



UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

UMR 1131 « Santé de la Vigne et Qualité du Vin »

INRAE de Colmar

THÈSE présentée par :

Elsa CHEDID

soutenue le : **10 mars 2023**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Sciences agronomiques

Aptitudes agro-œnologiques des hybrides interspécifiques complexes de vigne : incidence des régions génomiques issues des espèces sauvages du genre *Vitis*.

THÈSE dirigée par :

M. Duchêne Éric

M. Merdinoglu Didier

Ingénieur de recherche, INRAE (Colmar)

Directeur de recherche, INRAE (Colmar)

RAPPORTEURS :

Mme Costes Evelyne

M. Gomes Éric

Directrice de recherche, INRAE (Montpellier)

Professeur, Université de Bordeaux

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Mme Roth Morgane

Mme Friedrich Anne

Chargée de recherche, INRAE (Avignon)

Maître de conférences, Université de Strasbourg

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier Éric Duchêne, mon directeur de thèse, et mon co-directeur Didier Merdinoglu. Éric, merci pour tout, vraiment. Merci pour ton encadrement, ta disponibilité, tes explications, tes conseils précieux et ton soutien tout le long de ma thèse. Didier, un grand merci aussi pour ta disponibilité, tes expertises et tes corrections poussées sur les articles et le mémoire de thèse.

Je remercie les membres de mon jury, Evelyne Costes, Éric Gomes, Anne Friedrich et Morgane Roth pour avoir accepté d'évaluer mon travail. Je remercie également Pere Mestre, Joseph Schacherer et Fabrice Foucher pour leur participation à mes comités de thèse et pour avoir accompagné mon travail durant trois ans.

Un grand merci à tous mes collègues des équipes Génétique et Amélioration de la Vigne et Métabolisme Secondaire de la Vigne, pour la bonne ambiance et l'aide que vous m'avez fournie au cours de ces années. Merci à Vincent pour ton temps et ton aide sur la gestion et le suivi du matériel végétal et Vive Adonis ! Merci à Nathalie pour la réalisation des analyses chimiques et pour nos discussions rafraichissantes. Merci à Émilce, Gisèle et Aurélie pour la réalisation du génotypage. Merci à Sabine, Marie-Céline et Marie-Annick pour la réalisation du phénotypage de résistances aux maladies. Un grand merci à Komlan pour tes expertises en génomique et en génétique et nos discussions sur tout et n'importe quoi. Merci à Camille, Sophie et Amandine pour leurs expertises en bioinformatique et pour la réalisation des analyses de chromosome painting.

Je remercie vivement toutes les filles du groupe GAV pour votre bonne humeur au jour le jour et pour toutes nos sorties. Merci d'être ma famille en Alsace !

Je remercie du fond du cœur ma famille qui me soutient et m'encourage depuis le début de mes études : ma maman, mon papa et mon frère Nabil. À mon Hassan, merci pour tout. Merci pour ta présence et ton soutien de chaque instant surtout les derniers mois. Je vous aime plus que tout.

Liste des abréviations

AD	<i>Allelic Depth</i>
ADN	Acide DésoxyriboNucléique
ArMV	<i>Arabidopsis Mosaic Virus</i>
BBCH	<i>Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt und Chemische Industrie</i>
cM	centiMorgan (unité de distance génétique)
cv.	<i>cultivar</i>
dj/dd	Degrés Jour/Degree Days
DOY	Day of year
DP	<i>Read Depth</i>
<i>et al.</i>	<i>et alii</i>
GBS	<i>Genotyping-By-Sequencing</i>
GFLV	<i>Grapevine FanLeaf Virus</i>
GLRaV	<i>Grapevine LeafRoll-associated Virus</i>
GWAS	Genome wide association
IFV	Institut Français de la Vigne et du Vin
Inrae	Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
LG	Linkage group (groupe de liaison)
LOD	Logarithm of odds
Mbp	Million base pair (million paire de base sur l'ADN)
OIV	Organisation Internationale de la Vigne et du Vin
PCR	<i>Polymerase Chain Reaction</i>
QTL	<i>Quantitative Trait Locus</i>
SAM	Sélection Assistée par Marqueurs
SNP	<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>
SSR	<i>Simple Sequence Repeats</i>
TSS	Total Soluble Solids
°Brix	Degré Brix
°C	Degré Celsius

Table des matières

Remerciements

Liste des abréviations

Table de matières

<i>I. Introduction bibliographique.....</i>	<i>10</i>
1. La vigne	10
2. Les maladies de la vigne.....	16
3. Génétique de la vigne	20
4. La création variétale	23
5. Contexte, objectifs et démarche de la thèse	45
<i>II. Matériels et Méthodes</i>	<i>50</i>
1. Population '50025'.....	50
2. Dispositif expérimental.....	51
3. Méthodes	52
4. Analyse d'Interval Mapping	65
5. Analyse de variance	66
<i>III. Étude génétique de la population '50025'.....</i>	<i>68</i>
1. Introduction	68
2. Cartes génétiques	68
3. Chromosome Painting	73
4. Origines des QTL de résistances	75
5. Comportement génétique des parents hors gènes de résistance.....	79
6. Conclusion	81
<i>IV. Étude de la résistance aux maladies fongiques dans la population '50025'</i>	<i>84</i>
1. Introduction	84
2. Résistance au mildiou dans la population '50025'	84
3. Résistance à l'oïdium dans la population '50025'	95
4. Évaluation de la résistance aux maladies au vignoble	99
5. Régions chromosomiques des facteurs de résistance	103

V.	<i>Étude de la phénologie dans la population '50025'</i>	106
1.	Introduction	106
2.	Allelic-Based Modelling to predict phenological stages of grapevine hybrids under future climatic conditions	107
3.	Colocalisation avec des QTL de résistance	132
VI.	<i>Étude des composantes du rendement dans la population '50025'</i>	134
1.	Introduction	134
2.	Variabilité génétique	134
3.	Analyse d'Interval mapping	138
4.	Discussion.....	146
5.	Colocalisation avec des QTL de résistance aux maladies.....	149
VII.	<i>Analyse du développement végétatif de la population '50025'</i>	154
1.	Introduction	154
2.	Electronic phenotyping is effective in describing vine growth and detecting associated genetic loci	155
3.	Analyses additionnelles	181
VIII.	<i>Étude de la composition des raisins dans la population '50025'</i>	190
1.	Introduction	190
2.	Échantillonnage	190
3.	Cinétique d'évolution des paramètres de composition du Chardonnay	190
4.	Contrôle de la cohérence des données.....	192
5.	La teneur en sucres des raisins de la population '50025'	194
6.	L'acidité et la teneur en azote des raisins de la population '50025'	197
7.	Colocalisation avec les QTL de résistance aux maladies.....	213
IX.	<i>Étude de l'impact des régions génomiques du genre Vitis sur les aptitudes agro-œnologiques des hybrides interspécifiques</i>	216
1.	Introduction	216
2.	Impact of the introgression of resistance loci on agro-oenological traits in grapevine hybrids.....	217
X.	<i>Conclusion générale et perspectives</i>	242
	<i>Annexes</i>	245
	<i>REFERENCE</i>	265

Chapitre I : Introduction bibliographique

I. Introduction bibliographique

1. La vigne

La vigne cultivée européenne, *Vitis vinifera*, a particulièrement gagné en importance depuis sa domestication dans le Caucase, il y a 8 000 à 10 000 ans (Bacilieri et al., 2013). Grâce à la migration des populations humaines, la viticulture s'est dispersée et répandue progressivement autour du bassin méditerranéen puis vers d'autres régions du globe. Les traits principalement affectés par la domestication ont été le sexe, la fertilité, l'architecture, la morphologie, la taille et la composition des baies (This et al., 2006).

1.1. Importance économique

La vigne est l'une des plus importantes cultures horticoles avec une production mondiale de 14.3 millions de tonnes et une superficie de 7.32 millions hectares dans le monde entier (OIV, 2021). L'adaptabilité de la vigne à des différents climats a contribué à l'augmentation de sa valeur économique et sa dispersion sur tous les continents (Schultz & Stoll, 2010). Les régions méditerranéennes, où la vigne est cultivée depuis des milliers d'années, sont toujours les leaders mondiaux en termes de superficie cultivée. L'Espagne possède 964 226 ha de vigne suivi par la France avec 79 7600 ha en 2021 (OIV, 2021). L'expansion des vignobles asiatiques surtout en Chine (78 2600 ha en 2021 et 14 769 088 tonnes) menace l'hégémonie de l'Europe en tant que premier continent en production de raisins. Il faut distinguer ici entre la production des raisins de table et raisins de cuve. L'Italie et la France sont les premiers producteurs de vins avec 50 232 000 hl et 37 648 000 hl respectivement (OIV, 2021). En France, la valeur socio-économique, environnementale et culturelle du secteur vini-viticole est aussi importante que sa valeur financière. La contribution de la viticulture à l'économie liée au tourisme et à la gastronomie est considérable.

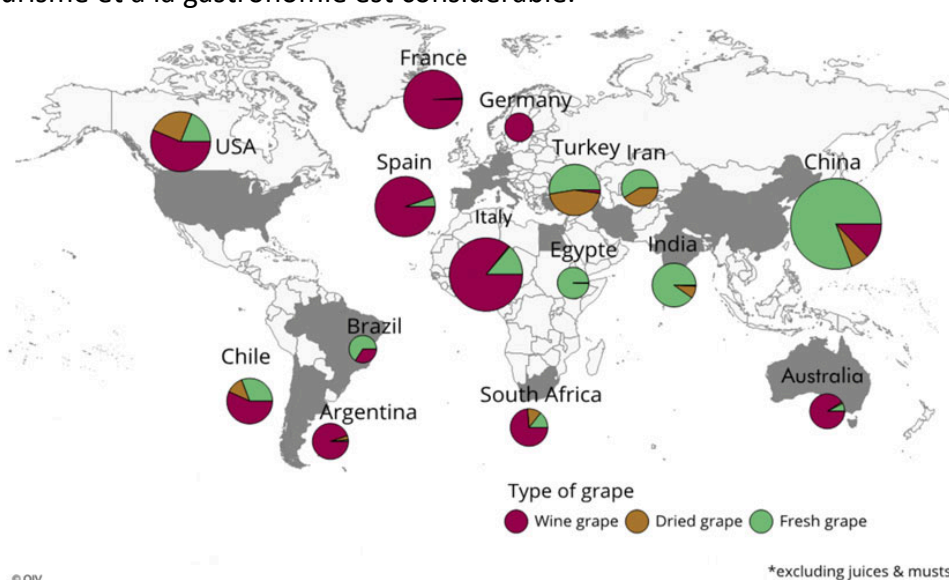


Figure I.1: Superficies viticoles et utilisation de la production de raisin en 2015 (Source OIV) (Alston & Sambucci, 2019)

1.2. Taxonomie

Les vignes sauvages et cultivées appartiennent à la famille des *Vitaceae*. Cette famille comprend 18 ou 19 genres selon les classifications (Galet, 1988; Reynier, 2007). Le positionnement du taxon *Muscadinia* dans la famille des Vitacées est différent selon les botanistes. Selon Planchon (1887), le genre *Vitis* est divisé en deux sous-genres : *Euvitis* Planch. et *Muscadinia* Planch. Une deuxième classification qui considère *Vitis* et *Muscadinia* comme deux genres distincts a été proposée par Small (1913). Cette classification est basée sur les différences morphologiques, anatomiques et physiologiques observées entre les deux genres qui se distinguent, notamment, par un nombre de chromosomes différents, $n = 19$ pour les *Vitis* et $n = 20$ pour les *Muscadinia*. Selon la classification adoptée, le nom de l'espèce la plus importante du genre ou sous-genre *Muscadinia* est soit *Muscadinia rotundifolia*, soit *Vitis rotundifolia*.

L'ensemble du genre *Vitis* comprend 60 espèces bien identifiées et se répartissent en trois régions géographiques : (1) des vignes américaines, originaire d'Amérique du nord et d'Amérique Centrale, parmi lesquelles *V. rupestris*, *V. riparia*, *V. cinerea*, *V. labrusca* et *V. aestivalis* ; (2) les *Vitis* asiatiques dont *V. amurensis* et *V. coignetiae* ; (3) les vignes euro-asiatiques appartiennent à une seule espèce *Vitis vinifera* L., la seule espèce cultivée en Europe qui regroupe plus de 6000 variétés présentant des caractéristiques morphologiques et ampélographiques très différentes (Galet, 1988; Trondle et al., 2010). L'espèce *Vitis vinifera* comprend deux sous-espèces : *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* représente les vignes sauvages et *Vitis vinifera* ssp. *sativa* représente les vignes cultivées.

Le sous-genre *Muscadinia* ne comprend que 3 espèces : *V. munsoniana*, *V. popeniae* et *V. rotundifolia* (Olien, 1990). *V. rotundifolia* est la plus cultivée mais toujours limitée au continent nord-américain. *V. rotundifolia* avec d'autres espèces des *Vitis* américaines et asiatiques ont été hybridées avec la vigne cultivée pour les programmes d'amélioration génétique.

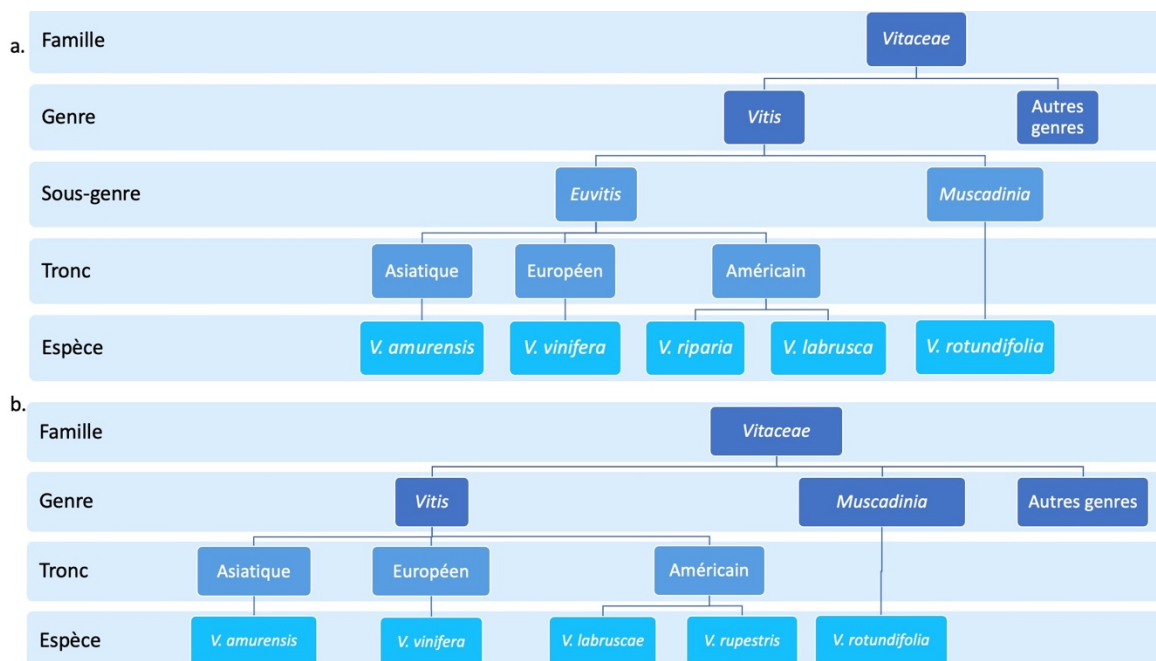


Figure 1.2: Famille des Vitacées selon la théorie de Planchon (1887) (a) et selon la théorie de Small (1913) (b).

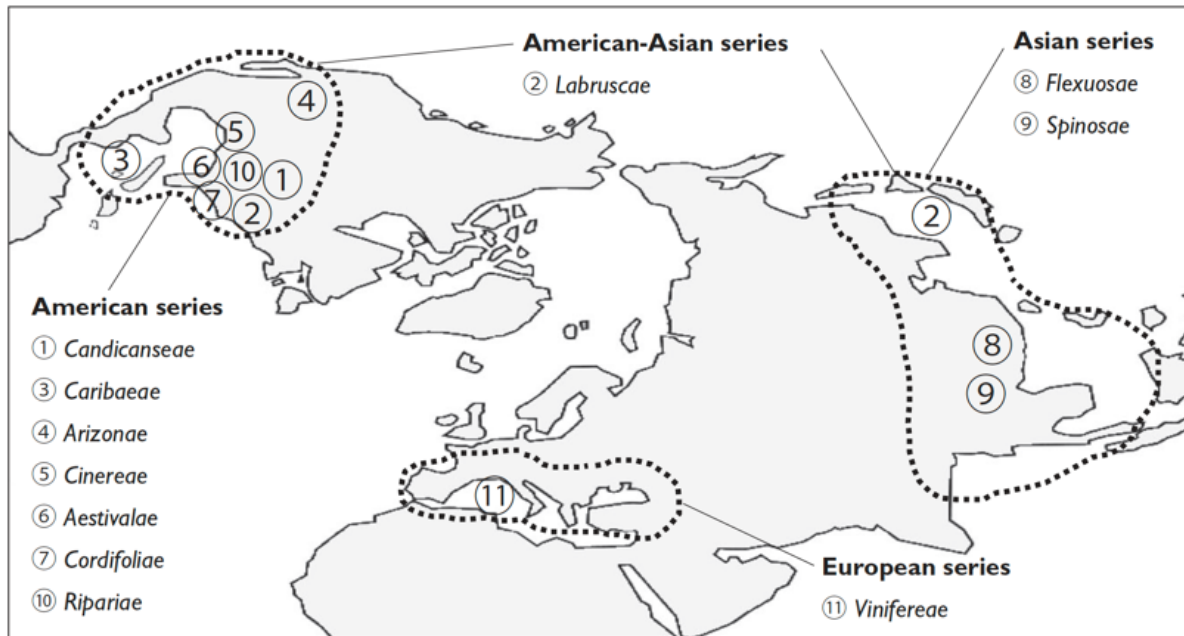


Figure 1.3: Carte de distribution des séries d'espèce du genre *Vitis* selon la classification morphologique de Galet (1988) (Péros et al., 2011).

1.3. Morphologie et anatomie

La vigne est une liane qui produit chaque année, au printemps, des pousses herbacées à partir des bourgeons, les rameaux. Chaque rameau est composé d'une succession de nœuds et de mérithalles (ou entre-nœuds). Les nœuds portent les différents organes : feuilles, bourgeons et inflorescences ou vrilles. Les vrilles et les inflorescences sont disposées de manière rythmique et discontinue sur le rameau : les premiers nœuds ne portent aucun de ces organes, les nœuds suivants portent les inflorescences, puis les vrilles selon un rythme ternaire défini (1 vrille / 1 vrille / \emptyset). Le nombre de nœuds portant des inflorescences est variable en fonction des cépages (Galet, 2000; Huglin & Schneider, 1998; Mullins et al., 1992). Les différents organes sont issus des primordia dans les bourgeons, plus ou moins différenciés au moment de la dormance des bourgeons. La coupe longitudinale d'un bourgeon juste avant le débourrement montre l'organisation du futur rameau (feuilles, inflorescences, vrilles) (Huglin & Schneider, 1998). Les mécanismes moléculaires et les gènes impliqués dans la différenciation des primordia sont partiellement connus (Boss & Thomas, 2000) et des traitements hormonaux peuvent orienter cette différenciation (Diaz-Riquelme et al., 2014).

