAACCCCAAACACATTCTAAAACCAAAGCTATAAAGTCTCGCAAGCCTCTGGACAGAAGAACT
GCAACACAGACAAAGGGACCCATGGATGGTATGGTAGAACAAATCCAGGGAGGTGAGGGTGATTTTTCCATTTGAT
 GTGGGCTTCTGGGATTTTTCCCAACACAGAAGTAAATCACTTGATCTGATTTAGACCATTTCAATCTTAATGTTTA
 AGTTCAAAAGTTGTTCTTGCATTACACTCTACTCTCTAATCATTTTAAGTTCCAAAAGTTGTTAATCTTAGAAAAT
 AAAAACAAAATTCATAAATATATCAATACGTAGAATGGTGGATATGGAGGTAAACAGTGGATGTAGACAACAGT
 TACAAATGATTCATGTCGACATCCAAACTCAAGCATTGAATGAATGGTTAAGATTAATGAACCAATCATTTGAA
 GTGACAAAAGAAGACATTTTTAAATATTGTTAACAATATTTGAATCCCCTAACTAAAATCTATGACATGAAAAAA
 TTATTTCTATCGTTTTCCAACCTTTAATAATCCTCTAATGGTTAATGAATATTGGCACATCTCTCTTTCTAGCTT
 GTTAGCGAATATAACACTTCTCCATTTTTGAGGGCCCTATTTGGTAATTATTTTTTAAAATAGTTATGAAAAATAA
 TTTTTAGAAATAATTTATAATATTTTATAGAACAAAATTTCTCTTTAAGAACCTGAATTGTCTTTAACCTATTTT
 TAATGTTTTTAAAATAATTTTTTATAGTTATTAATTTATTTTTAATCATTTTTCAAAACTACACTAAAAAAATTA
 TGTGAAAACAATTGAAAATCATTAACATGTTTTTTGAAAATACATGTTTTTTGTTTTTAAAGAATAAAAAATAG
 AAAACAATTTTATAATTATAAAAAAAATGTTCTAGAGAACAAAAATTTGTTCTAGAAAAATAATTGTTTTCTAA
 TCATGTCTTTTTTTTTTTGGAGAAAATAACGTAAGACTCAAAAATAAAATCTACCTTGGTCCAAAAGAGCAATA
 AGTCTCCCCATTTATATAAAATTTATAAATTGATAGTTGGGTTGTTGTATCGTCATATGAAAAATTTGGTATCAGT
 TCACAGGTGGACCACATATTTAATCTTTTGGGTTTAACTGGGACACCCTCAATTTTAACTATTGAGCAGTTCCCA
 TAATGCACTCCACTACATTTACCTCAAACAAGGTATTGTGCTACGTTTTTTGGGTGGAAATTTCAAGTATTAAT
 AACCTC

Gène VvTFL1A

Position : gene ID GSVIVT01036145001, chromosome 6, de 20199446 to 20200942

CATACGCACATAGGAAAGGCTATTTATTGTAATTTAATGGATAATGCTAATTAAGCTTTTTCTTGATGTTACCT
TTTTTTAACCTTCTATTTTATTCCACTTCTCTTGAGACTCATAGATCTGAAGAAGCCAAGAGTGCTTCTCCGCC
TATAAATAAGGGCTTCTAGTTCAATGAATAATCAGAAGCCTTCCAAGAGACCAAGAGTTCTAGTCTTGTCAGTC
CCACAGGCTCTCCTCGTCTCTCTTCTCTCTCTCTCAT**ATGGCAAGAATGTCAGATCCTCTTATTGTTGGTA**
GAGTGATTGGGGATGTTGTTGATTCTTTCTGCTCTACTGTTAAAATGACTGTCACTTACAACCTCAACAAGCAAG
TCTACAACGGACATGAGCTATTTCTTCTCGGTAACCATTAAACCGAAGATTGAAGTTGAAGGGGGTGATATGA
GATCCTTCTTTACACTGGTATAACTTTTATACCCTTTTTCTCCTTTTATTATATACTTCTATCTCATTGGTGAAT
TTTTTAAAATTATTCTTTATTGCAGATTATGACAGACCCTGATGTTCCCGCCCCAGCGACCCATACTGAGGGA
GCACTTGCACTGGTATACCTTGAATATCCCCAAAAAATTCATAAAGAGAAATGCTTTAGCAAAAAGAAAAAGA
GAGAGAGAGAGAGAGCCAGACCACATCTAGGGTTCAATCGTGTGTCTTATTTTTTTATTAGGGAAAAATGGCCATC
AAGGGATGGTGTCTGTTAATTAGCATAGACCCATCTGAAAAATCATGGCCATGCACTTCTTACTATTACAAAATAA
TATCCTTATTTAAACAAAATCCACACCCACCAATCAACAACATACAAAACCTAAAATTTCTTTTTGGAAAGACAA
TATCACATGTACAAAACCTAAATTCTTTTGAAGGCACAACAAGACACAAAACCTATTCTTCTTTCTTTCTTTCT
CTCTCTCTTTCTTTCTCTCTTTTTTAAGGCATATAAGAACCCTATATTTTGCATAGAAATGATAGAAGTTACTTA
CTATTGGTATTGGGTGAACGAACCTTGCAG**GATAGTCACAGATATCCAGGCACCACTGATTCCACATTTG**GTAAG
TCTTACTCATCCATACAGAGGGGGAGAGAGAGAGATCATGTGGTGAAAAGACTGAATGACTGACTGACTTCT
TTGTGGTTTTTCCCTTAAATAACACAG**GAAGGGAGATAGTGAACATGAAATGCCAAGGCCAAATATAGGGATCC**
ACAGTTTTGTATTTCTTTTAAAGCAGAAACGCCGACAAACAGTCAACCCACCTTCTTCCAGGGACCGTTTCA
GTACTCGAAATTTTGCAGAAGAAAACGAGCTTGGTCTCTGTAGCTGCTGTATTCTTCAATGCCCAAAGGGAAA
CAGCTGCAAGAAAACGTTAAAAATCTAGTAAAGAAAACAGACCCGAGTCCCAGAGGTCAACTT

Annexe F

Résultats de l'assignation des cépages (*V. vinifera* subsp. *sativa*) aux groupes de diversité mis en évidence dans l'étude des gènes *VvMybA1*, *VvMybA3* et *VvTFL1A* et aux haplotypes reconstruits pour ces gènes. Les clades font référence aux trois dendrogrammes présentés respectivement en figures 4.6, 4.9 et 4.12.