Chez la vigne, on distingue plusieurs types de bourgeons : (1) Le prompt-bourgeon se trouve à l'aisselle des feuilles et peut se développer l'année de sa formation. Il porte une seule écaille et un seul bourgeon qui donne une petite pousse appelée « entre-cœur » (Galet, 2000). Les entre-cœurs ont un développement limité (Lebon et al., 2006) et portent parfois de petites grappes ou « grapillons ». (2) Le bourgeon latent ne se développe qu'à la deuxième année de sa formation. Il comprend un bourgeon principal (ou primaire) et un ou deux bourgeons secondaires appelés également bourgeons de remplacement qui peuvent se développer en cas de gel du bourgeon principal par exemple. (3) Les bourgeons du vieux bois sont les bourgeons latents qui ne se seront généralement pas développés l'année suivant leur formation et qui peuvent rester à l'état latent pendant plusieurs années. Dans certaines conditions, les bourgeons du vieux bois peuvent se développer et donner une pousse appelée « gourmand » (Galet, 2000). (4) Le bourgeon terminal fonctionne tout au long de la saison

végétative et assure la formation et la croissance des différents organes du rameau selon le rythme déjà décrit. L'arrêt du fonctionnement du méristème apical a lieu, en absence de stress, à la fin de l'été.



Figure 1.4: Coupe transversale d'un bourgeon de vigne. Un bourgeon primaire au centre et deux bourgeons secondaires de part et d'autre.

La fertilité, chez la vigne, est définie par le nombre moyen d'inflorescences des rameaux issus des bourgeons laissés à la taille. Le nombre d'inflorescences sur les rameaux fertiles varie principalement selon le cépage, l'emplacement du bourgeon sur le sarment et la vigueur des sarments. De plus, la fertilité des bourgeons principaux croît de la base vers le milieu du sarment, puis diminue. La fertilité des bourgeons secondaires est très variable en fonction des cépages. Les bourgeons du vieux bois sont en général stériles mais peuvent parfois contenir une inflorescence (Carolus, 1970; Galet, 1988, 2000; Huglin & Schneider, 1998).

L'inflorescence de la vigne est une inflorescence à deux bras, c'est une « grappe composée » qui porte des ramifications dont le nombre et le nombre de fleurs dépendent de la variété, de la position de l'inflorescence sur le rameau et des facteurs environnementaux. L'espèce cultivée possède des fleurs hermaphrodites alors que celles de l'espèce sauvage sont dioïques. Les fleurs sont très petites variant de 2 à 7 mm. La fleur hermaphrodite possède la formule florale $(5S) + (5P) + (5E) + (2C) + \text{nectaire}$ (Reynier, 2007). La fécondation conduit en général à la formation d'un à quatre pépins. L'ovaire se développe ensuite pour donner une baie charnue dont les caractéristiques telles que la forme, la couleur de la peau ou les arômes varient de façon importante selon les variétés. La baie admet toute une palette de couleurs allant du vert au bleu noir, en passant par le jaune, le rose ou le rouge, et de forme aplatie à cylindrique, voire arquée. Son jus est sucré et acidulé, et peut présenter une variété de profils aromatiques, par exemple herbacé ou muscaté (Delame, 2017).

Sur les plantes adultes, les feuilles sont en position alterne et opposée. Le limbe comprend 5 nervures principales qui partent du point pétiolaire ; elles se ramifient en nervures secondaires et présentent des sinus plus ou moins profonds.

Au niveau morphologique, les caractéristiques de la feuille adulte sont d'excellents critères pour la détermination et la classification des espèces et des cépages (OIV 2001).

1.4. Cycle de développement végétatif

La vigne est une plante pérenne qui passe chaque année par plusieurs phases de développement végétatif : la phase végétative où la souche va assurer un développement des

parties végétatives, la phase d'aoûtement qui lui permet de se préparer à l'hiver et à un nouveau départ de la végétation l'année suivante. La phase de formation des inflorescences, des fleurs puis des fruits, c'est-à-dire le cycle reproducteur se déroule sur deux saisons. Après la période de repos hivernal et la levée de la dormance des bourgeons, le cycle végétatif commence par le débourrement après l'accumulation d'une certaine quantité de chaleur. L'activité mitotique reprend et un gonflement du bourgeon latent apparaît avant que les premières écailles s'écartent, la bourre ou coton est rejetée, une pointe verte, puis les premières feuilles apparaissent (Carolus, 1970). Le débourrement marque le début de la croissance printanière. La date de débourrement varie en fonction des variétés, de la température, de la vigueur et du système de taille utilisé (Galet, 2000; Huglin & Schneider, 1998). Ensuite, la croissance de la plante continue et à partir du 3^{ème} nœud, des inflorescences apparaissent à l'opposé des feuilles de la base du rameau. Une fois la différenciation des fleurs achevée, la floraison commence. À partir de la floraison, la croissance de la plante ralentit surtout au moment du développement des raisins qui sont des puits de carbone. En l'absence de stress hydrique, en fonction des températures et de la photopériode, la croissance de la plante s'arrête et l'aoûtement des rameaux commence (Garris et al., 2009). Il se caractérise par un brunissement de l'écorce des rameaux et des vrilles, dû à l'accumulation de réserves en amidon et de lignine ainsi que d'une diminution de la teneur en eau des tissus du bois. Le cycle végétatif se termine par la chute des feuilles et l'entrée en dormance des bourgeons. Il reprendra au printemps suivant grâce aux réserves, qui participent aussi à la résistance des tissus au froid (Galet, 2000; Huglin & Schneider, 1998).

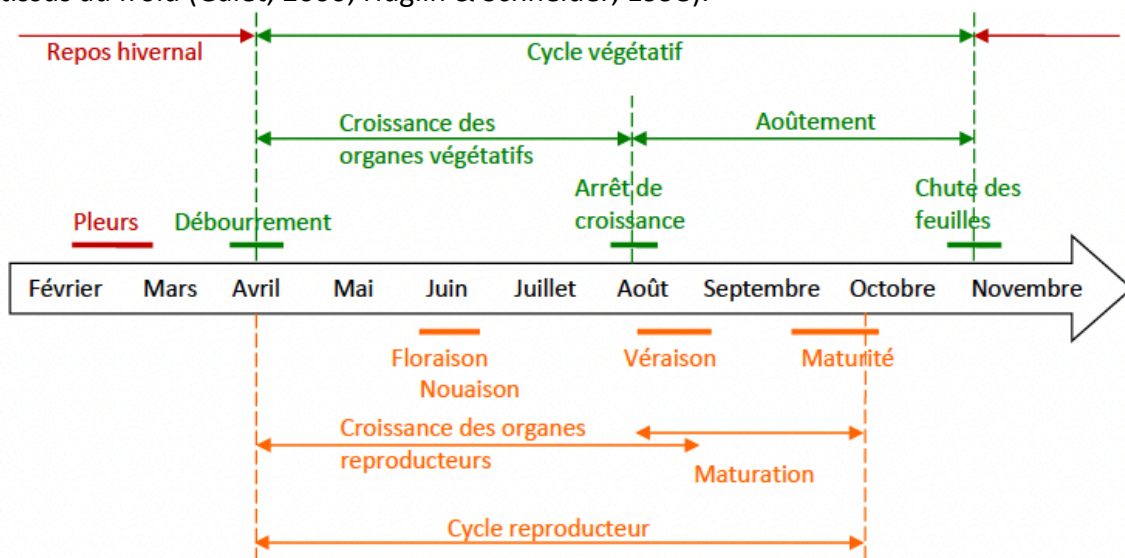


Figure 1.5 : Cycle biologique annuel de la vigne dans l'hémisphère nord d'après Reynier, 2007 (Delame, 2017).

1.5. Cycle reproducteur

La vigne complète son cycle reproducteur sur deux saisons séparées par une période de dormance hivernale (Carmona et al., 2007). Après la levée de la dormance hivernale et le débourrement des bourgeons, les ébauches d'inflorescences, formées l'année précédente, sortent des bourgeons. Les inflorescences croissent et produisent par la suite les boutons floraux portant les organes reproducteurs (ovaires et anthères). Les fleurs terminales se développent premièrement, ensuite les fleurs latérales et les fleurs basales à la fin (Keller et al., 2010). Les organes de la fleur se développent les uns après les autres. Après l'apparition des sépales, les pétales se dressent, s'incurvent puis s'assemblent en une corolle calyptrée.

Les étamines puis les carpelles se mettent en place, environ 3 à 5 semaines après le débourrement (Lebon et al., 2008). Peu de temps après le débourrement, les inflorescences sortent du bourgeon puis se développent. La floraison apparente débute lorsque les capuchons des boutons floraux tombent (Galet, 2000).

La pollinisation des fleurs hermaphrodites de vigne se fait en règle générale par autofécondation (Huglin & Schneider, 1998). Le développement des baies est déclenché par la pollinisation et la fécondation : l'ovule deviendra le pépin et l'ovaire le fruit. Le développement des baies nécessite le développement d'au moins un endosperme. L'absence d'un endosperme développé induit l'abscission et la chute de la fleur (Champagnol, 1984). Le taux de nouaison est décrit comme étant le ratio entre le nombre de baies sur une grappe et les boutons floraux sur l'inflorescence au départ (Duchêne, 2015).

Le développement des baies se fait en deux stades, formation puis maturation, selon un schéma en double-sigmoïde (Coombe & McCarthy, 2000) (Figure 1.6). Durant le premier stade, le développement est dû à la division mitotique et l'expansion cellulaire. Le développement rapide des baies coïncide avec la biosynthèse des composés phénoliques et les acides organiques qui atteignent leurs concentrations maximales à la fin de cette phase (Bindon et al., 2013). À la fin du premier stade, les pépins sont formés. Une phase de transition, caractérisée par une croissance lente, suit le premier stade et se termine par la véraison. La véraison marque le déclenchement de la maturation où on observe un ramollissement des baies et un changement de couleur (accumulation d'anthocyanes) dans le cas des cépages colorés. Le développement des baies reprend uniquement par grandissement cellulaire (Ojeda et al., 1999). Plusieurs changements sont identifiés dans le métabolisme des baies : accumulation des sucres, diminution de la concentration des acides organiques et production des métabolites secondaires et d'arômes (Wong et al., 2016). La taille et la composition des baies varient énormément selon le stade de développement. La floraison et le développement des fruits chez la vigne sont influencés par le cépage (effet génétique) mais aussi par les conditions environnementales (Bindon et al., 2008).

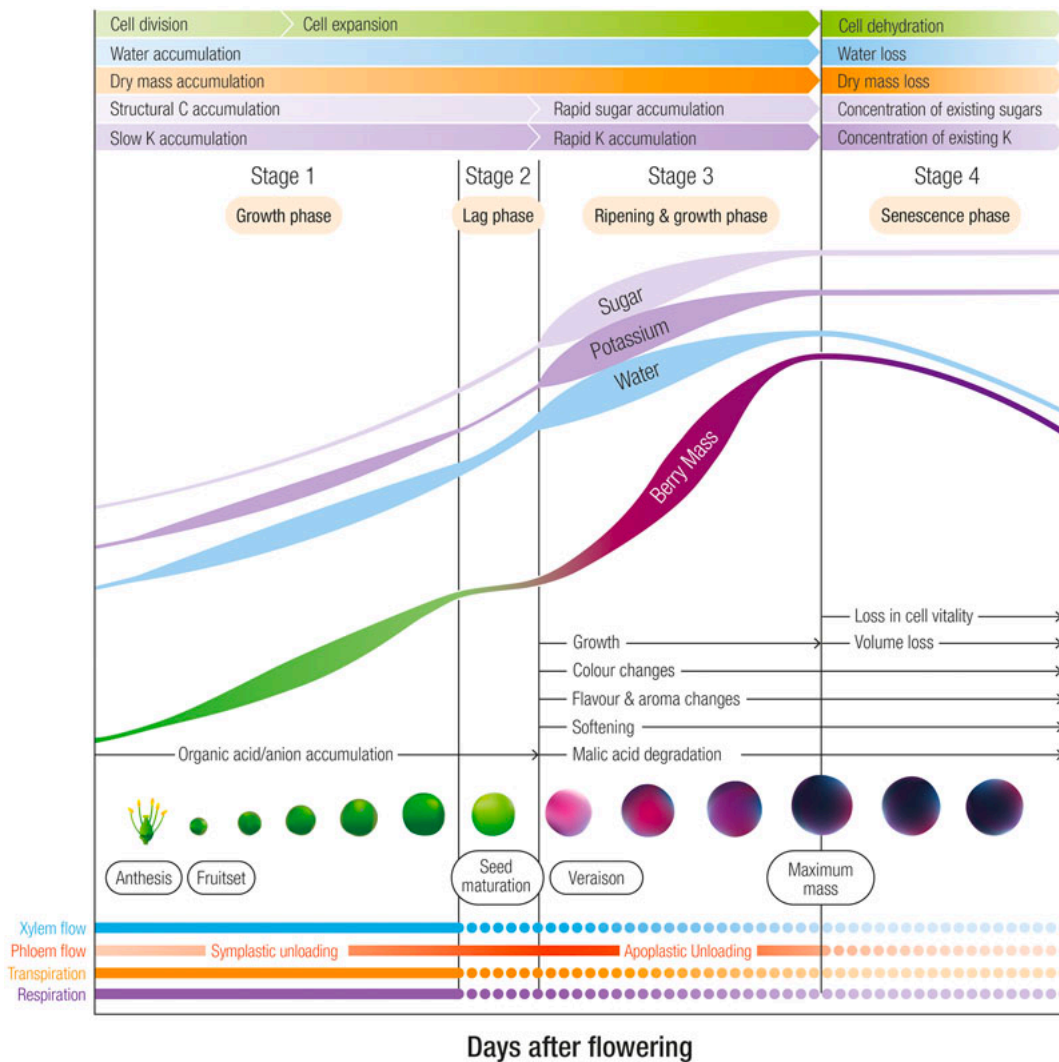


Figure 1.6 : Stades de développement de la baie et la variation des différents composants (Rogiers et al., 2017).

2. Les maladies de la vigne

La vigne est sensible à de nombreux bioagresseurs principalement des virus, des bactéries, des insectes et des champignons. Certains pathogènes comme phylloxera, mildiou et oïdium ont fait tellement de dégâts lors de leur introduction du continent américain au 19^{ème} siècle qu'ils ont changé le paysage de la viticulture européenne.

2.1. Les virus

Plus d'une soixantaine de virus sont capables d'attaquer la vigne dont certains provoquent d'importants dégâts. La maladie du court-noué de la vigne (*Fanleaf degeneration*) est la plus ancienne maladie virale connue chez la vigne. Elle est causée par deux virus de la famille des népovirus : l'ArMV (Arabis Mosaic Virus) et le GFLV (Grapevine Fanleaf Virus) qui sont transmis par les nématodes *Xiphinema diversicaudatum* et *X. index*, respectivement (Martelli, 2014). Les symptômes typiques de cette maladie sont les rameaux en zig-zag et des feuilles à faciès en forme d'éventail (Figure 1.7). Le virus provoque une forte coulure, la chute des fleurs, un dépérissement progressif de la vigne et puis sa mort (Agrios, 1997).

L'enroulement de la vigne est aussi un syndrome viral causé par une famille de virus GLRaV (Grapevine Leaf Roll-associated Viruses). Les feuilles infectées s'enroulent vers le bas et prennent une couleur jaune ou rouge selon les cépages. La maladie impacte aussi la qualité de la récolte puisque les baies mûrissent tard avec une faible teneur en sucres (Galet, 2000). Ce virus provoque des dégâts chroniques et une perte de la récolte mais ne cause pas la mort de la plante.



Figure 1.7: Symptômes du court noué (a et b) et GLRaV (c) (ephytia.inra.fr).

2.2. Les bactéries

La flavescence dorée et la maladie de Pierce sont les principales maladies bactériennes de la vigne. Ces maladies représentent un grand problème dans les vignobles à cause de l'absence de traitement curatif.

La maladie de Pierce est causée par *Xylella fastidiosa*, c'est une bactérie du xylème qui provoque l'occlusion des vaisseaux et empêche le mouvement de la sève à travers la plante. La plante se dessèche progressivement et meurt en quelques années. Cette maladie est très répandue dans les vignobles californiens où les insectes vecteurs, notamment les cicadelles et les cercopes sont abondants.

La flavescence dorée est causée par une bactérie sans paroi, un phytoplasme, localisé dans le phloème. Les symptômes typiques de cette maladie sont l'absence d'aoûtement des rameaux

et les feuilles s'enroulent vers le bas, deviennent cassantes puis jaunissent ou rougissent selon les cépages. Elle peut provoquer un dessèchement des inflorescences si une infection a lieu durant la floraison. Ce phytoplasme est transmis par la cicadelle *Scaphoideus titanus*, originaire d'Amérique du Nord (Papura et al., 2012).



Figure 1.8: Symptômes de la flavescence dorée (a) et la maladie de Pierce (b) (ephytia.inra.fr).

2.3. Les insectes

Le phylloxéra ou *Daktulosphaira vitifoliae*, un puceron originaire d'Amérique du nord, est le ravageur le plus connu pour les dommages causés à la vigne. Son arrivée en Europe au 19^{ème} siècle a provoqué de fortes pertes au niveau de la production viticole. La sensibilité des *Vitis* européens face au phylloxera est à l'origine de la disparition de certains cépages (Garrier, 1996). La maladie se manifeste par des galles sur la face inférieure des feuilles ainsi que des tubérosités sur les racines principales. Ces tubérosités sur les racines provoquent le dépérissement du système racinaire chez les vignes européennes plantées franc de pied. Le greffage des *Vitis* européennes sur des porte-greffes américains a sauvé la viticulture et l'industrie du vin en Europe.

D'autres ravageurs sont présents chez la vigne comme les acariens qui provoquent des maladies comme l'érinose et l'acariose. Les vers de la grappe sont des larves des papillons *Cochylis* (*Eupoecilia ambiguella*) et *Eudemis* (*Lobesia botrana*) et elles provoquent de graves dommages en s'installant dans les inflorescences et dans les baies (Galet, 2000).



Figure 1.9: Symptômes de *Phylloxera* sur feuille (ephytia.inra.fr).

2.4. Les champignons

Parmi les maladies fongiques, on peut faire la distinction entre les maladies qui infectent les parties herbacées (feuille, tige, baie...) de la plante et les maladies du bois qui touchent les parties lignifiées de la plante. Les maladies cryptogamiques largement connues pour leurs grands dégâts sur la vigne sont le mildiou, l'oïdium et le black rot (Figure 1.10). Ces trois pathogènes sont introduits en Europe au 19^{ème} siècle lors des apports de matériel végétal de l'Amérique du nord (Viennot-Bourgin, 1949).

Le mildiou (downy mildew) est causé par l'oomycète *Plasmopara viticola*, il se développe sur la face inférieure des feuilles et pénètre par les stomates. Il provoque des symptômes dits « taches d'huile » sur le limbe et les fructifications ou sporangiophores forment des taches cotonneuses blanches sur la face inférieure du limbe. Dans les infections avancées ces taches deviennent nécrotiques. Une attaque sévère de mildiou peut causer une perte totale des feuilles et des baies avant véraison (ephytia.inra.fr).

L'oïdium (powdery mildew) est causé par l'ascomycète *Erysiphe necator* qui colonise la face supérieure des feuilles et se propage sur les baies. Les symptômes caractéristiques de l'oïdium apparaissent comme un feutrage poudreux de couleur blanc grisâtre (ephytia.inra.fr). Les attaques des baies sont limitées aux jeunes baies ayant une faible teneur en sucres (Pearson & Goheen, 1988). Les infections d'*E.necator* sur les baies altèrent leur maturation et parfois provoque leur éclatement permettant ainsi l'entrée d'autres pathogènes comme *Botrytis cinerea*. *B. cinerea* est un ascomycète nécrotrophe qui pénètre dans les tissus blessés de la plante entraînant la mort progressive des tissus infectés qui seront un milieu favorable pour la reproduction de la pourriture grise.

Le champignon ascomycète *Guignardia bidwellii* est l'agent responsable de la maladie du Black rot. L'infection par *G. bidwellii* provoque des taches nécrotiques rouges sur les jeunes feuilles et les pédicelles des fruits. Sur les baies, les taches brunes sont entourées d'un liseré noir avec une région centrale plate. En cas d'infection avancée, les baies rétrécissent et se momifient (ephytia.inra.fr).



Figure 1.10: Symptômes de mildiou (a et b), d'oïdium (c et d), de black rot (e et f) et de *Botrytis cinerea* (g) de la vigne (ephytia.inra.fr).

Le mildiou et l'oïdium sont les maladies cryptogamiques qui touchent le plus sévèrement les vignobles européens, suivies par le black rot. La lutte contre ces pathogènes est fondée essentiellement sur les traitements phytosanitaires. En effet, un tiers des matières actives fongicides consacrées à l'agriculture en Europe est utilisée en viticulture (Merdinoglu et al., 2018). Les produits fongicides sont nocifs pour l'homme et l'environnement et ne sont pas des solutions durables. Dans les dernières années, avec l'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes dus au changement climatique (Mosedale et al., 2016), les produits phytosanitaires sont de moins en moins efficaces contre le mildiou et l'oïdium. Le fait que des espèces du genre *Vitis* apparentées à la vigne cultivée soient naturellement résistantes aux maladies fongiques font de l'hybridation et de la création variétale une solution alternative pour la lutte contre les maladies cryptogamiques.

3. Génétique de la vigne

La vigne cultivée, *V. vinifera* ssp. *sativa* a été domestiquée à partir de *V. vinifera* ssp. *silvestris* qui est une espèce dioïque, produisant de petites baies colorées, acides et peu sucrées. La domestication a porté avant tout sur l'obtention de plantes hermaphrodites produisant de nombreuses grosses baies sucrées (This et al., 2006). Aujourd'hui 23 625

accessions de *Vitis vinifera* sont référencées dans le « Vitis International Variety Catalogue » (<http://www.vivc.de>, novembre 2022). L'histoire de domestication et de l'évolution de la vigne est décrite grâce à une étude de variabilité génétique réalisée dans les collections de l'INRAE à Vassal avec 20 marqueurs microsatellites (Bacilieri et al., 2013). Au sein de *V. vinifera* ssp. *vinifera*, il existe une faible structuration selon les deux origines (Est/Ouest) et utilisation du cépage (vin ou table), conduisant à trois groupes génétiques principaux: les variétés de vigne pour raisins de cuve de l'Europe de l'Ouest, les variétés pour raisins de cuve de l'Europe de l'Est et des Balkans, les variétés de table du Moyen Orient, du Caucase et de l'Orient lointain (Bacilieri et al., 2013; Nicolas et al., 2016). Bacilieri et al. (2013) ont décrit aussi les voies de migration et de diffusion de la vigne à partir du centre de domestication au Caucase : l'une vers l'est, l'autre par le sud de la Méditerranée, la troisième par le nord. La vigne cultivée est principalement propagée par la multiplication végétative, ce qui a permis de conserver une large diversité génétique à travers les siècles, qui reste fortement sous-exploitée à cause des préférences du consommateur. Seules quelques variétés sont largement cultivées dans le monde (Myles, 2013).

La vigne cultivée est une plante diploïde avec $2n=38$ chromosomes. Son génome, de taille estimée à 487 millions de bases (Mb) (Jaillon et al., 2007), est fortement hétérozygote, avec un taux d'hétérozygotie estimé de 0.76 et une consanguinité très réduite (Laucou et al., 2011; Reynolds, 2015). Le génome de la vigne a été séquencé et assemblé pour la première fois en 2007 à partir du séquençage complet d'une lignée quasi-homozygote (Jaillon et al., 2007). La disponibilité du génome de référence a favorisé l'utilisation de différents outils de génomique et de séquençage haut-débit (Next-Generation Sequencing et Genotyping-By-Sequencing) pour identifier des polymorphismes génétiques, de développer de nouvelles stratégies pour l'amélioration génétique et la sélection variétale (GWAS, Sélection génomique...)

La structure du génome de la vigne est hétérogène le long de chaque chromosome et entre les différents chromosomes (Figure I.11). En effet, la densité des gènes varie le long des chromosomes et elle est inversement proportionnelle à la présence des transposons. Les régions péri-centromériques ont une faible variabilité génétique due à une faible densité de gènes et un faible taux de recombinaison comme par exemple sur les chromosomes 4 et 16 sur PN40024 (Figure I.11). Ces régions ont un risque plus élevé d'afficher du « linkage drag » (Taagen et al., 2020; Tourrette et al., 2021; Voss-Fels et al., 2017) que d'autres lors de l'introgession d'un gène d'intérêt, par exemple celle d'un gène de résistance issu d'une espèce sauvage dans un génome cultivé. Le « linkage drag » est un phénomène génétique où un segment de chromosome donneur est retenu autour du gène cible au cours de la recombinaison, à cause de la liaison physique entre le gène et ce segment. On pourrait avoir recours à plus de méioses (par exemple via des backcross successifs) pour espérer casser cette liaison par recombinaison, mais le faible taux de recombinaison dans cette région rendrait cette tentative inefficace.

Plusieurs familles de gènes se trouvent en cluster sur le génome de la vigne. Des clusters de gènes NB-LRR qui codent des récepteurs pour la résistance aux agents pathogènes, sont présents par exemple sur LG9 et LG18. D'autres familles de gènes sont aussi présentes en grand nombre et sont importantes pour la composition des baies comme les flavonoïdes 3',5'-hydroxylases (Falginella et al., 2010) ou les stilbènes synthases (Vannozzi et al., 2012). Myles et al. (2011) ont identifié deux régions sur LG2 et LG17 avec « selective sweep ». La diversité génétique sur la partie inférieure du LG2 est fortement réduite. Elle porte un cluster de gène MybA responsable de la couleur du raisin et le locus gouvernant le sexe des fleurs. Sur LG17, la région entre 4 et 6 Mbp a seulement les gènes de synthèse de proanthocyanines connus.

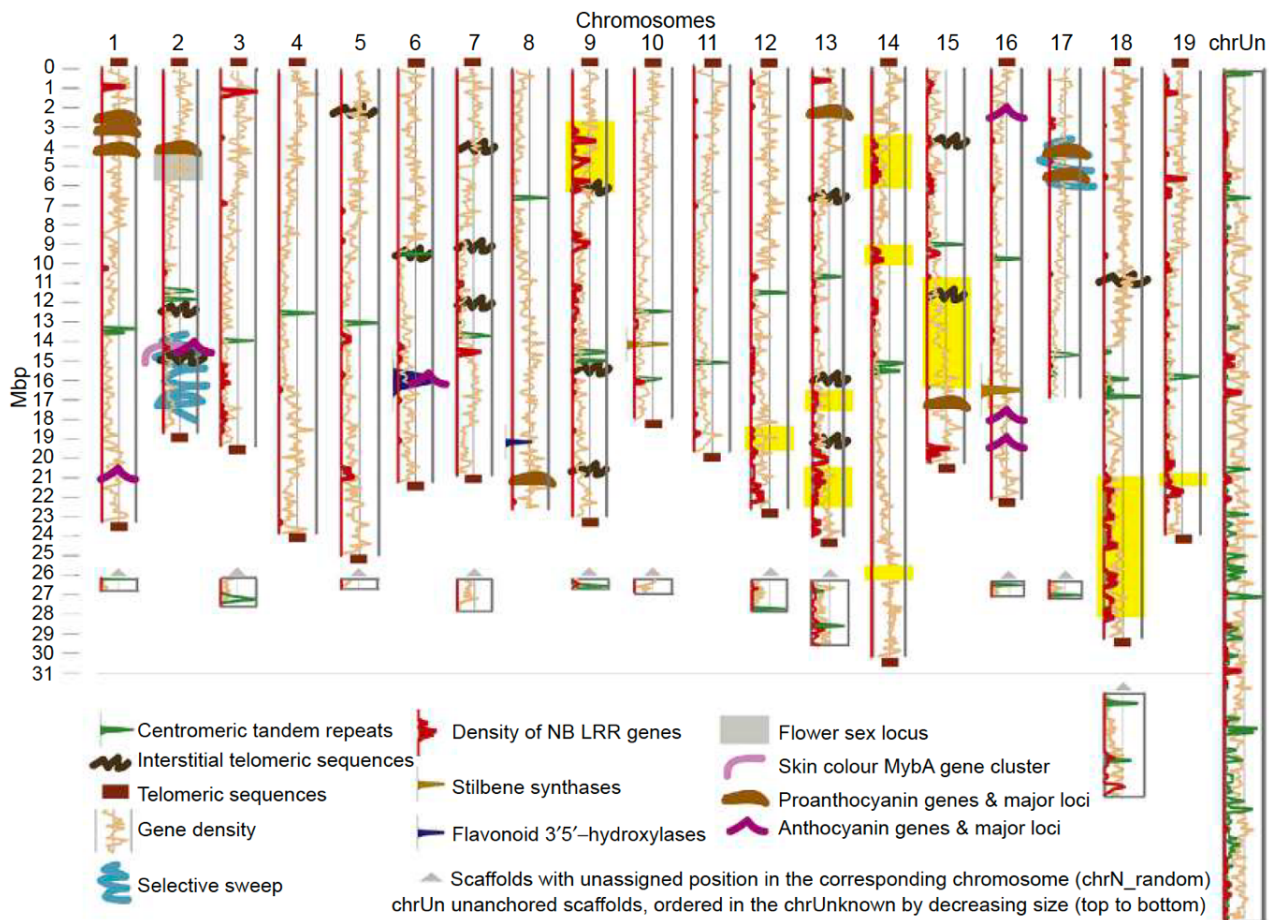


Figure 1.11: Structure du génome de la vigne et régions pertinentes pour la sélection moléculaire. La prédiction des caractéristiques structurales est basée sur l'assemblage du génome 12X de la séquence de référence PN40024. La longueur des chromosomes est indiquée en millions de paires de base (Di Gaspero & Foria, 2015).

Des études antérieures ont mis en évidence certaines différences génomiques entre les espèces du genre *Vitis*. Dans Liang et al. (2019), par rapport au génome de référence PN40024, on observe une plus forte densité de SNP et d'indels le long des chromosomes chez les espèces sauvages américaines et asiatiques comparativement aux espèces *vinifera* (*ssp sativa* et *sylvestris*), la sous-espèce *sylvestris* ayant une plus faible densité que *sativa*. Cette densité de SNP et d'indels est corrélée à la diversité génétique globale, qui est donc plus élevée chez *vinifera ssp sativa* que chez *sylvestris*. L'espèce *V. rotundifolia*, riche en facteurs de résistance aux maladies telles que le mildiou et l'oïdium, possède une taille de génome inférieure à celle de *Vitis vinifera* (416 Mpb vs 487 Mpb) mais une forte synténie avec cette dernière (Park et al., 2022). La différence de nombre de chromosomes entre *Muscadina* et les *Vitis* s'explique par le fait que le chromosome 7 des *Vitis* se subdivise en chromosomes 7 et 20 chez *Muscadina* (Blanc et al., 2012; Cochetel et al., 2021; Park et al., 2022). De plus, Péros et al. (2011) ont étudié les liens génétiques entre les différentes espèces de *Vitis* en se basant sur des marqueurs microsatellites et des marqueurs de polymorphismes (substitutions, indels et répétitions mononucléotidique) de l'ADN chloroplastique (cpADN). Ils ont constaté que le genre *Vitis* a une origine asiatique puis il s'est dispersé vers l'Europe et l'Amérique du nord. Le polymorphisme au niveau de l'ADN chloroplastique était limité alors que les variations génétiques des microsatellites nucléaires étaient plus importantes surtout

dans les *Vitis* américaines. Les *Vitis* asiatiques avaient une faible divergence par rapport aux *Vitis* américaines.

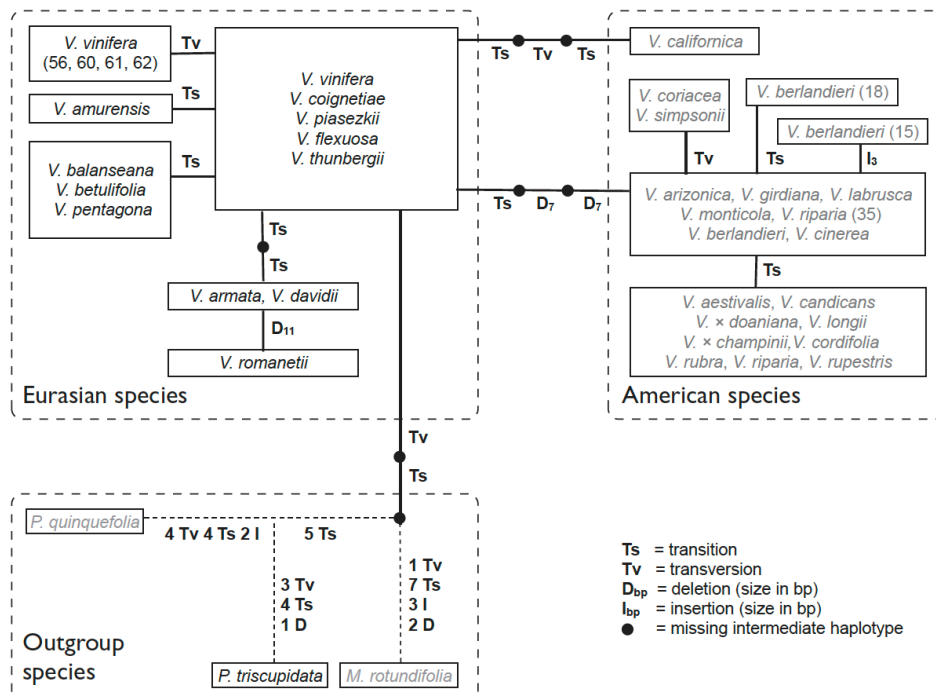


Figure 1.12: Le réseau des haplotypes du genre *Vitis* et *Parthenocissus* comme « outgroup » basé sur des substitutions à l'intron *trnL* et la séquence *trnH-psbA-trnK* (*ADNcp*) et les indels détectés sur *trnH-psbA-trnK* (Péros et al., 2011).

Depuis la publication du génome de référence de *Vitis vinifera* L. ssp *sativa* (PN40024 8X, Jaillon et al 2007), plusieurs assemblages complets ont également été construits, avec à chaque fois, une certaine amélioration par rapport à la première version publiée. Ainsi la première version de l'assemblage basée sur une technologie Sanger a été améliorée par Canaguier et al. (2017) (P40024 12X.v2), puis corrigée et complétée récemment à l'INRAE de Colmar, dans l'équipe « Métabolisme secondaire de la vigne », en utilisant du séquençage « long read PacBio 30X ». Cette nouvelle version plus complète (PN40024.v4) est déjà disponible en ligne (Velt, 2022). Plusieurs assemblages complets ont été produits ces dernières années, à la fois pour des cépages (par exemple Riesling et Gewurztraminer à Colmar : données non encore publiées) ou des espèces de *Vitis*, la plupart par le laboratoire de Dario Cantu à Davis aux USA (<http://www.grapegenomics.com/pages/all.php>).

4. La création variétale

Les activités de sélection variétale ciblées ont commencé au début du 19^{ème} siècle en Amérique du nord dans le but de développer de nouvelles variétés à partir des croisements entre les variétés indigènes résistantes aux différents bioagresseurs et les *Vitis* européennes. Plusieurs sélectionneurs se sont engagés pour produire des variétés avec la robustesse des *Vitis* américaines et la finesse du vin de *V. vinifera*. Ces variétés, comme Diamond ou Herbemont, sont connues comme hybrides américains (« American Hybrids »). En Europe la création des variétés résistantes aux maladies a commencé suite à la crise sanitaire

consécutives à l'introduction du phylloxera, du mildiou et de l'oïdium d'Amérique du nord (Bouquet, 2009). La destruction de milliers de hectares du vignoble français par le phylloxera a poussé plusieurs sélectionneurs français, comme Gaillard, Albert Seibel, George Coudrac et Seyve Villard, à commencer leurs propres programmes de sélection dans le but de créer des variétés à la fois résistantes aux bioagresseurs les plus contraignants et produisant des vins de qualité (Contassot et al., 2007). Ces sélectionneurs ont développé des hybrides producteurs directs à partir des croisements entre les vignes américaines et européennes, mais ces variétés n'ont pas été suffisamment évaluées pour les caractéristiques organoleptiques ce qui a été une raison majeure pour que la résistance soit associée dans l'opinion publique à une qualité de vin médiocre. La mauvaise réputation des hybrides producteurs directs ou des « French hybrids » et la découverte des produits fongicides ont mis fin à aux activités de sélection des hybrides français.

Un peu plus tard, les activités de sélection ont repris en France et ont démarré dans d'autres pays européens pour créer de nouvelles variétés résistantes avec de meilleures qualités organoleptiques (Rousseau et al., 2013). En 1926, Erwin Baur a commencé ces travaux en Allemagne et une première génération de nouvelles variétés résistantes comme Aris et Siegfriedrebe sont sorties. Des travaux considérables de sélection aux États-Unis, Europe de l'est et centrale ont abouti aux nouvelles variétés comme Traminette (USA), Bianca (Hungary), Regent (Allemagne). Ces variétés ont des niveaux de résistance partielle ou totale au mildiou et à l'oïdium et sont considérées comme ayant une qualité gustative comparable à celle des cépages traditionnels (Rousseau, 2013; Van der Meer et al., 2010). Ils sont utilisés comme géniteurs dans les programmes de sélection actuels en Europe.

À part les efforts de sélection contre les maladies, des travaux de sélection ont été réalisés en Russie par exemple pour améliorer la tolérance au froid à partir de l'espèce asiatique *V. amurensis*. D'autres programmes de sélection ont été focalisés sur l'amélioration du rendement et la qualité en se limitant à des croisements *V. vinifera* - *V. vinifera*. Les cépages Muscat Ottonel et Müller-Thurgau sont les meilleurs exemples de la série des cépages produites par ces travaux.

Les programmes de création variétale ont fortement ralenti en France depuis l'interdiction des hybrides producteurs directs dans les zones d'appellation par un décret publié au Journal officiel le 27 juillet 1927 (Article 3 de la loi du 22 juillet 1927 tendant à compléter la loi du 6 mai 1919 relative à la protection des appellations d'origine). Cependant, à partir des années 1970, Alain Bouquet, de l'INRAE – Montpellier a initié des travaux pour valoriser les résistances à différents pathogènes de l'espèce américaine *V. rotundifolia* (Bouquet, 2009). Auparavant, cette espèce n'avait été utilisée ni pour le développement des hybrides producteurs directs ni dans les programmes de sélection européens. Le programme de sélection d'Alain Bouquet a consisté à croiser au départ *V. vinifera* avec un cultivar F1 issue d'un croisement *V. vinifera* x *V. rotundifolia* (Bouquet et al., 2000). Le programme a duré 25 ans, cinq pseudo-rétrocroisements ont été réalisés et ont abouti à sept variétés portant un gène de résistance au mildiou et à l'oïdium (*Rpv1/Run1*).