Nom variété	Code	<i>VvMybA1</i>		<i>VvMybA3</i>		<i>VvTFL1A</i>	
		clade	haplotypes	clade	haplotypes	clade	haplotypes 2
Abouhou = Asserghin	1992	c4	h132 : h86	c3	h12 : h23	c3	h29 : h42
Achlamiche	2991	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Aetonychi mavro	1764	c5	h43 : h125	c5	h19 : h53		h22
Affenthaler	1583	c2	h90 : h132	c5	h42 : h31	c1	h26 : h29
Ag isioum	1563	c3	h82	c5	h19 : h66	c2	h17
Agadaï	2189	c3	h101	c5	h66 : h19	c4	h14 : h58
Agourane	1898	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Ahmar Derani	2628	c4	h90 : h170	c5	h19 : h66	c4	h42
Ahmeur bou Ahmeur	710	c2	h77 : h126	c5	h19 : h16	c3	h29
Aïdani mavro	1788	c5	h76 : h74		h45 : h19	c3	h52 : h29
Aïn el Bouma	1901	c3	h82	c5	h69 : h19	c4	h42 : h28
Ak ouzioum tagapskii	2897	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Alarije = Subirat Parent	1449	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h26 : h42
Alba imputotato	44	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h54
Albaranzeuli bianco	2342	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Alexandroouli	2500	c2	h17 : h90	c5	h19 : h53	c3	h16 : h29
Alfrocheiro preto	50	c2	h152 : h16	c5	h66 : h22	c3	h16 : h6
Alicante Henri Bouschet	514	c1	h132 : h123		h23 : h49	c4	h42
Altesse	167					c4	
Alvarinho	55	c3		c5		c3	
Amaral = Caiño longo	1459	c1	h36 : h144		h40 : h66	c1	h26 : h29
Ambary	2993	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Amessasse	1892	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Amigne	1840	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Ampelakiotico galano	2988		h82 : h38		h66 : h19	c4	h56 : h57
Ancellota	2049	c2	h90 : h100	c5	h74 : h19	c3	h29
Ansonica = Insolia	1307	c3	h82		h66 : h19		h54 : h29
Aouillat	403	c3	h82		h19 : h66	c3	h29
Aragatzi	2113	c4	h96 : h90	c5	h66 : h19	c4	h42
Araklinos	1805	c3	h90 : h38	c5	h31 : h19	c4	h16 : h28
Arbane	219	c3				c4	
Argant	261	c2				c4	
Arinarnoa	2747	c1	h132 : h111	c4	h65 : h55	c3	h29
Arinto do Dão	1527	c3	h82	c5	h19 : h66		h42 : h28
Arna-guirna	2899	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h54 : h24
Arneis	2391	c3	h101	c5	h19 : h66	c1	h29 : h41
Aromriesling	601	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h16 : h26
Arrouya	410	c2	h90 : h67	c5	h26 : h19	c4	h14 : h15
Arvine	1837	c3	h82	c5	h66 : h19	c1	h6 : h2
Askari noir	2088	c5		c3		c4	
Askéri	2280	c3	h82	c5	h66 : h38	c4	h42 : h16
Asprinio	1332	c3	h82		h19 : h31	c4	h26 : h42
Asprouda de Santorini	1799	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h16
Assali al arous	583					c3	h42 : h29
Assouad karech	564	c5	h69 : h76	c3	h38 : h3		h42 : h6
Assouad Koupti	3220	c2	h32 : h59	c3	h40 : h47	c4	h42
Assoued kere	1695	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Asswad Abou Khislé	2995	c4	h46 : h130	c3	h70 : h62	c3	h16 : h29
Assyl kara	2505	c1	h104 : h132	c3	h38 : h39	c3	h29 : h28
Athiri lefko (Kotinis)	3002	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42 : h14
Avassirkhva	2499	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h16 : h29
Azizi el Jaïa	2003	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h4