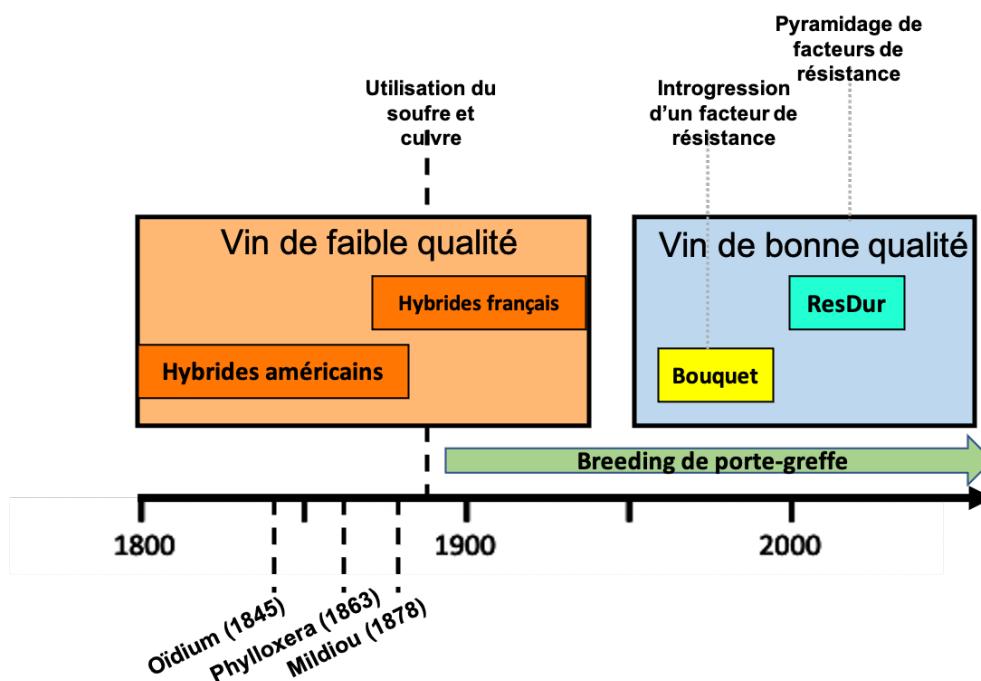


Figure I.13: Évolution des programmes de sélection en France (Töpfer et al., 2011).

Le programme de sélection ResDur de l'INRAE est initié au début des années 2000, et vise à créer une gamme de variétés de seconde génération cumulant plusieurs sources de résistance pour procurer à la vigne une résistance durable au mildiou et à l'oïdium (Merdinoglu et al., 2009). Une partie de ce programme a été conduit en collaboration avec le Julius Kuhn Institute (JKI, Allemagne), l'Agroscope (Suisse) et le Weinbau Institute Freiburg (WBI, Allemagne) (Schneider et al., 2018; Schneider et al., 2019). Les variétés, ayant *Rpv1/Run1*, obtenues dans le programme de Bouquet ont constitué le point de départ du programme ResDur. Basé sur une stratégie de pyramidage de gènes de résistance afin de limiter les risques de contournements, ce programme a été mené en 3 vagues (ResDur1, ResDur2 et ResDur3) permettant un déploiement de variétés porteuses de combinaisons différentes de résistance et a abouti en 2018 à l'inscription au catalogue de 4 premières variétés de vigne possédant une résistance multigénique vis à vis du mildiou et de l'oïdium (Schneider et al., 2018). Il s'agit des variétés Floreal, Voltis, Vidoc et Artaban. Ces premières variétés résistantes connaissent une adoption rapide et occupe déjà en cette fin d'année 2022 plus de 1000 ha de surface cultivée. En 2022, l'inscription de 5 nouvelles variétés est venue compléter la liste (Selenor, Opalor, Coliris, Lilaro et Sirano). Le schéma de sélection utilisé dans ce programme combine sélection assistée par marqueur (SAM) pour retenir les génotypes portant les facteurs de résistance recherchés et expérimentations multi-sites pour une bonne évaluation phénotypique des variétés avant la phase ultime d'inscription. Le cycle de sélection a une durée d'une quinzaine d'années. Cette durée du cycle de sélection, bien qu'ayant été réduite comparativement au temps que prenait la sélection conventionnelle, reste tout de même un frein pour une large diversification et une accélération de l'offre variétale. Par ailleurs, même si la SAM est un outil pour faciliter le pyramidage de gènes majeurs de résistance, elle est limitée en ce qui concerne la capture des gènes à effets mineurs ou l'amélioration de caractères à architecture génétique complexe tels que ceux auxquels on s'intéresse dans le cadre des travaux sur le changement climatique et l'adaptation à des objectifs de production

spécifiques à une région (Merdinoglu et al, 2018 [OENO ONE]). C'est la raison pour laquelle, une nouvelle stratégie de sélection, basée sur la sélection génomique (SG) est en cours de développement à l'INRAE de Colmar. De façon simple, la SG est un type de SAM dans lequel on utilise des marqueurs génétiques couvrant le génome entier afin de maximiser les chances que tout locus de caractères quantitatifs soit suffisamment lié à au moins un de ces marqueurs (Meuwissen et al., 2001). Dans le cadre de la SG, un panel de référence constitué de façon à capturer une diversité génétique optimale est génotypé et des mesures de caractères phénotypiques sont réalisées afin d'élaborer des équations de prédiction qui permettent de relier une variation dans un caractère phénotypique à une combinaison donnée de marqueurs génétiques. Grâce à ces équations de prédiction, on peut prédire le niveau d'expression phénotypique d'un caractère donné dans une population candidate à la sélection, uniquement en la génotypant, afin de simplifier les évaluations phénotypiques des cycles de sélection et trouver l'idéotype cherché.

La pression des bioagresseurs de la vigne et les effets du changement climatique sur la viticulture augmente le challenge pour les programmes d'amélioration génétique et de création variétale de vignes destinées à la production du vin. Il faut être vigilant dans le choix du cépage pour une culture respectueuse de l'environnement et durable. Globalement, les programmes de création variétale explorent la diversité génétique dans les espèces sauvages apparentées à la vigne cultivée afin de répondre à toutes les exigences de la viticulture moderne, en termes de résistance aux maladies ou de tolérance aux stress abiotiques. Même si pour certains traits comme la résistance aux maladies, les facteurs génétiques à effet fort ont surtout été trouvés dans les espèces sauvages, les *V. vinifera* cultivés n'en constituent pas moins de ressources génétiques d'intérêt (Djennane et al., 2021).

4.1. Les espèces sauvages dans les programmes d'amélioration génétique

Depuis plus de 10 000 ans, l'homme a engagé la domestication et l'amélioration des plantes cultivées. La domestication des plantes est un processus évolutif dont des espèces sauvages ont été utilisées pour développer de nouvelles plantes avec des traits morphologiques ou physiologiques qui répondent aux besoins humains (H. Y. Zhang et al., 2017).

Suite au goulot d'étranglement génétique imposé par la domestication et la sélection variétale moderne, les variétés cultivées ne portent qu'une petite fraction de la diversité génétique qui existe chez les espèces sauvages. La diminution de la variabilité génétique est plus importante chez les espèces annuelles (céréales et les légumineuses) que chez les espèces pérennes à cause de la domestication tardive des espèces pérennes et du nombre réduit de générations depuis la domestication en raison de phases juvéniles longues. Par exemple, plus de 50% de la variabilité génétique des ancêtres sauvages est perdue dans les variétés cultivées du soja (H. Zhang et al., 2017; Zhou et al., 2017) alors qu'elle est conservée chez les espèces pérennes en moyenne jusqu'à 95% (Miller & Gross, 2011). En plus de la sélection positive, Zhang et al. (2016) souligne l'effet du selective sweep où la sélection d'un trait intérêt peut réduire la diversité des loci liés à un locus ciblé. Ce phénomène a été observé dans plusieurs études d'analyse quantitative associées à des traits de domestication chez le maïs (Clark et al., 2004; Palaisa et al., 2004) et le riz (Sweeney & McCouch, 2007). L'érosion génétique et la faible possibilité de progrès génétique des variétés cultivées limite ainsi leur potentiel d'utilisation dans les programmes d'amélioration génétique.

Dans le contexte du changement climatique et l'exigence de l'agriculture moderne en termes de durabilité, d'environnement et de sécurité alimentaire, les sélectionneurs cherchent à élargir leurs sources de diversité. L'utilisation et l'importance des espèces sauvages comme source de variabilité génétique pour l'amélioration des plantes cultivées est reconnue par le botaniste Russe Nicolai Vavilov depuis le début du 20^{ème} siècle (H. Y. Zhang et al., 2017). De nombreuses études moléculaires ont confirmé un niveau de variabilité génétique plus élevé dans les espèces sauvages que les espèces cultivées démontrant l'utilité des espèces apparentées aux espèces cultivées dans les programmes de sélection (Jones et al., 2013; Kondić-Špika et al., 2016). Les espèces sauvages apparentées aux espèces cultivées sont définies comme des espèces capables d'échanger des gènes avec les espèces cultivées par hybridation sexuelle ou somatique (Prohens et al., 2017). Harlet & de Wet (1971) ont défini le concept de réservoir de gènes où les espèces sauvages sont classifiées comme réservoir primaire, secondaire ou tertiaire en se basant sur le degré de facilité des échanges des gènes. Les espèces les plus proches de l'espèce cultivée sont inter-fertiles et présentent le réservoir primaire de gènes alors que les espèces plus éloignées et moins facilement utilisées représentent les réservoirs secondaire et tertiaire. Un autre type de classification des espèces sauvages, selon le groupe taxonomique, a été proposé plus tard par Maxted et al. (2006). Ces auteurs proposent que les espèces sauvages soient identifiées selon quatre groupes taxonomiques allant de 1 (même espèce que la variété cultivée) jusqu'à 4 (espèce différente mais dans le même genre que la variété cultivée). Les espèces sauvages se développent dans différents environnements et parfois sous des conditions extrêmes (hautes températures, pression des bioagresseurs, sécheresse) (Dwivedi et al., 2008; Warschefsky et al., 2014) d'où leur grande utilité dans les programmes de sélection pour la résistance aux bioagresseurs et l'adaptation au changement climatique. McCouch (2004) a décrit l'utilisation des espèces sauvages dans les programmes de sélection comme étant un « recyclage des vieux gènes » pour la création de nouvelles variétés résistantes aux stress, de qualité et plus productives. Les espèces sauvages constituent des réservoirs naturels de gènes ou d'allèles qui peuvent apporter cinq types d'amélioration aux espèces cultivées : la résistance aux bioagresseurs, la tolérance aux stress abiotiques, l'augmentation du rendement, la stérilité mâle cytoplasmique et l'amélioration de la qualité (Hajjar & Hodgkin, 2007).

4.2. Caractères sélectionnés chez la vigne

Les caractères agronomiques d'intérêt sur lesquels se concentrent les efforts de création variétale chez la vigne portent principalement sur la résistance des cultivars aux bioagresseurs, l'adaptation aux conditions climatiques du futur et la qualité du raisin. En effet, les sélectionneurs cherchent à améliorer la résistance de la vigne cultivée aux stress biotiques et abiotiques tout en maintenant un bon niveau de rendement et de qualité. Une centaine d'analyses génétiques quantitatives ont été réalisées pour identifier des QTL de différents caractères phénotypiques qu'on peut les diviser selon neuf catégories (Figure I.14). Tous ces critères de sélection sont pris en compte par les expérimentateurs et les sélectionneurs en Europe pour sélectionner une variété la plus proche possible de l'idéotype. Un idéotype est une variété théorique idéale qui combine tous les traits visés par la sélection. Le fait que la vigne soit cultivée sur un porte-greffe implique deux idéotypes, un pour la variété greffon et un autre pour le porte-greffe. Les traits recherchés dans un porte-greffe sont généralement la résistance aux maladies qui touchent le système racinaire, comme le phylloxera, la résistance à la sécheresse et l'adaptation aux conditions édaphiques. Pour le greffon, c'est difficile de

faire référence à un seul idéotype universel. Cela va dépendre des régions et des objectifs de production. L'une des raisons qui rend la définition de l'idéotype difficile est la complexité et la diversité du produit final, le vin. Sachant que le vin est obtenu par la fermentation du moût, la sélection pour la qualité et la composition des baies doit prendre en considération le résultat de la fermentation. Les traits principalement recherchés chez la vigne pour la production du vin sont un certain niveau de résistance aux maladies cryptogamiques, une tolérance aux stress abiotiques et un niveau de rendement et de qualité satisfaisant.

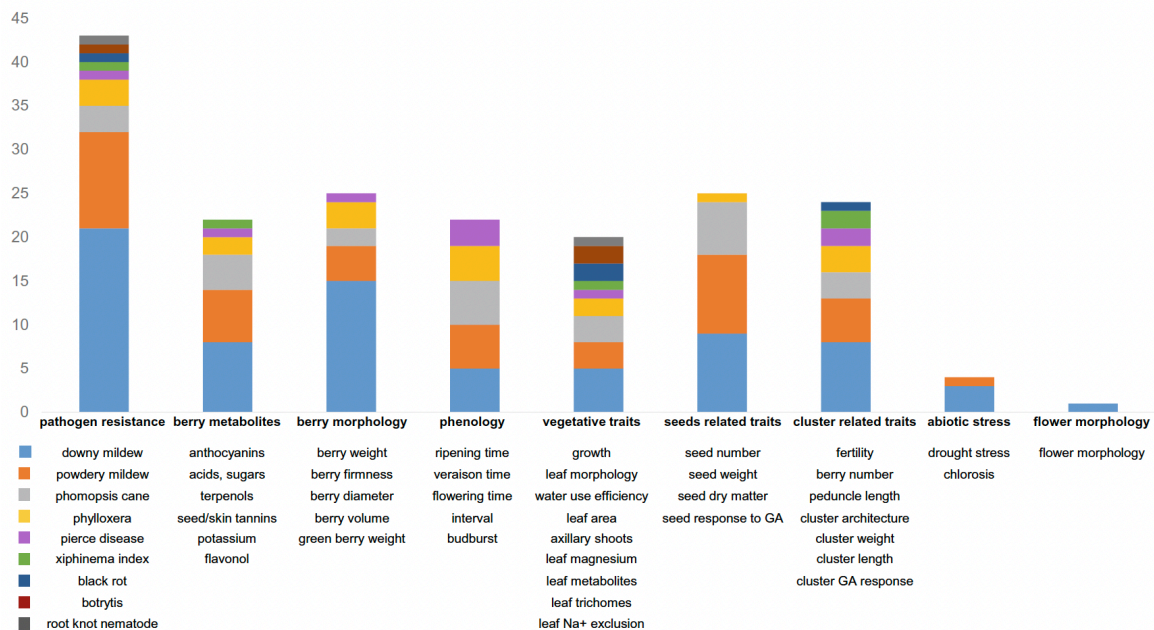


Figure I.14: Nombre d'études quantitatives réalisées par catégorie de traits phénotypiques (Vezzulli et al., 2019).

4.2.1. Résistance aux facteurs biotiques

La vigne cultivée est sensible à nombreux pathogènes qui peuvent causer des dégâts immenses et des pertes totales de la récolte. La résistance au mildiou, à l'oïdium et au black rot est l'objectif principal des programmes de sélection en Europe. La plupart des cépages de *V. vinifera* étant sensibles à ces bioagresseurs, la recherche de résistance s'est orientée vers les espèces sauvages du genre *Vitis*.

Les *Vitis* américaines comme *V. rupestris* ou *V. rotundifolia* et les *Vitis* asiatiques comme *V. amurensis* constituent des sources de résistances naturelles utilisées dans la création variétale. De nombreux facteurs de résistance ont ainsi pu être identifiés pour ces maladies et utilisés dans les programmes de sélection (Tableau I.1).

L'espèce d'origine de certains facteurs de résistance est bien connue mais l'origine de ceux détectés dans des variétés hybrides complexes est difficile à établir.

Pour le mildiou, une trentaine de facteurs de résistances ont été identifiés chez différentes espèces de *Vitis* conférant des niveaux de résistances variables. Les *Vitis* américaines *V. rupestris* et *V. rotundifolia* et les *Vitis* asiatiques comme *V. amurensis* sont les sources de résistance les plus utilisés dans les programmes de sélection. Seuls les QTL qui apportent un niveau de résistance supérieur ou égal à 6 sur une échelle de 1 (forte sensibilité) à 9 (résistance totale), sont généralement utilisés pour la création variétale comme *Rpv1*, *Rpv10* et *Rpv3*.

Les facteurs de résistance à l'oïdium identifiés sont moins nombreux que ceux de résistance au mildiou. Tous les cépages appartenant à *V. vinifera* sont sensibles à l'exception de quelques accessions provenant d'Asie centrale qui ont un niveau de résistance important (Coleman et al., 2009). Les *Vitis* américaines et asiatiques demeurent une source importante de gènes de résistance à l'oïdium (Ramming et al., 2011). *Ren1*, *Run1* et *Ren3* sont fréquemment utilisés pour le pyramidage de gènes de résistances à l'oïdium puisqu'ils se trouvent dans les accessions utilisées comme parents des populations de sélection récentes.

Après le déploiement des variétés résistantes au mildiou et à l'oïdium, le black rot est devenu une préoccupation. La diminution des traitements anti-mildiou et anti-oidium a donné l'espace au black rot pour se développer et causer des dégâts sévères au vignoble. Les études révélant des sources de résistance à ce pathogène sont encore rares. Un certain niveau de résistance au black rot a été décrit chez les hybrides américains ayant une parenté avec *V. labrusca* ainsi que chez les hybrides français (Jabco et al., 1985). Le porte-greffe Börner, dérivant d'un croisement entre *V. riparia* et *V. cinerea*, porte un gène de résistance majeur au black rot, *Rgb1* (Rex et al., 2014). Ce QTL est utilisé dans les programmes de sélection grâce aux marqueurs flanquants identifiés.

Des travaux à l'UC Davis se sont concentrés sur l'identification de facteurs de résistance contre la maladie de Pierce due à la bactérie *Xylella fastidiosa*. *PdR1*, un facteur de résistance identifié chez des *Vitis* indigène du sud-ouest de l'Amérique, a été introgressé dans une série d'accessions de vigne de cuve (Riaz et al., 2009).

Botrytis cinerea qui cause le « bunch rot » ou la pourriture grise, provoque des dégâts énormes surtout dans des conditions humides. Un certain niveau de résistance au *B. cinerea* est demandé dans les nouvelles variétés. La résistance au *B. cinerea* est un caractère très complexe influencé par les caractéristiques biochimique, morphologique et phénologique de la vigne. Plusieurs caractères liés au péricarpe des baies peuvent influencer la susceptibilité à *B. cinerea* (Blaich et al., 1984). De plus, l'architecture de la grappe, qui dépend du nombre, de la taille des baies et de la longueur du pédoncule, a un effet significatif sur l'aération des grappes et sur la sensibilité à *B. cinerea* (Richter et al., 2019; Richter et al., 2020). Contrairement au mildiou et à l'oïdium, aucun mécanisme de défense conféré par un gène de résistance n'est identifié pour *B. cinerea* chez la vigne ou autres espèces (Sapkota et al., 2018). Plusieurs stratégies ont été développées pour contrôler le Botrytis sur les grappes ; bonnes pratiques culturales, produits phytosanitaires, modèles de prédiction (Fedele et al., 2020; Molitor et al., 2012; Molitor & Junk, 2019). Très peu d'études ont identifié des QTL liés à la résistance au botrytis (Herzog et al., 2015; Sapkota et al., 2018). Récemment, Herzog et al. (2022) ont trouvé une corrélation significative entre l'impédance, la texture des baies et la résilience au *B. cinerea*. Les données phénotypiques ont permis de détecter des QTL sur LG2, 6, 11, 15 et 16.

Plusieurs groupes ont conduit des recherches pour identifier et cartographier des loci de résistance. Ils ont proposé des marqueurs liés aux gènes de résistance qui peuvent être utilisés dans la SAM. Eibach et al. (2007) ont prouvé l'efficacité de la SAM dans la sélection des variétés résistantes et sa supériorité sur la sélection phénotypique. La SAM est devenue le seul outil qui permette le pyramidage des facteurs de résistance. Le pyramidage de plusieurs allèles de résistance de différentes espèces est devenu une pratique primordiale pour obtenir une résistance efficace et durable contre les maladies de la vigne, surtout le mildiou et l'oïdium (Schwander et al., 2012 ; Li et al. 2013 ; Merdinoglu et al., 2018).

Tableau I.1 : Facteurs de résistance identifiés chez les Vitis.