Babica crna	3746	c2	h152 : h40	c5	h38 : h16	c3	h16 : h29
Bacchus = Geilweilerhof 33-29-133	2725	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h36
Badagui noir	3670	c2	h147 : h90	c5	h19 : h78	c3	h52 : h6
Baga	1509	c1	h126 : h75		h66 : h19	c4	h16 : h26
Bajor kék = Augster blau	1580	c4	h90 : h87	c5	h19 : h31	c3	h29 : h28
Bakhtiori	156	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Balouti (Abbaye de Latroun)	3237	c3	h90	c5	h66 : h19		h16 : h6
Baratcsuha szürke	2931	c2	h152	c5	h19 : h66	c4	h36 : h14
Baresana = Korithi aspro	1766	c3	h82		h19 : h66	c4	h42 : h14
Barlinka	2225						
Barlinka faux (Almeria)	3602	c4	h58 : h89	c3	h50 : h19	c3	h29 : h16
Baserri	2890	c3	h82	c5	h66 : h19	c1	h43 : h29
Basilikumtraube	1600	c3	h82		h66 : h40		
Bastardo espanhol	3193	c2	h147 : h114	c5	h20 : h19	c3	h16 : h29
Bastardo Magaratchskii	1184	c2	h100 : h91	c5	h19 : h20	c3	h29 : h52
Bayadi de Syrie	2997	c3	h82			c3	h16 : h29
Bayan Shirei	2271	c3	h82	c5	h19 : h66		h28 : h42
Béclan	262	c2	h90 : h17	c5	h53 : h38	c1	h2
Belle Denise	3499	c1	h100	c3	h38 : h12	c1	h3 : h29
Bellone	1338	c3	h101		h19 : h66	c3	h26 : h28
Bermestia bianca	1252	c3	h82		h19 : h66	c4	h42 : h19
Bezoul el Aouda	1904	c2	h132 : h90		h66 : h7	c3	h29 : h16
Bezoul el Kelba	1899	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h16
Bicane	696	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h16
Big Muscat seedless = CG 235-023 = XE 9	3608	c3	h82		h69 : h19	c4	h42 : h14
Big Perlon	3061	c4	h14 : h90			c4	h42 : h16
Black Monukka	1830	c4	h6 : h135		h38 : h19	c4	h42 : h14
Black Morocco	757	c4	h37 : h2	c2	h19	c3	h16 : h29
Blanc de Rhafsäi	2002	c3	h101		h66 : h19	c4	h42
Blank Blauer = Vulpea	1631	c3	h90	c5	h66 : h19	c4	h42 : h24
Bobal	29		h79 : h89		h19 : h36	c3	h16 : h29
Bogazkere	2104	c1	h79 : h89		h23 : h20	c4	h16 : h42
Bombino bianco	1341	c3	h82 : h112	c5	h66 : h19		
Bonamico	1354	c2	h91 : h65	c5	h31 : h7	c1	h3 : h6
Bondola	3483	c2	h111 : h90	c4	h19 : h15	c3	h29
Brachetto	1242	c2	h111 : h90	c5	h78 : h19	c4	h38 : h16
Breider 5-6	2327	c3	h90	c5	h38 : h66	c3	h29
Brun Fourca	60	c1	h79 : h89	c3	h13 : h23	c4	h16 : h26
Cabernet franc	324	c2	h67 : h90		h31 : h7	c4	h14 : h28
Cabernet-Sauvignon	322	c2	h147 : h90	c5	h31 : h7	c3	h8 : h29
Cacaboué	2070	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Cahours	3093	c4	h18 : h126		h19 : h66	c4	h42
Calabrese = Nero d'Avola	1316	c2	h97 : h152		h19 : h31	c4	h42 : h14
Camaralet	3672	c3	h82		h19 : h66	c3	h29 : h52
Camaraou noir	411	c1	h123 : h132			c3	h29
Carcajolo	1531	c1		c4		c4	
Cardinal = G 10-30	1095	c4	h90 : h41	c5	h19 : h31	c3	h29 : h16
Carignan	18	c2				c4	
Carina (Australie)	3280	c4	h106 : h122			c4	h42
Casetta	3181	c4	h6 : h29		h19 : h7	c1	h29 : h38
Castelão = Periquita	1521	c2	h152 : h89		h31 : h19	c3	h16 : h29
Catarratto bianco	1304	c3	h82		h66 : h19	c3	h28 : h29
Cayam	3106	c3	h82		h19 : h66	c3	h16 : h29
Centennial seedless	2874	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h42
César	225	c1	h132 : h66		h19 : h74	c3	h29 : h54
Chahnani	1744	c3	h82		h19 : h66	c4	h42
Chaouch blanc	1673	c3		c5		c3	
Chaptal	791	c3	h82		h66 : h56	c4	h42
Chardonnay	199	c3	h82	c5	h66 : h19	c1	h29 : h26
Chasselas	585	c3		c5		c1	
Chatus	129	c1	h111 : h79	c4	h23 : h76	c3	h29
Chava	3206	c5	h108 : h74	c5	h53 : h19	c4	h1

Chenin	293	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Chirai obak	1186	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h38
Chouchillon	192	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42 : h14
Ciliigiolo	1339	c4	h140 : h154	c2	h19	c3	h29
Cinsaut	5	c2	h90 : h100		h20 : h19		h29 : h42
Clairette	26	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Claverie coulard	1217	c3	h82		h19 : h66	c3	h29
Coadă vulpii	2242	c4	h162 : h90		h31 : h19	c3	h29 : h16
Coarna alba	749	c3				c3	
Coda di volpe bianca	1261	c3		c5		c3	
Colorino	1353	c1	h94 : h132	c4	h19 : h41	c3	h29
Completer	2942	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Corbeau	157	c1	h132 : h111			c4	h14 : h2
Corbina vicentina o nostrana	1280	c1	h100		h76 : h38	c1	h6 : h2
Courbu	413	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Crimposie	2243	c3		c5		c3	
Crimson seedless	3049	c4	h62 : h90	c5	h31 : h19	c4	h42
Criolla grande sanjuanina	2118	c5	h69 : h76	c3	h19 : h3	c4	h42 : h16
Croatina	1278	c2	h59 : h152		h19 : h78	c3	h29 : h16
Dabouki	735	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h14
Danugue	666	c4	h124 : h110		h19 : h59	c4	h16 : h42
Darkaia noir	728			c5	h78 : h19	c4	h54 : h42
Datal	2795	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42 : h14
Dattier de Beyrouth = Afuz Ali	634	c3	h82	c5	h19 : h69	c3	h16 : h29
Deckrot = Fb 119-39	3463	c2	h90 : h100	c5	h53 : h19		h29 : h16
Dedo de Dama	2630	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Dermatas	269	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h16
Diagalves	1536	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Dili kaftar	3159	c3	h90		h19 : h66	c4	h24 : h16
Dimiat	1666	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Dimrit	2107	c4	h62 : h90	c5	h66 : h19	c4	h54 : h42
Djoura ousum	2782						
Doight du neige	3214	c2	h152 : h89	c5	h66 : h19	c3	h29 : h16
Dolcetto	1244	c2	h59 : h152		h53 : h19	c4	h14 : h42
Dongine	184	c3	h82	c5	h66 : h19	c1	h6 : h26
Donzelinho branco	2892			c5	h19 : h66	c4	h26 : h42
Doppel Augen	3151	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h8 : h5
Dornfelder = We S 341	3125	c4	h6 : h129	c2	h14 : h19	c3	h29 : h45
Douradinha	409	c3	h82	c5	h19 : h66		h42 : h29
Durif	159	c1	h100	c4	h76 : h38	c4	h2 : h14
Emerald seedless	2708	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h16 : h42
Emir	3659						
Epinou	243	c2	h70 : h90	c5	h7 : h31	c3	h54 : h29
Espadeiro tinto	1498	c2	h100 : h90		h38 : h20	c4	h26 : h42
Estaca saouma	31	c2	h90 : h132		h81 : h19	c3	h16 : h29
Falanghina	2400	c3	h82		h19 : h66	c1	h2
Fer	353	c1	h123 : h132	c4	h7 : h49	c3	h29
Ferlongo = H 34-49-69	3200	c4	h6 : h59		h19 : h22	c4	h42 : h16
Ferral = Prunesta rosso violacea	2234	c4	h38 : h68	c5	h31 : h19	c4	h42
Ferral tamara	2029	c4	h90 : h34	c5	h19 : h16	c4	h16
Feteasca alba = Leanyka	1661	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h36 : h14
Fiano	1260	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h16 : h2
Fiesta	3067	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Flame seedless	2714	c4	h90 : h5	c5	h16 : h19	c4	h14 : h42
Flora	351	c3	h90	c5	h38 : h66	c3	h29
Fokiano	1797	c4	h62 : h90		h19 : h66	c3	h29
Frankenthal = Schiava grossa	766			c5		c1	
Freisa	1245	c4	h51	c2	h19	c1	h26 : h29
Fuella nera	100		h82 : h158	c5	h53 : h19	c4	h26 : h42
Fumin	2371	c4	h115 : h4	c2	h19 : h71	c3	h52 : h29
Furmint	25	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h54
Galbena de Odobesti	2136	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h16 : h29
Galbena uriasa	2472	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h28

Galotta	3484	c2	h23 : h90	c5	h19 : h26	c3	h29
Gamaret	2966	c2	h100 : h88	c5	h79 : h19	c3	h29
Gamay	230	c2	h90 : h100		h53 : h19	c3	h29
Gamza de Varna	2427	c2	h32 : h59			c4	h42 : h28
Gantziandan	2902	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h28 : h42
Garganega = Grecanico	1264	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h28 : h45
Garrido macho	1972	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h16 : h29
Genk Uzum	789	c3	h82	c5	h19 : h63	c4	h52 : h28
Genovèse	121	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Gheméra	329	c4	h28 : h20	c5	h19 : h31	c3	h16 : h29
Gibi = Hebén	45	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h57
Glycostaphyllo	1685	c4	h68 : h38	c5	h31 : h19	c4	h16 : h42
Goher	2244	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29 : h28
Goldriesling	597	c3	h82			c1	h2 : h29
Golodan	3600	c3	h82				
Gouais blanc = Heunisch weiss	211	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h36 : h29
Graeco	3224	c3	h82		h69 : h19	c4	h42
Grappenoux	1181	c2	h100 : h90	c5	h53 : h19	c1	h2
Grassen	110	c2	h104 : h152		h66 : h19	c3	h16 : h29
Grec rouge	669	c2	h77 : h126	c5	h16 : h19	c3	h42 : h29
Grechetto	2375	c3	h82	c5	h19 : h66	c1	h26 : h29
Greco bianco	2373	c3	h82		h19 : h69	c3	h52 : h29
Greco di Tufo	1273	c3	h82	c5	h66 : h19	c1	h26 : h38
Grenache = Garnacha	34	c2	h90 : h123		h19 : h25	c4	h42
Grignolino	2041	c4	h38 : h162		h19 : h31	c3	h29
Grillo	1306	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h14
Gros Colman	774	c4	h141 : h7		h38 : h66	c3	h16 : h29
Gros Maroc	775	c4	h23 : h161	c3	h23 : h12	c3	h16 : h29
Hadari = Gounaïa	1893	c3	h82		h19 : h66	c3	h29 : h16
Hans	1595	c3	h90	c5	h19 : h16	c3	h54 : h29
Harslevelu	1609	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h14 : h36
Hebron blanc	1675	c3	h82		h19 : h31	c3	h55
Heptakilo	743	c5	h76 : h60	c5	h53 : h19	c3	h29 : h16
Heroldrebe = We S 130	2745	c2	h59 : h32	c3	h38 : h51	c4	h36 : h48
Heunisch rot	1575	c2	h126 : h77	c5	h19 : h16	c3	h6 : h54
Heunisch schwarz	1576	c2		c3		c3	
Houssein rouge	3260	c3	h90 : h11	c5	h19 : h31	c4	h14
Humagne blanc	361	c3	h82	c5	h31 : h57	c1	h26 : h29
Hunisa	2903	c4	h90 : h68		h19 : h31	c3	h42 : h29
Hweidi	3597	c3	h82	c5	h66 : h19		h6 : h42
Ichkimar	1221	c5	h10 : h76	c5	h66 : h19	c4	h42 : h14
Irsay Oliver	1448	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h54
Italia = Pirovano 65	926	c3	h82		h19 : h31	c3	h29 : h16
Itchkimar biely	2845	c3	h82	c5	h66 : h38	c4	h42 : h14
Ithaki	2906	c2	h100 : h90	c5	h20 : h38	c4	h14 : h42
Jardovany fekete	2812	c2	h90 : h147	c2	h19 : h56	c3	h54 : h6
Joubertin	154	c1	h17 : h100	c3	h81 : h38	c1	h29 : h2
Kadarka	1610	c2	h32 : h59	c5	h19 : h31	c3	h57 : h29
Kandahari siah	1746	c4	h90 : h68	c5	h66 : h19	c4	h42 : h14
Kanzler = Alzey 3983	2707	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Kapistroni tétri hermaphrodite (Coll. Kichinev)	3242	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h30 : h14
Kara ouzume Aschkhabadsky	2276	c5	h76 : h69		h3 : h38	c4	h42
Karitsiotis	1784	c4	h38 : h35	c2	h19	c3	h42 : h29
Kasoufi de la Bekaa	1715	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Katta-kourgan	556	c3	h82	c5	h69 : h19	c4	h14 : h42
Khalt	2013		h82 : h90		h19 : h31	c3	h16 : h29
Khikhvi	2279	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42 : h30
Khindogny	2664		h103 : h104	c3	h80 : h38	c4	h16 : h14
Khoussainé blanc	1227	c4	h155 : h82	c5	h31 : h19	c4	h42
Kichmich tcherni	3264	c4	h133 : h93	c3	h50	c4	h42
Kincsem	1944	c2	h77 : h126	c5	h78 : h19	c4	h26 : h42
Kizil sapak faux	746	c5	h71 : h121	c5	h38 : h78	c4	h42 : h58