Agent pathogène	QTL	LG	Marqueur	Origine	Reference
Plasmopara viticola	<i>Rpv1</i>	12	VVlb32	<i>V. rotundifolia</i>	Merdinoglu et al. (2003)
	<i>Rpv2</i>	18	-	<i>V. rotundifolia</i>	Wiedemann-Merdinoglu et al. (2006)
	<i>Rpv3</i>	18	UDV112/VMC7f2	Regent	(van Heerden et al., 2014; Welter et al., 2007)
		18	VMC7f2	Bianca	Bellin et al. (2009)
	<i>Rpv3.1</i>	18	UDV305/GF18-06	<i>V. rupestris</i>	(Di Gaspero et al., 2012; Zyprian et al., 2016)
	<i>Rpv3.2</i>	18	UDV305 / GF18-06	<i>V. rupestris</i> ou <i>V. lincecumii</i>	(Di Gaspero et al., 2012 ; Zyprian et al., 2016)
	<i>Rpv3.3</i>	18	UDV305	<i>V. labrusca</i> or <i>V. riparia</i>	Di Gaspero et al. (2012)
		18	VVIN16	Merzling	Vezzulli et al. (2019)
	<i>Rpv4</i>	4	VMC7h3	Regent	Welter et al. (2007)
	<i>Rpv5</i>	9	VVlo52b	<i>V. riparia</i>	Marguerit et al. (2009)
	<i>Rpv6</i>	12	VMC8g9	<i>V. riparia</i>	Marguerit et al. (2009)
	<i>Rpv7</i>	7	UDV097	Bianca	Bellin et al. (2009)
	<i>Rpv8</i>	14	Chr14V015	<i>V. amurensis</i>	Blasi et al. (2011)
	<i>Rpv9</i>	7	CCoAOMT	<i>V. riparia</i>	Moreira et al. (2010)
	<i>Rpv10</i>	10	GF09-46	<i>V. amurensis</i>	Schwander et al. (2012)
	<i>Rpv11</i>	5	VVMD27	Regent	Fischer et al. (2004)
		5	VCHR05C	Solaris	Schwander et al. (2012)
	<i>Rpv12</i>	14	UDV014	<i>V. amurensis</i>	Venuti et al. (2013)
	<i>Rpv13</i>	12	VMC1g3.2	<i>V. riparia</i>	Moreira et al. (2010)
	<i>Rpv14</i>	5	GF05-13	<i>V. cinerea</i>	Ochssner et al. (2016)
	<i>Rpv17</i>	8			Divilov et al. (2018)
	<i>Rpv18</i>	11			Divilov et al. (2018)
	<i>Rpv19</i>	14		<i>V. rupestris</i>	Divilov et al. 2018)
	<i>Rpv20</i>	6			Divilov et al. (2018)
	<i>Rpv21</i>	7			Divilov et al. (2018)
	<i>Rpv22</i>	2		<i>V. amurensis</i>	Fu et al. (2020)
	<i>Rpv23</i>	15		<i>V. amurensis</i>	Fu et al. (2020)
	<i>Rpv24</i>	18		<i>V. amurensis</i>	Fu et al. (2020)
	<i>Rpv25</i>	15	Marker561375	<i>V. amurensis</i>	Lin et al. (2019)
	<i>Rpv26</i>	15	Marker525926	<i>V. amurensis</i>	Lin et al. (2019)
	<i>Rpv27</i>	18	VCS1H077H16R1-1	<i>V. aestivalis</i>	Sapkota et al. (2019)
<i>Rpv28</i>	10	VVIH01	<i>V. rupestris</i>	Bhattarai et al. (2021)	
<i>Rpv29</i>	14	chr14_21613512_C_T	<i>V. vinifera</i>	Sargolzaei et al. (2020)	
<i>Rpv30</i>	3	cn_C_T_chr3_16229046	<i>V. vinifera</i>	Sargolzaei et al. (2020)	
<i>Rpv31</i>	16	li_T_C_chr16_21398409	<i>V. vinifera</i>	Sargolzaei et al. (2020)	
Erysiphe necator	<i>Ren1</i>	13	UDV020	<i>V. vinifera</i>	Hoffmann et al. (2008)
	<i>Ren1.2</i>	13	SNP_13_17909186	<i>V. vinifera</i>	Possamai et al. (2020)
	<i>Ren2</i>	14	CS25		Dalbo et al. (2001)
	<i>Ren3</i>	15	UDV015b		Welter et al. (2007)
15		VVlv67		Akkurt et al. (2007)	
15		ScORA7-760		van Heerden et al. (2014)	

	15	GF15-28 / VViv67		Zyprian et al. (2016)	
	15	GF15-42		Zendler et al. (2017)	
<i>Ren4</i>	18	VMC7f2	<i>V. romanetii</i>	Riaz et al. (2011)	
	18	SNPs	<i>V. romanetii</i>	Mahanil et al. (2012)	
<i>Ren5</i>	14	VMC9c1	<i>V. rotundifolia</i>	Blanc et al. (2012)	
<i>Ren6</i>	9	PN9-057/ PN9-068	<i>V. piasezkii</i>	Pap et al. (2016)	
<i>Ren7</i>	19	VVlp17.1	<i>V. piasezkii</i>	Pap et al. (2016)	
<i>Ren8</i>	18	UDV117	<i>V. piasezkii</i>	Pap et al. (2016)	
<i>Ren9</i>	15	CenGen6		Zendler et al. (2017)	
<i>Ren10</i>	2	S2_17854965		Teh et al. (2017)	
<i>Ren11</i>	15	chr15_13698923	<i>V. aestivalis</i>	Karn et al. (2021)	
<i>Run1</i>	12	VMC4f3.1/ VMC8g9	<i>M. rotundifolia</i>	Barker et al. (2005)	
<i>Run2.1</i>	18	VMC7f2 / VMcNg1e3	<i>M. rotundifolia</i>	Riaz et al. (2011)	
<i>Run2.2</i>	18	VMC7f2	<i>M. rotundifolia</i>	Riaz et al. (2011)	
<i>Sen1</i>	9	S8_19258484	<i>V. vinifera</i>	Barba et al. (2014)	
<i>Guignardia bidwellii</i>	<i>Rgb1</i>	14	GF14-42	Börner	Rex et al. (2014)
	<i>Rgb2</i>	16	VChr16c	Börner	Rex et al. (2014)
<i>Xylella fastidiosa</i>	<i>Pdr1</i>	14	VMcNg3h8/ VVIn64	<i>V. arizonica</i>	Riaz et al. (2009)

4.2.2. Tolérance aux stress abiotiques

Plusieurs facteurs liés au changement climatique comme la température, le manque d'eau, la teneur en CO₂ atmosphérique affectent le développement de la vigne (IPCC et al., 2021). Ces facteurs auront un effet sur la phénologie, le rendement, la qualité des raisins et du vin (Duchêne, 2016; Naulleau et al., 2020; Santos et al., 2020). De plus, la fréquence des événements climatiques extrêmes comme les canicules et le gel printanier augmentent dans le monde (IPCC, 2021).

a) Tolérance au gel hivernal

La capacité de la vigne à survivre les fortes périodes de gel d'hiver dépend de plusieurs facteurs dont le cépage, la nutrition de la plante, le calendrier de la période de gel, la vitesse de la chute de la température et la maturation du bois de la vigne. Des variations du niveau de la tolérance au gel est observée entre les variétés de *V. vinifera* comme par exemple le Riesling qui a une tolérance importante (Rahemi et al., 2021). Les espèces du genre *Vitis* qui proviennent d'Amérique du nord comme *V. rupestris* ou d'Asie comme *V. amurensis* montrent un niveau de tolérance au gel très élevé (Zhang et al., 2012). Ces espèces provenant des régions continentales et ayant une haute tolérance au gel d'hiver ont généralement une date de débourrement précoce ce qui augmente le risque de perte des bourgeons par les périodes de gel printanier (Eibach & Töpfer, 2015). Donc l'utilisation de ces sources de résistance pour l'adaptation de nouvelle variété à des conditions climatiques particulières n'est pas simple. Des vignes avec un taux de bourgeons secondaires élevé peuvent être une solution pour compenser la destruction des bourgeons sous l'effet du gel printanier.

b) Tolérance à la sécheresse

La tolérance à la sécheresse est un trait assez complexe qui influence à la fois la croissance de la plante, le rendement et la composition des baies. Les traits liés à la tolérance à la sécheresse sont difficiles à phénotyper (Tardieu, 2012). On peut citer le taux de photosynthèse, le taux de transpiration du feuillage, l'ouverture des stomates et le potentiel hydrique des feuilles dans des conditions contrôlées (Schultz, 2003). Le mesure de $\delta^{13}\text{C}$, dans les feuilles ou le jus, présente une mesure indirecte du stress hydrique subi sur la plante. $\delta^{13}\text{C}$ est lié au « intrinsic water-use efficiency » qui est lié par la suite à l'activité photosynthétique et à la conductance stomatique de la vigne ($\text{iWUE} = \text{Photosynthetic rate} / \text{stomatal conductance}$) (Farquhar & Richards, 1984 ; Brendel et al., 2002).

La vigne est déjà adaptée à des stress hydriques, surtout dans les régions méditerranéennes, mais dans le contexte du changement climatique la disponibilité d'eau diminue progressivement dans certaines régions (IPCC, 2021). Le stress hydrique constitue donc une menace majeure sur la viticulture. Un sol sec entraîne une chute du potentiel hydrique de la plante et une augmentation du risque de cavitation (formation de bulles d'air dans les vaisseaux de xylème qui bloquent le flux d'eau). Grâce à la différence de sensibilité à la cavitation entre les feuilles et les tiges, les feuilles protègent les organes pérennes de la cavitation en se comportant comme des « fusibles hydrauliques » (Charrier et al., 2016), sachant que dans les conditions climatiques actuelles les vignes atteignent rarement le seuil de sécheresse qui induirait une cavitation (Charrier et al., 2018).

Le stress hydrique peut avoir des conséquences importantes sur le rendement de la vigne en réduisant le nombre de d'inflorescence l'année suivante (Guilpart et al., 2014 ; Duchêne, 2016) et en affectant la croissance des baies surtout avant la véraison (Niculcea et al., 2014). Les plantes ont développé des mécanismes d'adaptation au stress hydrique (Simonneau et al., 2017) et une variabilité génétique est observée pour ces adaptations physiologiques (Marguerit et al., 2012 ; Coupel-Ledru et al., 2014; Coupel-Ledru et al., 2016). Les pertes d'eau sont contrôlées principalement par la fermeture/ouverture des stomates (Simonneau et al., 2017). Certaines variétés ont un potentiel hydrique plus élevé par rapport à d'autres sous les mêmes conditions (Tardieu & Simonneau, 1998). Ces génotypes sont appelés isohydriques comme par exemple le Grenache et le Tempranillo alors que la Syrah, le Riesling et le Chardonnay sont des anisohydriques (Schultz, 2003; Vandeleur et al., 2009 ; Lovisolo et al., 2010; Pou et al., 2012). Par rapport à la tolérance à la sécheresse, l'idéotype n'est pas encore bien défini. En effet, la combinaison des traits pour une meilleure adaptation de la vigne au changement climatique n'est pas connue (Dayer et al., 2022). Une étude de Dayer et al. (2020) ont montré que la tolérance à la sécheresse n'est pas lié directement à un seul trait comme la fermeture des stomates ou « water-use efficiency » mais une adaptation optimale était liée à une combinaison précise de plusieurs traits. De plus, la diversité des traits explorée jusqu'à présent peut ne pas être suffisante pour l'adaptation aux conditions climatiques prévues. Quelques études ont quantifié les variations des traits fonctionnels au sein et entre les espèces de *Vitis* (Dayer et al., 2020; Sorek et al., 2021)

Les facteurs jouant un rôle sur la tolérance de la vigne à la sécheresse sont liés à la fois au système racinaire et à la partie aérienne, donc le porte-greffe et le scion. La création variétale peut donc se faire sur deux niveaux : sur les porte-greffes en prenant en considération les traits liés au système racinaire et sur les greffons en considérant les traits de la canopée seulement. Le greffage de la vigne a commencé après l'introduction du phylloxera en Europe. Les porte-greffes généralement utilisés sont des hybrides des espèces américaines *V. rupestris*, *V. riparia* et *V. berlandieri* résistantes au phylloxera. Les variétés de porte-greffe ont été principalement sélectionnées au XIXe et au début du XXe siècle donnant de 70 à 80

variétés disponibles et utilisées aujourd'hui (Ollat et al., 2016). Ensuite, d'autres caractères ont été intégrés dans l'évaluation des porte-greffes comme l'adaptation aux différents types de sol, la vigueur et la tolérance à la sécheresse (Gambetta, 2016; Ollat et al., 2016). Par exemple, le porte-greffe 110R issu de *V. berlandieri* x *V. rupestris* est fortement résistant à la sécheresse et très vigoureux. SO4 issu d'un croisement *V. berlandieri* x *V. riparia* a une faible tolérance à la sécheresse et une forte vigueur (Ollat et al., 2016). Enfin, l'idéotype pour la tolérance à la sécheresse et à la disponibilité en eau n'est pas facile à définir et dépend largement des conditions climatiques (Coupel-Ledru et al., 2016; Tardieu et al., 2018).

4.2.3. Amélioration des traits agronomiques

a) La phénologie

Le suivi du développement de la vigne est souvent effectué avec l'échelle de Baggiolini (Baggiolini, 1952) ou avec l'échelle BBCH (Lorenz et al., 1995). Le stade C (Baggiolini, 1952) et BBCH07 (Lorenz et al., 1995) correspondent à un bourgeon débourré et la date de débourrement pour une plante entière est définie par le moment où 50% des bourgeons ont atteint ce stade. La date de floraison par plante est celle où 50% des capuchons floraux sont détachés et les fleurs sont ouvertes (Stade I ou BBCH65). La définition de la date de véraison chez la vigne est plus compliquée par rapport aux autres stades phénologiques. La véraison est un point de basculement métabolique des baies qui peut être précisément défini par une analyse transcriptomique (Zenoni et al., 2010). D'un point de vue métabolique, la date de véraison peut être définie par un suivi des teneurs en acide malique et en sucres des baies puisque la véraison correspond au moment où les baies commencent à dégrader l'acide malique et accumuler des sucres. Pour le suivi de grands dispositifs, une baie est considérée comme vérée si elle est molle au toucher. Barbeau et al. (2004) ont trouvé une bonne relation entre le ramollissement et l'accumulation des sucres. En pratique, la date de véraison est la date à laquelle 50% des baies sont molles au toucher (stade M ou BBCH85).

En général, le développement de la plante dépend de la température et il existe une relation entre la vitesse de développement de la vigne et la température. Ainsi, la caractérisation des stades phénologiques de la vigne peut s'appuyer sur la méthode des sommes de températures qui considère qu'au-delà d'une température de base, le développement d'une plante est proportionnel à la température du milieu dans lequel elle pousse (Cannell & Smith, 1983). Pour chaque jour, il est donc possible de calculer une température efficace de développement à partir de la température de base et de la température moyenne ou maximale du jour. Le cumul des températures efficaces journalières entre deux stades phénologiques est caractéristique d'une espèce ou d'une variété et elle est supposée stable pour une même espèce quel que soit le milieu ou les conditions. La température seuil utilisée généralement pour la vigne est 10°C mais selon Duchêne et al. (2010) la température de base est variable selon le stade phénologique. La température maximale seuil de développement au débourrement est -2°C, elle est de 10°C pour la période entre débourrement et floraison et de 6°C entre la floraison et la véraison.

L'étude de la phénologie connaît un regain d'intérêt sous l'effet visible du changement climatique sur les stades phénologiques chez la vigne (Menzel et al., 2020). La vigne est traditionnellement cultivée sur des régions géographiques avec des températures moyennes entre 12 et 22°C avec une croissance optimale pour des températures moyennes journalières

entre 20 et 35°C. Les conditions climatiques déterminent la durée de chaque période phénologique de la vigne et du cycle de développement annuel ce qui par la suite a un effet considérable sur le rendement et la qualité des baies (Jones & Davis, 2000). L'avancée des stades phénologiques est l'effet le plus visible du changement climatique dans les vignobles (Duchêne & Schneider, 2005; Estrella et al., 2007; Gill et al., 2015; Droulia & Charalampopoulos, 2021). Des modèles de prévision des stades phénologiques ont été développés dans le but d'étudier la réponse des plantes au réchauffement climatique dans le futur (Cleland et al., 2007; Piao et al., 2019; Parker et al., 2020). La communauté scientifique internationale a développé de nombreux modèles de circulation générale (General Circulation Model) depuis les années 1970 pour modéliser la circulation atmosphérique. Ces modèles simulent de manière quantitative des interactions entre l'atmosphère, les océans, l'occupation des sols et la couverture glaciaire. Ces modèles peuvent être utilisés dans différents scénarios d'évolution des concentrations de gaz à effets de serre dans l'atmosphère. Leolini et al. (2018) ont prévu un avancement de la date de débourrement du Cabernet sauvignon, Merlot, Glera et Chardonnay en France de 18 à 21 jours. La date de véraison du pinot noir en Bourgogne pourrait avancer de 3 à 5 semaines d'ici la fin du siècle (Cuccia et al., 2014). Des dates de véraison plus précoces provoquent la maturation des raisins durant les périodes les plus chaudes de l'été, ce qui pourrait avoir des répercussions significatives sur la composition des raisins (van Leeuwen et al., 2019) (Figure I.15).

Les stades phénologiques importants dans le cadre de la création variétale chez la vigne sont la date de débourrement, la durée entre débourrement et floraison, et la durée entre floraison et véraison des baies. La sélection pour des génotypes précoces ou tardifs dépend du contexte environnemental de la région. Dans une région où le risque de gel au printemps est élevé, la sélection favorise les génotypes avec des dates de débourrement tardives. Dans d'autres cas, la sélection favorise les génotypes qui ont des dates de véraison et de maturation tardives pour éviter la maturation des baies durant les périodes les plus chaudes en été. A noter que les préférences des dates de véraison et de maturation des baies peuvent évoluer avec le temps : dans certains vignobles au nord de l'Europe, les préférences allaient plutôt vers les génotypes les plus précoces dans le but d'avoir des moûts plus sucrés alors que récemment dans le contexte du réchauffement climatique, les vins produits avec ces vignes ont des degrés alcooliques élevés ce qui change les besoins et pousse les sélectionneurs vers des génotypes plus tardifs (Eibach & Töpfer, 2015).

Une variation génétique considérable existe entre les différentes variétés de *V. vinifera* qui peuvent être utilisées dans les programmes de sélection. Les espèces sauvages américaines et asiatiques présentent aussi des sources importantes de variations (Wan et al., 2008). Galet (1990) a décrit la variabilité génétique au niveau des dates de véraison dans les collections de Montpellier et a trouvé un écart d'environ un mois entre le premier génotype le Knipperlé (30 juillet) et Servant (7 septembre) le dernier. Plusieurs études génétiques ont identifié des QTL de traits phénologiques et quelques marqueurs moléculaires sont développés et utilisés en SAM (Fischer et al., 2004; Costantini et al., 2008; Duchêne et al., 2012a; Zyprian et al., 2016).