Kizil Yakdona	3432	c4	h110 : h150		h19 : h66	c4	h42
Königstrabe	2148	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h14 : h42
Koritsanos	2031	c3	h90		h78 : h19	c3	h29
Kouroupitsa	2285	c3	h90 : h38	c5	h78 : h19	c3	h16 : h29
Koutlaksy belyi	3160	c5	h25 : h39		h66 : h19	c4	h42
Kövidinka	1578	c2	h77 : h126		h19 : h16	c3	h29 : h14
Koz ouzioum	2635	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h22 : h34
Krakhouna	2638	c3	h82	c5	h66 : h19	c2	h7
Ladikino = Psarossyriko	2181	c5		c3		c4	
Lagrein	1287	c4	h55 : h44	c3	h12 : h19	c3	h29 : h16
Lambrusco di Sorbara	2045	c1	h132 : h111	c5	h1 : h19	c4	h16 : h2
Lambrusco Maestri	2047	c4	h161 : h33	c3	h64 : h56	c3	h29
Lambrusco Marani	2349	c1	h132 : h111	c3	h12 : h19	c1	h29 : h2
Lambrusco Salamino (Collection Conegliano)	3328	c4	h54 : h94	c2	h19	c3	h29
Lameiro	3380	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h16 : h29
Landroter = Cornalin du Valais	2694	c4	h145 : h2	c2	h71 : h77	c3	h29
Lauzet	424	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Len de l'El	446	c3	h82		h58 : h6	c3	h29
Lialmigui	2844	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Lignan	646	c3	h82		h66 : h19	c3	h42 : h29
Limberger = Blaufränkisch	251	c2	h66 : h152		h60 : h28	c4	h36 : h48
Lisztes feher	2808	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h28 : h42
Louali	2165	c3	h82		h66 : h38	c3	h42 : h29
Loureiro	1538	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h26 : h42
Lumassina	3312	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Macabeu	46	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h57
Madeleine angevine Oberlin	622			c5	h66 : h19	c3	h29
Madeleine de Clermont	2233	c3				c1	
Madeleine Salomon = Agostenga blanc	649	c3	h82	c5	h22 : h66	c3	h29
Magdeleine noire des Charentes	3516	c2	h90 : h100	c5	h1 : h38	c4	h26 : h52
Mai 3 = Plovdiv II-6-16	3409	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h14 : h42
Maingonnat 3 L 1	2543	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Malvar	1371	c3	h82		h66 : h19	c4	h8 : h42
Malvarisco	2131	c2	h165 : h32	c5	h38 : h66	c4	h42
Malvasia di Sardegna	2166					c4	h42 : h26
Malvasia istriana	1844	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h26 : h54
Mancin	1216	c1	h79 : h132		h79 : h38	c1	h29 : h2
Maratheftico	2167	c5	h76 : h69	c5	h53 : h19	c3	h29 : h14
Marselan	2960	c1	h79 : h132	c4	h7 : h76	c4	h28 : h16
Matilde	2916	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h16 : h52
Matrassa	2642		h113 : h151		h77 : h19		h14 : h28
Maturana	1446	c3	h82	c5	h19 : h66	c1	h6 : h26
Mauzac	443			c5		c1	
Mayorquin = Farana	1900	c3	h82		h66 : h19	c4	h28 : h16
Medouar	3381	c3	h90	c5	h19 : h66	c4	h14 : h42
Merbein seedless	3620	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Merlot	326	c2	h67 : h90		h31 : h23	c4	h52 : h26
Merseguera	1360	c3	h82	c5	h66 : h19		
Meslier Saint-François	397	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Miguel de Arco	1452	c2	h114 : h167		h20 : h38	c4	h16 : h57
Mission = Pais	1827	c5	h76 : h74	c3	h3 : h19	c4	h42
Molinera gorda	672	c3	h90 : h28	c5	h16 : h19	c4	h42
Mondeuse	161	c4	h53				
Mondeuse blanche	176	c3		c5		c4	
Monica femelle (Tunisie)	3223	c1	h120 : h75	c3	h39 : h38	c3	h29 : h16
Montepulciano	1284	c5	h156 : h76		h38 : h78	c4	h48 : h24
Moravia agria	3579	c4	h98 : h86	c2	h19		
Morenoa	3521	c2	h90 : h67	c5	h7 : h31	c3	h2 : h28
Morrastel = Graciano	9					c4	
Moscatel rosado	2120	c3	h90	c5	h16 : h19	c4	h16
Moscato di Terracina	577	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h28 : h16

Moscatuel = CG 102295	3611	c3	h90		h31 : h19	c4	h52
Moural	3522	c2	h109 : h167	c5	h19 : h20	c3	h29
Mourisco (Collection EVV Amandio Galhano)	3379						
Mourisco tinto = Marufo	1489	c4	h72 : h24		h3 : h38	c4	h42
Mourtaou	2968	c2		c5		c3	
Mourvèdre = Monastrell	64			c5	h21 : h31	c4	h26 : h54
Mskhali	2644	c3	h82		h19 : h66	c4	h42
Muscat à petits grains	555	c3	h101	c5	h19 : h69	c4	h42 : h14
Muscat d'Alexandrie	308	c3		c5		c4	
Muscat de Roussé	2963	c4	h51	c2	h19	c3	h29 : h14
Muscat d'Eisenstadt	687	c2	h147 : h88	c5	h19 : h20		h6 : h52
Muscat d'Istamboul	398	c3	h82		h66 : h38	c4	h14 : h42
Muscat Ottonel	280	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h52
Muscat rouge de Madère = Moscato violetto	576	c4	h90 : h68	c5	h19 : h31	c3	h16 : h29
Müsküle	2625	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Naosé	1741	c4	h135 : h150	c2	h19	c4	h42
Nassau	3642	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42 : h8
Nebbiolo	1240					c4	
Négret castrais	1222	c4	h128 : h90		h19 : h53	c3	h6 : h42
Négret pounjut	442	c2	h17 : h90	c5	h38 : h20	c1	h26 : h38
Negru virtos	1667	c2	h59 : h32	c5	h53 : h19	c3	h29 : h42
Nehelescol	727	c3		c5		c3	
Nerello Cappuccio	1321	c4	h50 : h140	c2	h19	c4	h42
Nero grosso	3176	c3	h90	c5	h66 : h19	c3	h29 : h42
Nimrang rouge	2736	c4	h51	c2	h19	c1	h38 : h22
Nincusa	1648	c2	h59 : h32	c5	h78 : h38	c3	h29
Nuragus = Semidano	2022	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h14 : h16
Obeidi	1718	c3	h82		h66 : h19	c4	h42
Odem = Spiegel-Roy 2/71-16	3056	c4	h62 : h38	c5	h31 : h19	c4	h42 : h14
Odjaleschi	2226		h106 : h115		h3 : h19	c2	h7
Ofner	2849	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h14 : h28
Ohanes	1365	c3		c5		c4	
Öküzgözü	2099	c2	h105 : h16		h19 : h18	c3	h6 : h29
Olivette blanche	667	c3	h101		h19 : h66	c4	h42
Olivette rose	43			c5		c4	
Opsimo Edessis	1769	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Ora	2958	c3		c5		c4	
Orangetraube	1569	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h50
Orbois	294	c3	h82	c5	h66 : h19		h2 : h54
Orlovi nokti	2461	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h28 : h29
Örökké piros	2567		h68 : h99	c5	h66 : h19	c4	h42
Ortega = Würzburg B 48-21-4	2701	c3	h82	c5	h22 : h66	c3	h29 : h54
Ouliven	81	c2	h132 : h114	c5	h19 : h20	c4	h42
Oussakhelouuri	2662	c4	h107 : h81		h57 : h19		h14 : h37
Outanant	2000	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Pagadebiti = Rollo	114	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h14 : h48
Pannonia kincse	2559			c5	h66 : h19	c3	h52 : h29
Papaskarasi	2109	c2	h59 : h32		h57 : h31	c3	h6 : h54
Pardina = Jaen blanco	1963	c3	h82	c5	h38 : h66	c4	h42
Perle de Csaba	1069	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h14
Perlon = CG 89-878	3060	c4	h90 : h68	c5	h16 : h19		h42 : h14
Persan	164	c2	h90 : h100	c5	h20 : h19	c1	h6 : h2
Petit Bouschet	479	c1	h123 : h132	c4	h23 : h76		h26 : h42
Petit Verdot	328	c2		c5		c1	
Peygamber üzümü	2340	c3	h82		h66 : h19	c3	h42 : h29
Piccolit	1308	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h42 : h23
Piedirosso	2388	c2	h89 : h152	c5	h19 : h66	c4	h14 : h28
Pinot	193	c1	h83 : h132		h19 : h66	c1	h18 : h29
Pinotage	2574	c2	h100 : h90		h19 : h79	c4	h26 : h42
Piquepoul	11	c2	h90 : h79		h20 : h38	c3	h29 : h54
Plant d'Arrat	3094	c4	h28 : h111		h57 : h31	c3	h29

Plant de Roubia (Marre)	3088	c1	h26 : h104		h82 : h38	c4	h24 : h16
Plant de Tabarka 3	3283						
Plant de Vic 98-N-3 (Collection Torres S.A.)	3308	c2	h90 : h67	c5	h31 : h7	c4	h42
Plant du Maroc E (Collection Meknès)	2158	c4	h147 : h157		h19 : h31	c3	h29 : h16
Platyracho	2304	c3	h82		h66 : h19	c3	h28 : h29
Plavina crna	1843	c2	h59 : h32		h19 : h53	c3	h29 : h42
Portugais bleu	450	c2	h59 : h32	c5	h31 : h19	c3	h29 : h54
Posip bijeli	1654	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h42 : h29
Pougayen	146	c2	h152 : h59		h19 : h66		h42 : h2
Poulsard	252	c4				c3	
Pozsonyi feher	2174	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h36
Prieto picudo	3309	c2	h152 : h165	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Prima	2973					c4	
Primitivo = Zinfandel	1277	c2	h40 : h32	c5	h38 : h78	c3	h16 : h29
Prokupac	1630	c2	h152 : h73	c5	h31 : h19	c3	h8 : h29
Quebranta	2309				h3 : h38		h42 : h29
Quiebratinajas	1445	c4	h45 : h90		h19 : h31		
Rabigato du Douro	2498	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Raisaine	140	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h54
Ramisco	1526	c2	h132 : h90	c5	h38 : h78	c3	h29
Rannii Vira	2654	c4	h148 : h134		h66 : h19	c3	h29 : h42
Rassegui	1956	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h42 : h29
Razachie rosie	1887	c3	h90	c5	h19 : h66	c3	h29
Red globe	2877	c4	h90 : h68	c5	h16 : h19	c4	h42
Reine des Vignes	1078	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42 : h14
Riesling	274	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h54 : h26
Riesling bleu (Collection Oberlin)	3073	c2	h90 : h132	c5	h19 : h53	c1	h29 : h50
Riesling italico	1243	c3	h82	c5	h19 : h66	c1	h29 : h2
Riminèse = Albana	124	c3	h82		h31 : h19	c3	h28 : h29
Rivairenc = Aspiran	1	c2	h167 : h114	c5	h79 : h19	c4	h42 : h36
Roi des précoces	855	c1	h33 : h100	c4	h38 : h49	c1	h29 : h26
Romeico	1812	c5	h76 : h74	c3	h38 : h45	c4	h16 : h28
Rosa menna di vacca	1662	c3	h90	c5	h19 : h31	c4	h42 : h24
Rossignola	1296	c4	h90 : h68		h19 : h66	c4	h42 : h26
Roubinoy de Magaratch = Magaratch 56	2680	c4	h166 : h115	c3	h55 : h36	c3	h52 : h29
Roublot	227	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Rouge de Fully	2626	c3	h82				
Roumi noir	1841	c4	h19 : h90	c5	h19 : h31	c3	h29 : h42
Roussaïtis	2312	c3	h82 : h38	c5	h19 : h31	c3	h8 : h29
Ruby Cabernet	2313	c1	h67 : h104	c5	h53 : h43	c4	h28 : h16
Rudezusa	1636	c2	h16 : h152	c5	h38 : h66	c3	h29
Ruzevina	1653	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h28 : h42
Sagrantino	3574	c2	h32 : h59	c5	h19 : h31		h28 : h2
Saint-Laurent	203	c2	h17 : h90	c5	h53 : h38	c1	h2 : h29
Salba	2592	c3	h82				
San Lorenzo	3575	c4	h56 : h132	c2	h19		h16 : h22
Santanera	3582	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Sao Mamede	3591	c3	h82	c5	h19 : h66	c1	h2 : h29
Saperavi	1734	c4	h143 : h115		h4 : h38	c4	h52 : h57
Sapéré otskhanouri faux	2655		h166 : h115	c3	h36 : h4	c4	h42 : h36
Sary pandass	2656	c3				c4	
Sauvaget noir	106	c2	h90 : h100		h19 : h66	c4	h42 : h26
Savagnin = Traminer	257	c3				c1	
Savvatiano	1781	c3	h82		h19 : h66	c4	h42 : h8
Schiradzouli = Tebrizi	1736	c3	h82			c4	h31 : h51
Semillon	332	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Sercial	1532	c3	h82		h66 : h19		h2 : h6
Serna INRA = CG 102-354	3065	c3	h90	c5	h19 : h18	c4	h42
Servanin	186	c1	h100	c4	h49 : h38	c1	h2
Siah	2074	c4	h15 : h82	c5	h19 : h66	c4	h42