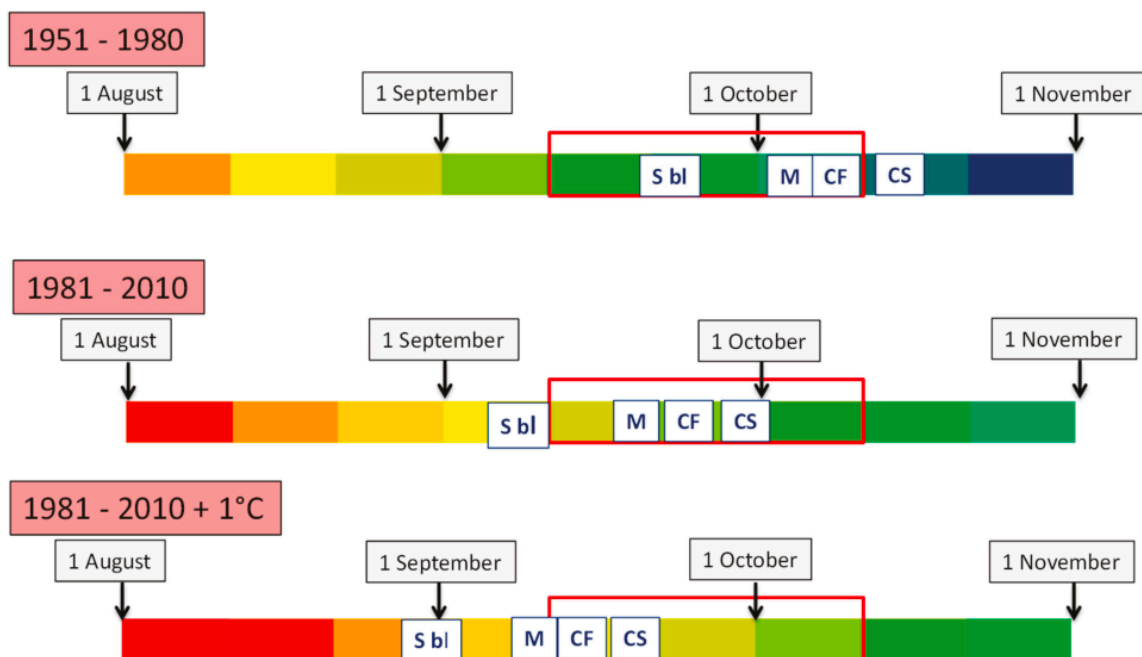


Figure 1.15: Les dates de récolte pour le Sauvignon blanc (S bl), Merlot (M), Cabernet franc (CF) et Cabernet-Sauvignon (CS) à Bordeaux sur trois périodes. Les températures 1951-2010 sont celles de la station météorologique de Bordeaux Mérignac. La couleur rouge indique des hautes températures, le vert pour les températures les plus fraîches. L'encadré rouge représente la période de maturation idéale du raisin. Le scénario '1981-2010+1°C' correspond à la projection de van Leeuwen et al. (2019).

b) La vigueur

La croissance et la surface foliaire de la vigne sont des facteurs déterminants de la maturation des baies ce qui implique la nécessité de comprendre les déterminants de la vigueur de la vigne pour optimiser les stratégies de sélection (Hugalde et al., 2021). Les variables de vigueur prédominantes chez la vigne sont la surface foliaire, le poids de bois de taille d'hiver et le taux de rameaux latéraux. La vigueur d'une plante est définie par la capacité à assimiler, stocker et utiliser les sucres, synthétisés lors de la photosynthèse, pour le développement de la canopée. La vigueur est donc associée aussi à une croissance rapide et une activité métabolique intense (Ollat et al., 2003). Une diminution de la vigueur de la vigne peut améliorer la qualité du vin en augmentant le taux d'anthocyanine et les composés phénoliques dans les baies qui sont mieux exposées (Koundouras et al., 2006; Schreiner et al., 2014).

Du point de vue physiologique, un équilibre entre la vigueur et le rendement est souhaité chez la vigne pour maintenir une certaine qualité de la récolte. Les ratios rendement-poids de taille et surface foliaire-rendement sont des indicateurs pour maintenir un équilibre entre le développement végétatif et le rendement. L'idée de diviser le rendement par le poids de bois de taille a été suggéré la première fois par Ravaz (1911) comme une pratique qui permet aux viticulteurs d'évaluer l'équilibre de la vigne. Ce principe a évolué avec le temps pour prendre le format actuel connu aujourd'hui comme la surface foliaire nécessaire pour la maturation d'une unité de masse (Kliewer & Dokoozlian, 2005) ou la surface foliaire par mètre de canopée (Filippetti & Intrieri, 2001; Howell, 2001). D'après Kliewer and Dokoozlian (2005), un rapport feuille-fruit entre 0.5 to 1.2m²/kg est exigé selon le système de conduite de la vigne. La relation entre le rapport feuille-fruit et le taux de sucre des baies est bien décrit (Kliewer & Dokoozlian, 2005; Parker et al., 2016). Parker et al. (2014) ont trouvé qu'une réduction de la

surface foliaire chez le pinot noir ralentit l'accumulation de sucre dans les baies retardant ainsi la date de véraison. Donc pour une surface foliaire donnée, la concentration en sucre sera d'autant plus faible que la quantité de raisins augmentent (Dai et al., 2011; Duchêne et al., 2012b).

c) Le rendement et les composantes du rendement

Le rendement de la vigne est un caractère complexe qui est influencé par plusieurs composantes et facteurs comme les conditions environnementales (températures, CO₂ de l'aire, humidité...), la vigueur de la plante (surface foliaire, biomasse), le stress hydrique et le génotype. En effet, la vigne est considérée comme la plante avec le taux de variation le plus élevé entre saisons, le rendement peut varier jusqu'à 35.2% selon les conditions climatiques (Boss et al., 2003; Lebon et al., 2008).

La fertilité et le nombre de grappes, le nombre de baie par grappe, la taille des baies et des grappes représentent les composantes du rendement principalement étudiées dans les analyses quantitatives. Pour la sélection de nouvelles variétés, un rendement stable est toujours demandé. Pour la production du vin, un hectare de vigne produit en moyenne 7.5 tonnes.

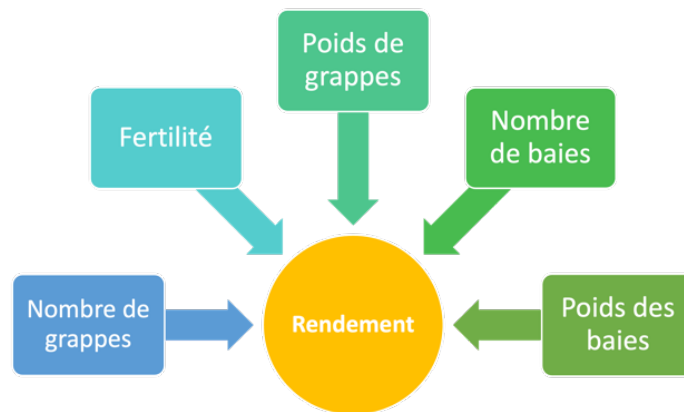


Figure I.16: Composantes du rendement de la vigne.

Le nombre de grappe par plante dépend de la fertilité de la vigne c'est-à-dire le nombre d'inflorescence par rameau. La fertilité varie selon les variétés, il existe des variétés à faible fertilité comme le Gewurztraminer avec environ 0.5 à 0.8 grappe par sarment et des variétés à fertilité importante comme le Riesling avec 1.5 à 2 grappes par sarment.

La nouaison (fruit set) est définie par la proportion d'ovaire qui aboutit à la formation d'une baie. C'est un caractère déterminant du nombre final des baies par grappe d'où l'importance de la qualité de la nouaison dans les variétés sélectionnées. Ibáñez et al. (2019) ont indiqué que la nouaison chez les vignes de cuve est environ 50% alors que les variétés de raisins de table ont un pourcentage plus élevé.

La taille des baies est un caractère particulièrement important pour la production du vin ; le ratio surface-volume des baies influence la composition et la qualité des baies en augmentant la concentration des composés phénoliques dans les petites baies (Gill et al., 2015). Plusieurs composés, influençant la qualité du vin, sont majoritairement présents dans la pellicule des baies par conséquent des baies plus petites peuvent conduire à des concentrations plus élevées et par suite des arômes plus prononcés dans les jus et les vins. D'ailleurs, le rapport surface/volume est un critère majeur qui distingue les raisins de table des raisins de cuve. De plus, des baies de petite taille permettent une meilleure aération des grappes et réduisent le

risque d'infection de maladies fongiques surtout par *Botrytis* (Zyprian et al., 2018). Dans ce contexte, la compacité des grappes joue un rôle majeur et les viticulteurs préfèrent toujours des grappes moins compactes avec des baies de petites tailles. Une grande diversité génétique de la taille des baies existe au sein du genre *Vitis*, allant de < 0.5 à > 10 g (Houel et al., 2013).

d) *La composition du raisin*

La composition des grappes détermine les attributs sensoriels du moût et du vin. Durant la maturité des baies, la composition change rapidement et elle dépend largement du génotype, des conditions environnementales et des pratiques culturales au vignoble. Les variables de rendement et la qualité des baies sont physiologiquement liées et ne peuvent pas être abordées séparément dans les programmes d'amélioration génétique de la vigne. La qualité du raisin peut être décrite par plusieurs types de composés comme les sucres, les acides, les minéraux, les métabolites primaires, les arômes... L'objectif général de la sélection en termes de qualité est d'avoir une composition harmonieuse et équilibrée de tous les composés dans les baies et le vin. Bien que la qualité du vin soit un caractère assez subjectif et variable selon le type de vin produit, il existe des critères incontournables pour une production de qualité, communs à tous les vins de base comme l'acidité et la teneur en alcool (Duchêne, 2015). Des variétés assez diverses au niveau de la couleur, de la taille des baies, des saveurs et des arômes, sont utilisées pour la production des vins (This et al., 2006; Pelsy, 2010). Cette large diversité provient principalement des croisements sexués ou des mutations (This et al., 2006), mais aussi des différents clones d'une même variété (Pelsy, 2010). Récemment, un intérêt supplémentaire est accordé à l'exploration de la diversité des variétés de vigne comme une solution pour l'adaptation aux futures conditions climatiques (Duchêne, 2016) et l'identification des déterminants génétiques des traits de qualité (Poni et al., 2018).

Sucres

L'accumulation des sucres dépend des conditions climatiques, du rapport feuille-fruit mais aussi de la variété de vigne. Le taux de sucre ou « Total Soluble Solids (TSS) est utilisé comme un indicateur du stade développement et de maturation des baies et ça peut varier de 13.7 à 31.5 °Brix suivant le génotype (Poni et al., 2018). Le taux maximal de sucre des baies est très différent entre les variétés ; 20°Brix pour Shiraz, 24-25°Brix pour le Merlot et le Chardonnay, 27°Brix pour Muscat Gordo Blanco (CooMbe & McCarthy, 2000; Tilbrook & Tyerman, 2008; Bondada et al., 2017). Kliewer et al. (1967) ont comparé 78 cépages de raisins de table et de cuve et ont trouvé une variation des TSS à la récolte allant de 18.5 à 28.2 °Brix. De plus, la composition de sucre des baies est aussi différente entre les espèces. A partir de la véraison, *V. vinifera* accumule autant de glucose que de fructose et des traces de sucrose alors que *V. rotundifolia*, *V. labrusca* et des hybrides interspécifiques peuvent accumuler un taux plus élevé de sucrose (Liu et al., 2006).

Le taux de sucre joue un rôle primordial dans la synthèse des acides organiques, des polyphénols et des arômes mais surtout dans la détermination de la concentration en alcool des vins (Dai et al., 2011). L'alcool est le résultat de la fermentation du sucre des raisins par les levures. Une norme considère que 16.83 g/L de sucre dans le moût produit 1% v/v d'alcool dans le vin (Ribéreau-Gayon et al., 2021) ou 2 °Brix produit 1% v/v d'alcool (Poni et al., 2018). Dans le contexte de la sélection variétale, on cherche à avoir des teneurs en sucre à la récolte de l'ordre de 20-24 °Brix pour des vins secs et 11-14% v/v d'alcool (Yang et al., 2016).

Le taux de sucre des baies dépend de plusieurs phénomènes dont le métabolisme de la baie, l'alimentation de sucre des feuilles via le phloème et l'augmentation du volume de la baie et l'effet de la dilution, (Lecourieux et al., 2014 ; Dai et al., 2016). La complexité de ce trait limite l'identification des déterminants génétiques et les marqueurs génétiques. Plusieurs études ont pu détecter des QTL de TSS dans différentes populations (Chen et al., 2015; Houel et al., 2015; Yang et al., 2016) mais la plupart des QTL ne sont pas stables et dépendent largement des millésimes. Prendre en considération le rapport feuille:fruit et les dates de véraison en cherchant les QTL de taux de sucre peut réduire la variabilité des concentrations de sucre et améliorer la détection des déterminants génétiques liés au métabolisme du sucre (Duchêne et al., 2012b)

Acidité

L'acidité est un facteur très important pour la stabilité chimique et microbiologique du vin, et ses propriétés sensorielles. Elle peut être caractérisée par la mesure du pH ou de l'acidité titrable. Ces deux mesures dépendent de la concentration en acides organiques des moûts notamment l'acide malique et tartrique et des concentrations en cations. L'acidité de titration augmente avec l'augmentation des acides organiques et la diminution des cations, surtout le potassium. Le cation de potassium neutralise les acides organiques induisant ainsi une augmentation du pH. Le pH peut varier entre 2.91 et 4.36 selon les différents génotypes de *V. vinifera* (Poni et al., 2018). Une bonne ségrégation du potassium est déjà observée dans plusieurs populations (Bayo-Canha et al., 2012; Houel et al., 2015) mais la faible héritabilité peut être un facteur limitant de la détection des QTL de [K+] (Houel et al., 2015).

La quantité d'acide tartrique est stable à partir de la véraison mais sa concentration diminue à cause de la dilution due à l'expansion cellulaire (Dai et al., 2011; Duchêne et al., 2014). A noter que les stades phénologiques représentent une source importante de variabilité de l'acidité des baies. L'acide malique est dégradé durant la maturation des baies puisqu'il est utilisé pour la respiration et la conversion en sucre donc sa concentration diminue. Alors que le potassium s'accumule après la véraison. De plus la dégradation de l'acide malique est sensible à la température, l'augmentation de la température durant la maturation des baies l'accélérateur. Ce qui fait que la précocité/tardivité de la date de véraison entraîne une variabilité de l'acidité des baies. A part de la variabilité due à la phénologie, une variabilité des concentrations d'acide malique (21-63 mM) et tartrique (11-51 mM) est observée au sein de *V. vinifera* (Kliewer et al., 1967). La variabilité augmente encore plus entre les hybrides interspécifiques du genre *Vitis*. Liu et al. (2006) ont observé des concentrations d'acide malique entre 3 et 53 mM et entre 10 et 61 mM d'acide tartrique.

L'acide tartrique est considéré un acide fort, stable envers les hautes températures et possède des caractéristiques organoleptiques meilleure en comparaison avec l'acide malique. Ce qui fait qu'un rapport acide tartrique/acide malique élevé est recherché dans les programmes de sélection pour limiter l'impact des températures élevées sur la baisse d'acidité et faciliter l'adaptation au réchauffement climatique. Des variations du rapport [Tar]/[Mal] entre 0.34–5.85 sont retrouvés entre les différents espèces de *Vitis* (Kliewer et al., 1967). De plus, le potassium joue un rôle de neutralisation des acides et de réduction de l'activité ionique dans les raisins et conduit à une augmentation du pH (Duchêne et al., 2014). Un pH de l'ordre de 3.1 est recherché pour un vin blanc sec et 3.9 pour un vin liquoreux.

Les teneurs en sucre de *V. vinifera* et les autres espèces de *Vitis* sont comparables mais au niveau de l'acidité, les espèces de *Vitis* ont généralement des concentrations en acide malique

beaucoup plus élevées que *V. vinifera* allant jusqu'à 10 g/L (Kliewer et al., 1967). Les vins produits par des hybrides interspécifiques de *Vitis* sont fréquemment caractérisés par une acidité excessive (Yang et al., 2016). Cette situation est exacerbée dans les climats plus froids en raison d'une dégradation ralentie d'acide malique (Jackson, 1986). Ainsi, un objectif clé pour la sélection est de combiner un contenu faible en acide malique avec une teneur en sucres appropriée (Yang et al., 2016). Malgré l'importance de ces caractères pour la sélection variétale et les grands efforts pour développer des marqueurs moléculaires utilisables dans la SAM, les QTL détectés pour l'acidité et le sucre sont rarement stables et dépendent largement des conditions annuelles (Bayo-Canha et al., 2012; Duchêne et al., 2014).

Azote assimilable

L'azote assimilable est un composant critique pour la croissance et l'activité des levures (*Saccharomyces cerevisiae*) du raisin. L'azote assimilable par les levures comprend principalement l'azote d'ammonium (NH_4^+) et des acides aminés. L'azote assimilable est un composant très variable dans les moûts et est influencé par des facteurs tels que le génotype, la maturité, le climat, le millésime, les conditions édaphiques, les pratiques culturales, et le moment et la forme d'application d'azote (Bell & Henschke, 2005). Petrovic et al. (2019) ont montré un effet important du génotype sur la composition et la concentration de l'azote assimilable et des variations allant jusqu'à 11x entre certaines variétés. Stewart (2013) a comparé les concentrations en azote assimilable chez 147 variétés de vigne de l'Amérique du nord et a trouvé des valeurs allant de 8 mg/L à 938 mg/L. La majorité des hybrides interspécifiques ont montré des concentrations extrêmes, dans les deux sens, d'azote assimilable. Une concentration au-dessous de 150 mg/L dans les moûts cause un blocage de la fermentation et la formation des arômes défavorables (reductive aromas) dus à l'augmentation de H_2S (Brice et al., 2014). Des concentrations très élevées aboutissent à la formation de carbamate d'éthyle, un composant carcinogène ou des allergènes comme les amines biogènes (Petrovic et al., 2019). Cette thématique d'étude est relativement récente, il n'existe pas autant de travaux publiés sur le déterminisme génétique de l'azote dans les baies. Yang et al. (2016) ont identifié un QTL d'azote assimilable sur le chromosome 7.

e) Métabolisme secondaire

Les métabolites secondaires sont à la base de la coloration, des arômes et de la structure des vins donc ils sont déterminants pour les qualités organoleptiques des vins (Duchêne, 2015). Les arômes des vins sont de deux types ; des molécules déjà présentes dans les raisins ou des molécules obtenues après la fermentation des moûts par les levures. La richesse des sensations organoleptiques des vins est le résultat de la diversité extrême des métabolites secondaires.

Les composés phénoliques, dérivant de la phénylalanine, sont classés en stilbènes et flavonoïdes et incluent les anthocyanes, les flavanols, les flavan-3-ols et les pro-anthocyanidines (Flamini et al., 2013).

Les anthocyanes sont synthétisés dans les pellicules des raisins et sont à l'origine de la coloration des raisins rouges (Castellarin et al., 2014). Le déterminant génétique de quelques composés importants pour la coloration et la structure des vins rouges ont été identifiés à INRAE de Montpellier (Doligez et al., 2006; Fournier-Level et al., 2009; Fournier-Level et al., 2010a; Fournier-Level et al., 2010b; Imazio et al., 2010; Huang et al., 2012). Des QTL de concentrations de pro-anthocyanidine et de degré de polymérisation des tanins dans les

pellicules des baies ont été identifiés. De plus, des QTL des teneurs en anthocyanes, de niveau d'hydroxylation et de méthylation sont identifiés sur LG1, 2 et 6 (Carrier et al., 2013; Huang et al., 2013; Huang et al., 2012).

Les flavanols jouent un rôle important dans la protection de la plante vis-à-vis des rayons UV (Downey et al., 2006). Les flavan-3-ols, ou tanins, sont présents dans les pépins et leur excès dans le vin donnent la sensation d'astringence dans la bouche (Castellarin et al., 2014).

Les arômes floraux des vins blancs sont dus à des composés terpéniques (monoterpènes et monoterpénols), leur synthèse est contrôlée par plusieurs gènes impliqués dans la voie de synthèse des terpénoïdes (Battilana et al., 2011).

D'autres arômes de la famille des norisoprénoïdes proviennent de la dégradation des caroténoïdes (des tetraterpènes) comme le 1,1,6-triméthyl-1,2-dihydronaphtalène (TDN) dont l'odeur est associée à celle du kérosène.

Les thiols volatils, des composés caractérisés par le groupement -SH, apparaissent au cours de la fermentation alcoolique seulement et sont à l'origine d'arômes de pamplemousse, de zeste de citron ou de fruit de passion (Castellarin et al., 2014).

Les méthoxypyrazines sont les molécules responsables du caractère herbacé, petit pois ou poivron des vins. Leur impact sur la perception aromatique des vins dépend de la variété. Un QTL de la concentration isobutyl-méthoxypyrazine a été détecté sur LG3 chez *V. vinifera* cv. Cabernet Sauvignon (Dunlevy et al., 2013; Guillaumie et al., 2013).