Siegerrebe = Scheu 7957	1196	c3	h90		h66 : h19	c3	h29
Skylopnichtis	1801	c3	h38 : h90	c5	h19 : h31	c3	h29 : h8
Soïaki	2657	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h42
Sorok Let Oktiabria	2683	c4	h100 : h110	c3	h12 : h38	c4	h42
Souzao faux	3372	c2	h61 : h30	c5	h31 : h19	c3	h29 : h16
Steinschiller weisser	1579	c3	h82	c5	h19 : h66	c1	h38 : h29
Sublima seedless	3613	c3	h82	c5	h66 : h38	c4	h42
Sultana moscata = Pirovano 75	936	c3	h82		h19 : h66	c4	h16 : h42
Sultanine	1566	c3	h82 : h112	c5	h19 : h66		
Sylvaner	270	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h54 : h29
Syrah	150	c2	h100 : h90		h19 : h79	c4	h14 : h42
Sytanich	3559	c2	h90 : h85	c5	h19 : h34	c1	h26 : h29
Tachtas	1815	c3	h82		h38 : h6	c4	h42
Tagobi	2659	c4	h64 : h145	c3	h62	c4	h14 : h42
Tantovina	1620	c3	h82		h19 : h66	c3	h29 : h54
Tarrango	2839		h118 : h92			c3	h29 : h42
Tavkveri	1218	c4	h130 : h119	c3	h61 : h70	c4	h14 : h42
Teinturier	303	c2	h100 : h90		h53 : h19	c1	h29 : h26
Terret Bouschet	537	c2	h17 : h90	c2	h19	c4	h2 : h16
Teta de Vaca	1367	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29 : h16
Tibouren	86	c4		c5		c3	
Tini	1955	c2	h79 : h90	c5	h7 : h1		
Tinta Barroca	2823	c4	h92 : h146	c3	h59 : h64	c4	h42 : h26
Tinto Cao	1488	c1	h144 : h117		h19 : h66	c4	h42
Torrontès riojano	2425	c3	h101			c4	h16 : h56
Touriga nacional	1493	c1	h144 : h117	c5	h31 : h19	c1	h2 : h29
Trebbiano spoletino	2414	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h52 : h26
Tressot	224	c2	h17 : h90		h57 : h1	c1	h6 : h26
Tsitsa Kaprei	2471	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h29
Tsolikouri	2668	c3	h82	c5	h66 : h19	c2	h7
Turki	1957	c3	h90	c5	h19 : h31	c4	h16 : h42
Tzitzka	2667	c3	h82	c5	h66 : h19	c2	h7
Ugni blanc = Trebbiano toscano	74	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h2 : h28
Urmi dinka	3456	c3	h82	c5	h66 : h19	c3	h16 : h29
Uva di Trojanero	3338	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h26 : h16
Valenci blanco = Beba	660	c3	h101		h56 : h66	c3	h16 : h29
Variété d'oasis Bou Chemma 46	3281	c3	h90	c5	h66 : h19	c4	h42
Velika	3418	c4	h9 : h133	c3	h38	c3	h29
Veltliner rouge	284	c3	h90	c5	h16 : h19	c4	h42 : h36
Veltliner vert	285	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h28 : h29
Verdea noir	3339	c2	h40 : h32	c5	h19 : h53	c3	h29 : h16
Verdeca = Lagorthi	390	c3	h82	c5	h66 : h19	c4	h44 : h28
Verdelho tinto	3205	c1	h84 : h126		h19 : h66	c4	h42 : h26
Verdelho tinto femelle	1494			c5	h19 : h78	c3	h29 : h16
Verduzzo friulano	1302	c3	h82		h19 : h66	c4	h16 : h2
Verjus	2868	c3	h82		h40 : h69	c4	h42
Vernaccia di San Gimignano	2360	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h16 : h29
Victoria	3209	c3	h82	c5	h19 : h66	c3	h29
Vigne sauvage faux Fethiye 58-64	3289	c1	h132	c4	h35 : h22	c1	h38
Vinhão = Souzao	1483	c1		c3		c1	
Vintaïu	3070	c4	h115 : h166	c2	h19	c4	h22 : h16
Voskeat	2511	c3	h82	c5	h19 : h66	c4	h42
Voudomato	2323	c5	h102 : h76	c5	h19 : h53	c3	h29 : h42
Wildbacher blau	1602	c2	h90 : h70	c5	h42 : h66	c1	h26 : h29
Wildrebe von Bauer	3477	c5	h127 : h71	c1	h10 : h38	c4	h42
Xynomavro	2128	c2	h30 : h138		h31 : h19	c4	h54 : h57
Yai isioum rosovy	2687	c3	h90		h19 : h66	c2	h17
Zante blanc (Collection Ravaz)	3385	c3	h82	c5	h66 : h19		
Zweigelt blau	2860	c2	h32 : h66	c5	h53 : h19	c3	h29 : h16

Dans les réseaux d'haplotypes des figures 4.7 et 4.13 pour les gènes *VvMybA1* et *VvTFL1A*, les haplotypes représentés par plus d'un cépage sont regroupés comme suit :

* *VvMybA1* :

- Groupe A : h16, h17, h23, h28, h30, h32, h33, h38, h40, h50, h59, h66, h67, h70, h75, h77, h79, h88, h89, h90, h91, h94, h100, h104, h111, h114, h117, h120, h123, h131, h132, h139, h142, h144, h147, h152, h153, h164, h165 et h167.

- Groupe B : h82, h101 et h122.

- Groupe C : h69, h71, h74 et h76.

- Groupe D : h2, h5, h6, h51, h53, h62, h68, h86, h140, h150, h161 et h162.

- Groupe E : h81, h92, h106, h107, h110, h115, h130, h133, h135, h145, et h166.

* *VvTFL1A* :

- Groupe A : 7, 10, 13, 17, 20, 27, 30, 33, 35, 47 et h56.

- Groupe B : h2, h3, h6, h9, h12, h18, h21, h22, h26, h29, h38, h41, h49, h50 et h55.

- Groupe C : h8, h24, h28 et h57.

- Groupe D : h1, h4, h14, h16, h36, h42, h45, h48, h52, h54 et h58.

Contribution à l'étude de l'histoire évolutive de la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) par l'analyse de la diversité génétique neutre et de gènes d'intérêt

Résumé : *Vitis vinifera* L. est l'une des premières espèces fruitières à avoir été domestiquées. Sous l'effet de la sélection humaine, cette espèce a suivi une évolution agro-morphologique conduisant à une importante diversité répartie en deux morphotypes principaux selon l'usage des raisins (cuve vs table). L'objectif de cette thèse a été de mieux comprendre la structuration et l'origine de la diversité génétique de la vigne domestique au travers de l'étude de marqueurs moléculaires neutres (nucléaires et chloroplastiques) et de gènes codant pour des caractères d'intérêt agronomique (couleur des baies et architecture des grappes). Une meilleure connaissance des ressources génétiques de la vigne est en effet nécessaire pour leur gestion optimisée et leur utilisation appropriée dans de nouveaux programmes d'amélioration. Une étude de parenté basée sur l'analyse de 20 microsatellites nucléaires a d'abord été menée sur 2344 cultivars de la collection INRA du Domaine de Vassal. Elle a permis de préciser l'ascendance directe de plus de 800 cultivars et de révéler les géniteurs clés. A l'aide de ces mêmes marqueurs, une étude de la structuration génétique du compartiment cultivé a ensuite mis en évidence quatre grands groupes de diversité liés à l'usage des fruits, la géographie et l'histoire de la viticulture. Ces premiers résultats ont été utilisés pour constituer un échantillon de travail de 595 génotypes comprenant i) des cultivars (subsp. *vinifera*, syn. *sativa*) représentatifs de la diversité neutre et de catégories historiques préalablement définies et ii) des représentants du compartiment sauvage (subsp. *sylvestris*). Les résultats de l'étude de la diversité de l'ADN chloroplastique sont compatibles avec l'existence d'un centre primaire de domestication oriental et de centres secondaires répartis sur le pourtour méditerranéen. Le polymorphisme de séquence (SNP et INDEL) a ensuite été exploré pour trois gènes associés à des caractères d'intérêt agronomique. L'analyse de la diversité des gènes *VvMybA1* et *VvMybA3*, associés à la couleur des baies, a permis de préciser l'histoire de ce trait et sa diversification sous l'effet de la sélection artificielle. L'analyse du polymorphisme du gène *VvTFL1A*, associé à l'architecture des grappes, a montré une structuration différente principalement en relation avec l'usage des fruits. L'ensemble des résultats a permis de mettre en évidence certaines variétés ou groupes de variétés occupant une position originale dans l'histoire de la vigne cultivée depuis sa domestication.

Mots-clés : *Vitis vinifera* ; histoire évolutive ; diversité génétique neutre ; caractère d'intérêt agronomique ; polymorphisme de séquence

Contribution to the study of grapevine (*Vitis vinifera* L.) evolutionary history through the analysis of genetic diversity of neutral markers and genes of interest

Abstract: *Vitis vinifera* L. is one of the first fruit species ever domesticated. Under human selection, this species underwent a morphological and agronomical evolution leading to an extensive diversity and to two distinct morphotypes according to the use of grapes (wine vs. table). The objective of this PhD thesis was to better understand the structure and origin of cultivated grapevine genetic diversity studying neutral (nuclear and chloroplastidial) molecular markers and genes encoding traits of agronomic interest (berry colour and bunch architecture). A better knowledge of grapevine genetic resources is indeed needed for their optimized management and appropriate use in new breeding programmes. A parentage study based on 20 nuclear microsatellites markers was first performed on 2344 cultivars held in the INRA "Domaine de Vassal" repository. This work allowed us to reveal the direct ascent of more than 800 cultivars and to uncover key genitors. Then, a study of the cultivated pool genetic structure was performed using the same markers. The four diversity groups found are related to use of fruits, geography and viticulture history. These first results were used to build a working sample of 595 genotypes that included i) cultivars (subsp. *vinifera*, syn. *sativa*) representative of both neutral markers diversity and previously defined historical categories and ii) representatives of the wild compartment (subsp. *sylvestris*). The results of chloroplastidial DNA diversity study are consistent with the existence of an eastern primary domestication centre with secondary centres distributed on the periphery of the Mediterranean sea. Sequence polymorphism (SNP and INDEL) was then explored in three genes associated with traits of agronomic interest. Diversity analysis of *VvMybA1* and *VvMybA3* genes associated with berry colour allowed us to better understand the diversification of this trait under artificial selection. Analysis of *VvTFL1A* polymorphism, associated to bunch architecture, showed a different structuration mainly related to the use of fruits. All these results highlighted specific cultivars or groups of cultivars which hold an original position in the history of cultivated grapevine since its domestication.

Keywords: *Vitis vinifera*; evolutionary history; neutral genetic diversity; traits of agronomic interest; sequence polymorphism