Les deux composés volatils 2-aminoacétophénone et méthylantranilate sont responsables de l'arôme/faux-goût « foxy » présent chez certaines espèces du genre *Vitis* et qui est typique des *V. labrusca*. Ces composés ont été détectés aussi dans certains hybrides interspécifiques américaines (Wang & De Luca, 2005). Un gène d'antraniloyle-CoA : méthanol anthraniloyle transférase (AMAT) est impliqué dans la biosynthèse du méthylantranilate. Un gène homologue à l'AMAT chez *V. vinifera* est retrouvé sur le chromosome 9 (position 12.5Mb sur PN4004.12x) (Janvary et al., 2009).

La malvidine 3-O-glucoside est le principal anthocyane des vignes rouges de *V. vinifera* alors que les autres espèces de *Vitis* produisent principalement la malvidine 3,5-di-O-glucoside qui est utilisée comme marqueur pour l'identification des vins issus des variétés « non vinifera » (Janvary et al., 2009). Le gène 5-O-glucosyltransférase (5GT), responsable de la 5-O-glucosylation, a été isolé sur LG9 chez « Regent », un hybride complexe de *V. vinifera* cv. 'Diana' et un hybride interspécifique « Chambourcin » (Janvary et al., 2009). À part les QTL de linalol et de monoterpène (Battilana et al., 2009; Duchêne et al., 2009), les déterminants génétiques des voies de synthèse de la plupart des molécules, conférant aux vins leur typicité, sont toujours inconnues.

Le méthanol est un élément toxique pour l'homme qui peut causer la détérioration du système nerveux et la mort (LD₅₀= 350mg/kg). Dans les vins, il est produit durant la fermentation alcoolique à partir de l'hydrolyse de la pectine par des pectinases naturellement présentes dans le jus (Hodson et al., 2017). Le méthanol est présent dans les vins rouges à des concentrations entre 120 et 250mg/L et à des concentrations plus faibles dans les vins blancs (40 à 120 mg/L). Les vins des espèces non-vinifera et des hybrides interspécifiques ont une tendance à avoir des taux de méthanol plus élevés. Cela est dû à un taux de pectine plus élevé dans la cuticule des baies des hybrides (Ribéreau-Gayon et al., 2006).

4.3. Limites ou avantages de l'hybridation interspécifique ?

L'utilisation des espèces sauvages dans la sélection a permis des améliorations significatives dans un grand nombre de cultures (Hajjar & Hodgkin, 2007). Du point de vue des sélectionneurs, l'utilisation des espèces sauvages présente des défis importants : (1) la présence de barrières interspécifiques internes et externes liées à l'hybridation limitant les croisements entre espèces cultivées et espèces apparentées (2) la présence de caractères défavorables transmis par l'espèce sauvage et qui sont dans la plupart du temps des caractères dominants (3) Linkage drag dû à un faible taux de recombinaison entre les espèces sauvages et les espèces cultivées (4) l'effet des différents fonds génétiques sur l'expression d'un même QTL donc un phénotype différent (Prohens et al., 2017). Bien que les barrières interspécifiques liées à l'hybridation commencent à être surmontées grâce à la progression des techniques utilisées pour l'hybridation, la présence d'autres caractères agronomiques et linkage drag avec les gènes de résistance demeurent un problème difficile à surmonter. En général, la méthode de sélection assistée par marqueur utilisée lors de l'introggression des facteurs de résistance permet de garder un petit pourcentage du génome du parent donneur mais ne permet pas toujours d'éliminer le linkage drag. Ces régions peuvent être réduites par une augmentation du nombre de croisement et de backcross sauf si les régions d'intérêts sont localisées dans des régions génomiques à faible taux de recombinaison comme la région du centromère ou les régions ayant subi une inversion chromosomique (Causse et al., 1994; Kulathinal et al., 2009; Liharska et al., 1996; Messeguer et al., 1991; Paterson et al., 1990). De plus, une diminution ou même suppression de la recombinaison entre les régions génomiques des espèces sauvages et les espèces cultivées est observée dans certains cas (Canady et al., 2006; Delame et al., 2019; Den Boer et al., 2013; Johnston et al., 2013; Zheng et al., 2016). La liaison entre les différents caractères agronomiques peut aussi être un facteur limitant dans certains cas d'hybridation. Par exemple, le taux de sucre soluble chez la tomate et la taille du fruit sont deux traits de qualité qui sont négativement corrélés. Cela résulte d'une colocalisation des QTL avec des effets opposés (Causse et al., 2002; Fulton et al., 1997). Dans le contexte actuel de pression pour le développement de nouvelles variétés à la fois résistantes aux stress biotiques, abiotiques et aux défis climatiques, l'étude de l'effet de l'introggression des gènes de résistances sur les caractères agronomiques a une importance cruciale pour optimiser la sélection. Chez la vigne, l'hybridation entre *V. vinifera* ssp. *sativa* et les espèces sauvages du genre *Vitis* a commencé depuis deux siècles pour introduire des gènes de résistance chez la vigne cultivée. Récemment, une dizaine de nouvelles variétés résistantes ont été inscrites dans le cadre du programme de création variétale ResDur de l'INRAE. Foria et al. (2022) ont quantifié le pourcentage d'ADN de *V. vinifera* dans 15 lignées d'introggression et des variétés résistantes entre 76.5 et 94.8%. La longueur des régions chromosomiques portant les gènes de résistance varie entre 7.1 et 11.5 Mb. Aucune étude n'a mis en évidence des gènes déterminants d'autres caractères culturels ou œnologiques dans ces régions jusqu'à présent. Plusieurs études sur des espèces annuelles et pérennes ont montré des effets soit favorables, soit défavorables, dû à l'introggression des gènes de résistance des espèces sauvages dans des variétés cultivées.

Tomate

Les programmes d'amélioration génétique de la tomate ont utilisé des espèces sauvages apparentées à *Solanum lycopersicum* L. depuis des années surtout pour introduire des facteurs de résistance aux stress biotiques dans les variétés élites. Les gènes de résistances les plus connus sont *Tm-2²* de *S. peruvianum* et *Ty-1/Ty-3* de *S. chilense* (Verlaan et al., 2013). *Tm-2²*, un gène de résistance au TMV (Tobacco Mosaic Virus) et ToMV (Tomato Mosaic Virus) chez la tomate, proviennent de *S. peruvianum*, une espèce avec des fruits verts non comestibles. En observant la qualité de ces fruits on peut s'attendre à ce que l'introgression de *Tm-2²* dans les variétés cultivées ait un impact négatif sur la qualité des fruits. Le gène *Tm-2²* se trouve dans la région du centromère du chromosome 9 (Lin et al., 2014). van Rengs et al. (2022) ont défini le bloc haplotypique portant *Tm-2²* (64.1 Mb) et ils ont constaté que cette région ne recombine pas avec *S. lycopersicum* ce qui fait qu'elle est toujours conservée et n'a pas subi de recombinaison, même après des centaines de croisements. C'est un cas classique de linkage drag liée à l'hybridation interspécifique. Tanksley et al. (1998) ont évalué l'effet de *Tm-2²* sur le rendement et la qualité des fruits dans des NILs. À l'état hémizygote dans une variété de tomate, *Tm-2²* est associé à une augmentation du rendement de 16 à 33%, à des fruits plus doux et des cicatrices nécrotiques sur la tige (larger stem scar). Alors qu'à l'état homozygote, *Tm-2²* est associé à un taux de sucre et pH plus faibles. Zhu et al. (2018) ont réalisé une étude multi-omique pour comprendre l'effet de la domestication et de la sélection sur le profil métabolique de la tomate. Ils ont trouvé que 4095 (7.85% du génome) et 4547 gènes (8.19% du génome) sont altérés durant la domestication et la sélection, respectivement. Donc, 389 et 614 métabolites sont altérés durant la domestication et la sélection, respectivement. Ils ont aussi réalisé une étude comparative entre deux groupes de lignées de tomate, une lignée résistante au TMV (homozygote pour *Tm-2²*) et une autre sensible, et ils ont trouvé que plus de 346 métabolites significativement altérés dans les génotypes résistants (Figure I.17).

Rubio et al. (2016) ont déterminé aussi les effets de l'introgression de trois facteurs de résistance *Tm-2a*, *Sw-5* and *Ty-1* pour ToMV, TSWV et TYLCV, respectivement sur la qualité et le rendement de la tomate. Ils ont testé les huit combinaisons des trois gènes de résistance dans deux fonds génétiques ; 'Dela Pera' et 'Muchamiel', deux cultivars traditionnels en Espagne. Les analyses effectuées montrent un effet négatif de l'introgression de *Ty-1* sur le nombre d'inflorescences, le poids d'un fruit, le rendement et l'acidité totale. Le rendement total est réduit jusqu'à 50%. Cet effet est observé aussi dans d'autres essais (García-Martínez et al., 2011, 2012, 2014; Rubio et al., 2010). Deux inversions chromosomiques entre *S. chilense*, l'espèce donneuse de *Ty-1*, et *S. lycopersicum* provoque la suppression de la recombinaison méiotique dans la région du chromosome 6 portant *Ty-1* (Verlaan et al., 2011). Les pertes quantitatives et qualitatives dans les génotypes portant *Tm-2a* et *Sw-5* sont moins importantes et ne présentent pas des défis agricoles comme celle de *Ty-1*. La nature des gènes de résistance peut être un facteur qui explique les différents comportements observés : *Ty-1* code pour une RNA-dépendant RNA polymérase (RDR), une nouvelle classe de gènes de résistance (Verlaan et al., 2013) alors que *Tm-2a* et *Sw-5* codent pour des CC-NBS-LRR protéines (Brommonschenkel et al., 2000; Lanfermeijer et al., 2003).

Hutton et al., (2014) ont démontré que les variétés de tomate ayant le gène de résistance au *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici* I-3, ont 20% plus d'infection en *Xanthomonas perforans*. Li et al., (2018) a pu démontrer que l'augmentation de la sensibilité de ces génotypes aux infections bactériennes est dû à des gènes liés aux gènes de résistance (linkage drag) et non pas à un effet pléiotropique du gène lui-même. La région chromosomique portant I-3

initialement introgressée dans les variétés cultivées de 5Mb a été réduite à 140Kb par des efforts pour produire des variétés résistantes et performantes (Chitwood-Brown et al., 2021). *L. hirsutum* est une variété de tomate résistante aux infections de *Phytophthora infestans*. Des QTL introgressés de *L. hirsutum* à des variétés sensibles a révélé la présence de gènes liés aux facteurs de résistance *lb4* et *lb5*, avec un effet négatif sur l'architecture de la plante, la taille des fruits et le rendement total (Brouwer & St Clair, 2004).

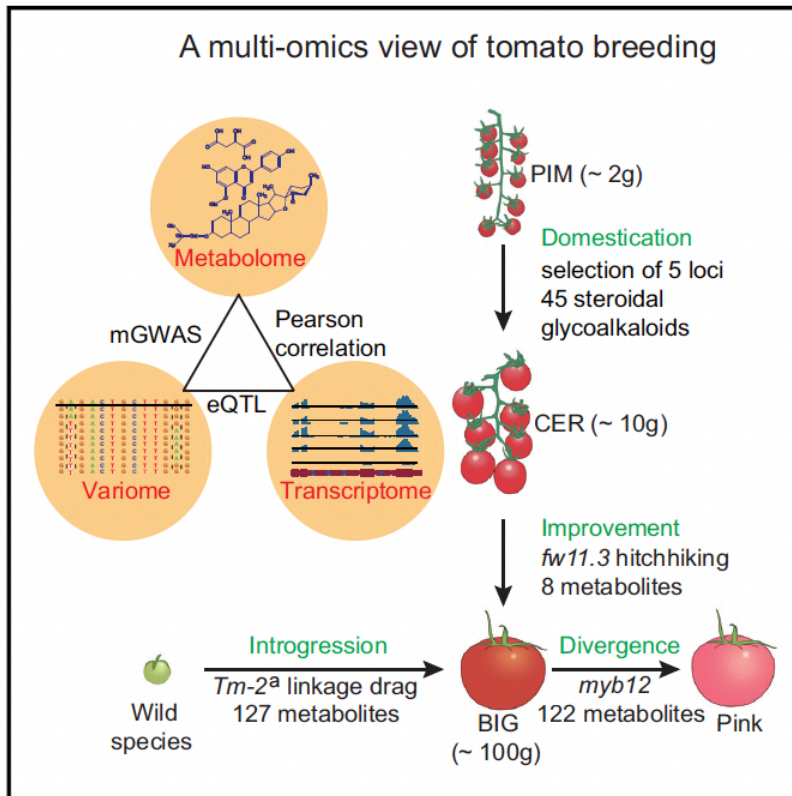


Figure 1.17: Analyse multi-omique révèle l'effet de la domestication et de la sélection sur le profil métabolique de la tomate (Zhu et al., 2018).

Pomme de terre

Le mildiou de la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) est une maladie fongique causée par l'oomyète *Phytophthora infestans* qui cause d'importants dégâts (Yoshida et al., 2013). Des efforts de sélection sont en cours depuis des années pour créer de nouvelles variétés résistantes. Des QTL de résistance à *P. infestans*, provenant de différentes espèces sauvages de pomme de terre, ont été détectés sur tous les chromosomes de pommes de terre (Collins et al., 1999; Ewing et al., 2000; Oberhagemann et al., 1999). Van Eck and Jacobsen (1996) étaient les premiers à trouver un QTL de résistance au mildiou, qui colocalise avec un QTL de maturité sur LG5. D'autres cas de colocalisation ont été identifiés par la suite (Danan et al., 2011). La résistance quantitative au mildiou du pomme de terre dépend du stade de développement et la maturité de la plante (Darsow, 2014; Kloosterman et al., 2013). La résistance est hautement corrélée avec une maturité tardive, un trait agronomique indésirable (Bormann et al., 2004; Visker et al., 2003). Cette colocalisation peut être due à des effets de pléiotropie ou à des gènes très proches physiquement. Dans les deux cas l'utilisation de ces gènes de résistance dans les programmes de sélection est difficile.

Orge et blé

Des études chez l'orge ont démontré aussi un effet négatif de l'introgession des facteurs de résistances aux maladies cryptogamiques sur la qualité du maltage et sur le rendement (Thomas et al., 1998).

La résistance à la rouille jaune du blé au stade adulte, provenant de *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* est polygénique et la plus grande part de la variation observée est expliquée par un QTL dont la présence dans les lignées isogéniques permet d'augmenter le rendement de 15% (Uauy et al., 2005).

Tabac

Le tabac, *Nicotiana tabacum* L., a été utilisé comme une espèce modèle dans la recherche sur l'hybridation interspécifique et la transformation des plantes. L'introgession du gène de résistance au virus de la mosaïque du tabac (TMV) est un cas classique de transfert de gènes dans la sélection variétale (Lewis et al., 2007). La résistance monogénique au TMV, introduite à partir de l'espèce *N. glutinosa* L., est associée à une réduction de la biomasse dans les hybrides porteurs du gène (Oka 1961). Lewis et al. (2007) ont cloné le gène de résistance et l'ont introduit dans une variété sensible de tabac (plant transformation). Le rendement des lignées transgéniques de tabac portant le gène de résistance au TMV et des lignées portant le gène de résistance introduit par introgression ont été comparés. Les lignées transgéniques ont montré un rendement significativement plus élevé par rapport aux hybrides interspécifiques. Ils ont déduit que la réduction du rendement dans les hybrides est due à des gènes délétères liés au gène de résistance (linkage drag) et non pas à un effet pléiotropie du gène de résistance.

Pêcher

Prunus davidiana est une espèce sauvage apparentée au pêcher cultivé. Elle est utilisée dans les programmes d'amélioration génétique comme une source de résistance aux maladies et ravageurs, surtout à l'oïdium (Foulongne et al., 2003; Smykov et al., 1982), malgré la faible qualité du fruit due à une faible sucrosité et une acidité élevée (Moing et al., 2003). Une analyse de QTL des traits agronomiques a été réalisée par Quilot et al. (2004) sur une population d'hybrides interspécifiques de pêcher issue de plusieurs rétrocroisements entre *P. persica* et *P. davidiana* et a montré l'existence d'allèles favorables, et d'autres qui sont favorables issus de l'espèce sauvage.

Pour la taille du noyau et du fruit, trois QTA (Quantitative Trait Alleles) ont été détectés chez *P. davidiana* dont deux réduisent la taille du noyau et du fruit et un QTL les fait augmenter. Du point de vue du sélectionneur, l'objectif est d'avoir des fruits plus grands mais des noyaux plus petits ou même sans noyaux. Des allèles provenant de *P. davidiana* augmentent le taux de sucre dans les fruits des hybrides malgré la faible sucrosité observée dans ses propres fruits et deux autres augmentent la coloration rouge de la chair. Le point le plus remarquable dans cette étude du point de vue du sélectionneur, est la colocalisation entre les gènes de résistance à l'oïdium et des QTL de traits agronomiques dans la population étudiée. Cette colocalisation conduit à effet agronomique indésirable, entre le QTL de résistance à l'oïdium

sur LG6 et un QTL de diamètre des noyaux. De plus, sur LG4 les allèles conférant la résistance à l'oïdium, réduisent aussi la taille des fruits et des noyaux. Sur LG5, l'allèle de résistance à l'oïdium a des effets défavorables sur la composition et la taille du fruit. La colocalisation entre les facteurs de résistance et les QTL de sucre peut être expliquée par le rôle des enzymes comme l'invertase dans la régulation des réponses de défense (Roitsch, 1999) mais la part du linkage drag et de l'effet pléiotropique du gène de résistance n'a été déterminée.

La relation entre le pourcentage de *P. davidiana* dans le génome de la pêche et le nombre maximal de cellules dans le mésocarpe est mis en évidence (Quilot & Génard, 2008). Ces auteurs ont trouvé que les génotypes de pêcher avec un pourcentage élevé de génome d'espèces sauvages, en comparaison avec les variétés cultivées, ont une croissance réduite du mésocarpe. Cela est dû à un plus petit nombre de cellules, lié à une concurrence plus forte entre les cellules, et des cellules plus petites. Le même phénomène est observé chez d'autres espèces comme la pomme, le poire et la tomate (Bertin, 2005; Yamaguchi et al., 2002; Zhang et al., 2006).

L'utilisation des espèces sauvages dans les programmes d'amélioration génétiques présente des avantages et des inconvénients. L'amélioration des techniques d'hybridation et d'exploration de l'information génétique, augmenteront la capacité de valoriser les espèces sauvages dans les programmes de sélection. Les problèmes liés à l'hybridation et les traits agronomiques indésirables ne sont pas toujours surmontés mais peuvent l'être dans de nombreux cas. Nous avons montré dans les exemples ci-dessus que les effets de l'introgession des gènes de résistances des espèces sauvages ne sont pas toujours défavorables mais peuvent dans certains cas améliorer le rendement ou la qualité.

5. Contexte, objectifs et démarche de la thèse

a. Contexte et objectifs de la thèse

L'oïdium et le mildiou sont les maladies cryptogamiques qui touchent le plus sévèrement les vignobles européens qui, par conséquent, exigent de nombreuses interventions phytosanitaires. La création de nouvelles variétés de vigne intégrant des facteurs génétiques visant à conférer une résistance efficace et durable est devenue un objectif pour la viticulture moderne, car constituant une solution alternative crédible à l'emploi des fongicides. Pour augmenter la durabilité d'une résistance et diminuer le risque de contournement, il est nécessaire de maîtriser la pression de sélection exercée par cette résistance sur le pathogène (Merdinoglu & Caranta, 2013; Merdinoglu et al., 2003). Par ailleurs, l'association d'une résistance monogénique à une résistance polygénique (fond génétique résistant) augmente la durabilité de la résistance (Brouwer & St Clair, 2004; Brun et al., 2010; Palloix et al., 2009; Quenouille et al., 2013). En effet, une résistance polygénique quantitative augmente le nombre de mutations nécessaires pour le contournement de la résistance par le pathogène et diminue la pression de sélection exercée (Quenouille et al., 2013). À côté de ces objectifs de réduction des traitements phytosanitaires, la création variétale doit également assurer le maintien des bonnes aptitudes culturales et œnologiques des nouvelles variétés. Il est également nécessaire d'apporter des solutions pour atténuer les effets du changement climatique sur la phénologie, le rendement et la qualité des baies et des vins.

La priorité des programmes de création variétale de vigne est actuellement l'obtention de variétés résistantes et performantes. Les programmes de sélection de l'INRAE, s'appuient

aujourd'hui sur le pyramidage de plusieurs facteurs de résistance issus de sources différentes (*Vitis* européens, américains, asiatiques et *V. rotundifolia*). Les variétés développées possèdent différentes combinaisons de quatre à six facteurs de résistance : *Rpv1*, *Rpv3* et *Rpv10*, *Rpv12*, conférant la résistance au mildiou, *Run1*, *Ren3* et *Ren3.3* conférant la résistance à l'oïdium, *Rgb1* conférant la résistance au black rot. L'hybridation interspécifique et l'utilisation des espèces sauvages dans les programmes de sélection, comme décrit précédemment, peut avoir des effets favorables ou défavorables, sur les variétés obtenues. Suite à la crise engendrée par l'utilisation des hybrides producteurs directs en France, le développement de variétés porteuses de résistances s'est peu répandu dans les vignobles et les hybrides sont associés depuis dans l'imaginaire collectif à une faible qualité organoleptique. Cette mauvaise image des hybrides interspécifiques dans la profession agricole est due à des défauts transmis des espèces sauvages et non éliminés par les processus d'introgression. Les espèces sauvages apparentées à la vigne cultivée ont un certain nombre de défauts culturaux et organoleptiques, telles que la sensibilité au froid de *V. rotundifolia* ou le goût foxé de *V. labrusca*. Mais il n'existe pas d'étude qui présente clairement le lien entre les gènes de résistance aux maladies conférés par les espèces du genre *Vitis* et les caractères agronomiques et œnologiques.

L'objectif du présent travail de thèse est de caractériser d'une part les caractères agronomiques et culturaux spécifiques, favorables et défavorables, apportés par les espèces résistantes utilisées comme géniteurs dans les programmes de sélection et, d'autre part, de mettre en évidence les éventuelles liaisons génétiques entre ces caractères et les gènes conférant des résistances aux maladies. Ainsi, mon projet vise à i) identifier et localiser sur le génome les déterminants génétiques de caractères culturaux et œnologiques dans des hybrides interspécifiques de vigne, ii) décrire la composition des génomes des individus interspécifiques en fonction de leur origine généalogique et mettre en relation l'origine du génome et les facteurs impliqués dans ces caractères et finalement iii) caractériser les liaisons génétiques entre facteurs de résistance aux maladies et QTL de caractères culturaux et œnologiques. Dans ce travail, je me suis concentrée sur le lien génétique entre les gènes de résistance les plus employés dans les programmes de sélection actuels avec les déterminants génétiques de la phénologie, du développement végétatif, des composantes du rendement et de composition de la baie. La tolérance aux stress abiotiques et la composition en métabolites secondaires de la baie ne seront pas abordées dans le cadre de cette thèse.

b. Démarche de la thèse

La démarche générale de mon travail comporte sur l'analyse génétique d'une population issue d'un croisement d'hybrides interspécifiques portant différentes combinaisons de 0 à 6 QTL de résistance au mildiou et à l'oïdium, et l'étude phénotypique de la même population. La population utilisée est une population de sélection avec une ascendance complexe impliquant différentes espèces du genre *Vitis*.

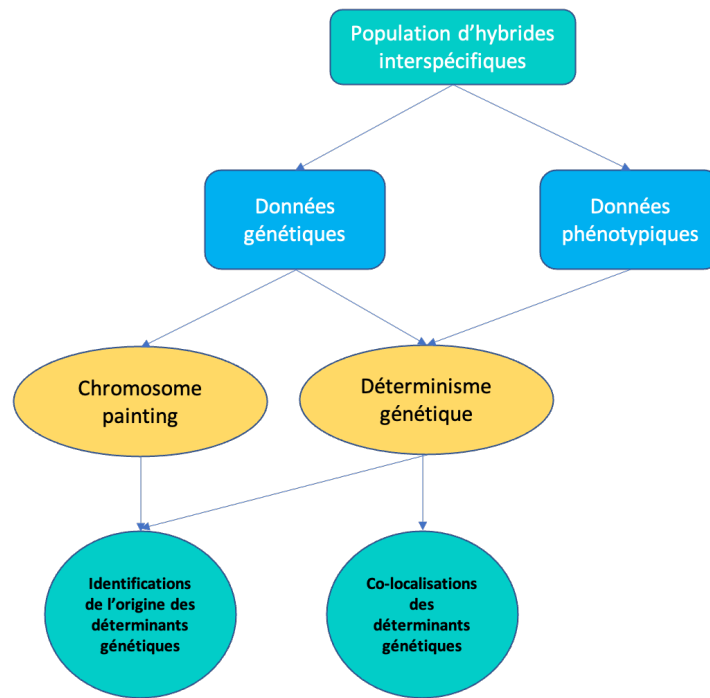


Figure I.18: Démarche générale de la thèse.

Par la cartographie de QTL, on cherche à identifier les régions génomiques impliquées dans la variation des traits étudiés et les liaisons génétiques éventuelles existant entre elles. Les cartes génétiques à haute densité sont un préalable pour étudier les déterminants génétiques des différents caractères dans une population. Cependant, elles nécessitent le développement d'un nombre élevé de marqueurs génétiques. Les nouvelles méthodes de séquençage développées ces dernières années permettent d'acquérir des données de reséquençage de génomes entiers, de manière plus efficace et moins coûteuse que les précédentes techniques (Varshney et al., 2009). Le génotypage-par-séquençage (GBS), une technique qui permet d'acquérir des données de polymorphisme de type SNP (Single Nucleotide Polymorphism) sur de nombreux individus en simultanément (Elshire et al., 2011). Cette méthode consiste à réduire la complexité du génome grâce à la digestion de l'ADN par des enzymes de restriction. Les fragments d'ADN ainsi créés sont ensuite liés à des adaptateurs contenant un code-barres (séquence nucléotidique) spécifique pour chaque individu étudié. Les fragments d'ADN de tous les individus sont ensuite poolés et amplifiés par PCR avant d'être séquencés par la technique Illumina. Pour chaque individu, les données de séquençage sont alignées sur le génome de référence pour une détection des SNP. La technologie GBS trouve tout son sens pour les études de diversité et de génétique d'association car l'on sait que le déséquilibre de liaison décroît rapidement chez la vigne (Myles et al., 2011).

L'étude phénotypique inclut l'étude de la phénologie, la caractérisation des composantes du rendement, la caractérisation du développement végétatif, la composition des baies et la résistance aux maladies cryptogamiques. Le phénotypage a été réalisé au pendant trois saisons consécutives, en conditions viticoles, pour pouvoir évaluer la robustesse et la stabilité des QTL des différents caractères cultureux.

Chapitre II : Matériel et méthodes

II. Matériels et Méthodes

1. Population '50025'

La population 50025 est constituée de 250 descendants d'un croisement réalisé en 2012 entre IJ119 (parent femelle) et Divona (parent mâle). Divona est une variété inscrite issue du programme de l'Agroscope (Suisse). C'est un hybride interspécifique complexe entre *V. vinifera*, *V. amurensis* et des *Vitis* américaines qui porte plusieurs facteurs connus de résistances aux maladies cryptogamiques : *Rpv10*, un QTL de résistance au mildiou apporté par *V. amurensis* et *Rpv3.4* et *Ren3*, respectivement des QTL de résistance au mildiou et à l'oïdium, apportés par les *Vitis* américaines. IJ119 est issu du programme Resdur de l'INRAE grâce à un croisement entre INRA_3082_1_42, obtention introgressée ayant un ancêtre *V. rotundifolia*, et Regent, une variété issue du croisement entre *V. vinifera* (Sylvaner x Müller-Thurgau) et l'hybride interspécifique Chambourcin (Galet, 2000). Chambourcin et Regent possèdent une ascendance complexe impliquant des variétés de *V. vinifera* et plusieurs espèces de *Vitis* d'origine nord-américaine : *V. aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea*, *V. labrusca*, *V. lincecumii*, *V. riparia* et *V. rupestris* (Eibach & Topfer, 2002). IJ119 possède les QTL de résistance au mildiou *Rpv1* et *Rpv3.1* et les QTL de résistance à l'oïdium *Ren3* et *Run1*. La population 50025 a été choisie pour cette étude pour plusieurs raisons : i) le croisement entre IJ119 et Divona a généré un grand nombre de génotypes permettant d'avoir assez d'individus de chaque combinaison de QTL de résistance et ainsi possible l'analyse des effets de ces différentes combinaisons dans un même profil génétique ; ii) l'ascendance complexe de cette population incluant des espèces américaines, asiatiques et européennes rend l'analyse génétique plus intéressante pour évaluer l'effet et le comportement de différentes espèces du genre *Vitis* ; c'est une vraie population de sélection ce qui permettra d'appliquer les conclusions de cette étude à d'autres populations de sélection sœurs. Ainsi, les génotypes de la population étudiée ont des combinaisons différentes de 0 à 6 QTL de résistances connues. L'ensemble de la population, 250 génotypes, est conservé dans un dispositif en serre alors qu'un échantillon de 209 génotypes a été planté dans un dispositif au vignoble.

Tableau II.1: Distribution des effectifs au vignoble selon les QTL de résistance à l'oïdium identifiés.

QTL oïdium	Effectifs
--	36
Run1	31
Ren3	58
Ren3 & Ren3	21
Run1 & Ren3	42
Run1 & Ren3 & Ren3	21

Tableau II.2: Distribution des effectifs au vignoble selon les QTL de résistance au mildiou identifiés.

QTL mildiou	Effectifs
----	13
Rpv1	15

Rpv3.1	18
Rpv3.4	16
Rpv3.1 & Rpv3.4	13
Rpv10	12
Rpv1 & Rpv3.1	15
Rpv1 & Rpv3.4	8
Rpv1 & Rpv3.1 & Rpv3.4	13
Rpv1 & Rpv3.1 & Rpv10	14
Rpv1 & Rpv3.4 & Rpv10	6
Rpv1&Rpv10	11
Rpv3.1 & Rpv10	13
Rpv3.4 & Rpv10	21
Rpv3.1 & Rpv3.4 & Rpv10	10
Rpv1 & Rpv3.1 & Rpv3.4 & Rpv10	11

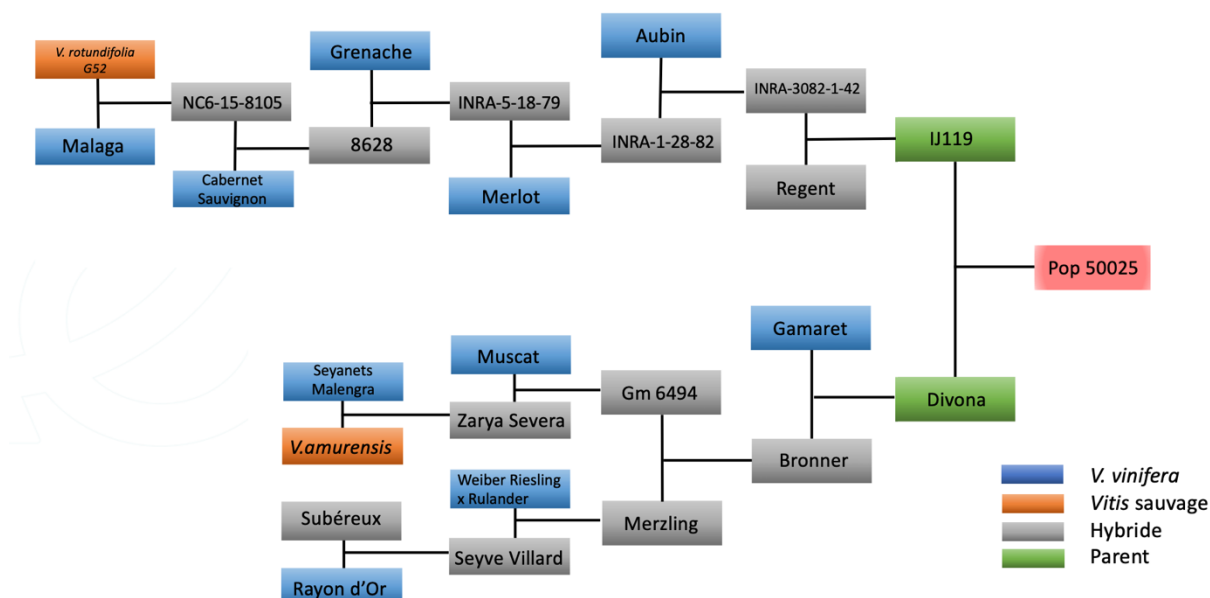


Figure II.1: Généalogie de la population 50025 étudiée.

2. Dispositif expérimental

Deux dispositifs expérimentaux ont été créés sur le centre INRAE de Colmar, en serre et au vignoble, dans le but de préserver le matériel végétal et suivre la population.

Le dispositif expérimental en serre a été créé principalement pour préserver le matériel végétal. Il est constitué des 250 génotypes de la population '50025', les deux parents et de génotypes témoins *V. vinifera* (Johanniter). Les plantes, issues des semis, sont cultivées sur laine de roche.

Pour la mise en place du dispositif expérimental au vignoble (Figure II.2), les génotypes ont été greffés sur la porte greffe SO4 en 2014 et 2015 puis plantés dans un dispositif constitué de deux blocs qui regroupent chacun 209 génotypes de la population 50025, 2 parents et 6

parcelles de témoin sensible *V. vinifera* cv. Chardonnay. Au total, chaque bloc est constitué de 217 parcelles unitaires de 3 plantes. Le dispositif est entouré de 2 rangs de bordures intégrant des accessions résistantes au mildiou et à l'oïdium. Soit un total 1320 souches sur une surface totale de près de 40 ares avec les 2 rangs de bordure (densité de 4200 plantes /ha).



Figure II.2: Vues du dispositif expérimental.

3. Méthodes

3.1. Étude génétique

3.1.1. Génotypage par séquençage

Le génotypage-par-séquençage (GBS), une technique développée à l'Université de Cornell (USA), permet d'acquérir des données de polymorphisme de type SNP (Single Nucleotide Polymorphism) sur de nombreux individus en simultanément à moindre coût (Elshire et al., 2011). La totalité de la population et les deux parents ont été génotypés. L'ADN a été extrait à partir de jeunes feuilles grâce au kit d'extraction Qiagen DNeasy. 96 Plant Kit (Qiagen S.A., Courtaboeuf, France). Pour réduire la complexité du génome, l'ADN est digéré par l'enzyme de restriction ApeK1. Les fragments d'ADN ainsi créés sont d'environ 100bp de longueur. Ensuite, ces fragments sont liés à des adaptateurs contenant un code-barre (séquence nucléotidique) spécifique pour chaque individu étudié. Les fragments d'ADN de tous les individus sont ensuite poolés et amplifiés par PCR (Polymerase Chain Reaction) avant d'être séquencés par la technique Illumina HiSeq4000. Le traitement des données GBS est fait avec le pipeline FastGBS. Les séquences sont alignées sur le génome de référence PN40024.v4 (Velt, 2022) avec BWA. La recherche de polymorphisme (SNP calling) est réalisée par la commande `gstacks` du Pipeline `Stacks v2` (Catchen et al., 2013), les loci sont comparés

au génome de référence et tout polymorphisme par rapport au génome de référence est considéré comme un SNP. Les données SNP ont ensuite été filtrées selon leur qualité : DP (read depth) ≥ 4 et AD (allelic depth) ≥ 2 . Une sortie en format Joinmap de stacks populations a été utilisée pour la cartographie. Le génotypage des marqueurs microsatellite, utilisés pour la Sélection Assistée par Marqueurs (SAM), pour les 7 QTL de résistance sont aussi intégrés dans le fichier vcf après la transformation du codage en codage Joinmap (Tableau II.3)

Tableau II.3: Codage en format joinmap des marqueurs microsatellites.

Marqueur	Nomination	Codage	QTL associé
VMC8g9	chr12_21112877	efxeg	Rpv1/Run1
UDV058	chr12_18164239	lmxll	Rpv1/Run1
VMC4f3.1	chr12_15625087	lmxll	Rpv1/Run1
SC80096022	chr18_26821540	abxcd	Rpv3
VMC7f2	chr18_30562673	lmxll	Rpv3
VMC6d12	chr9_3786371	nnxnp	Rpv10
VVlu37	chr9_3965544	nnxnp	Rpv10
VVlb63	chr15_12916127	hkxhk	Ren3
VVlv67	chr15_12234361	hkxhk	Ren3

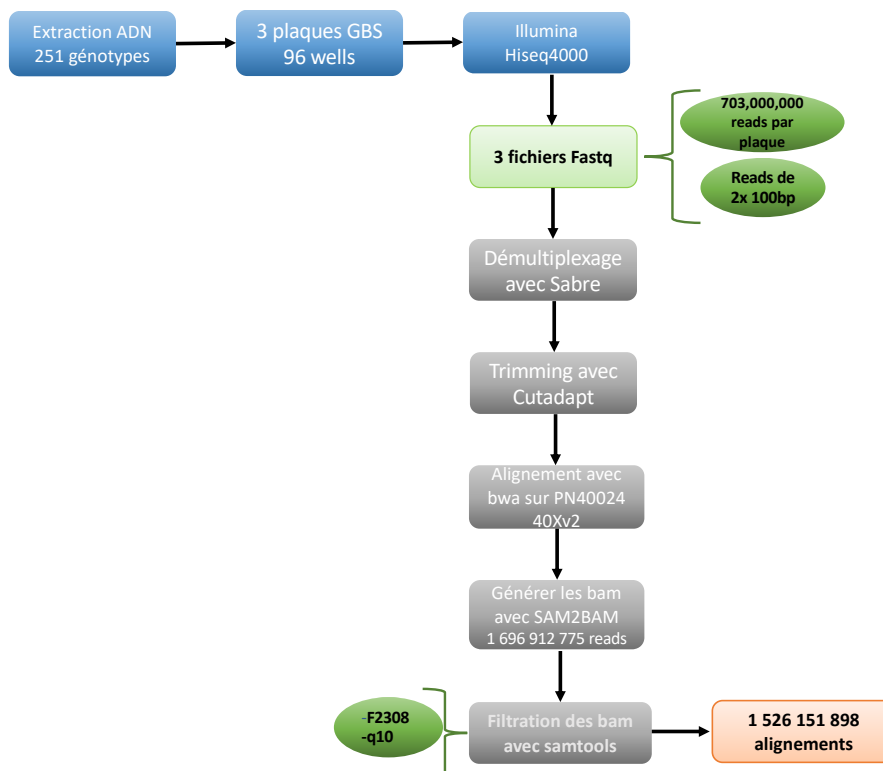


Figure II.3: Workflow du traitement des données GBS.

3.1.2. Cartographie

La construction de cartes génétiques à partir de marqueurs moléculaires est basée sur le calcul de fréquences de recombinaison entre marqueurs. Les marqueurs sont regroupés suivant différents groupes de liaison grâce à des algorithmes mathématiques. Ensuite, les marqueurs sont ordonnés au sein des groupes de liaison selon des méthodes maximisant la vraisemblance des observations. Une carte génétique est donc une représentation des liaisons mathématiques entre marqueurs, calculées en centimorgan (cM). La distance entre deux marqueurs est de 1 cM si on observe entre les deux un crossing-over pour 100 événements de méiose.

Le fichier de cartographie en format joinmap, contenant 332 047 marqueurs, est soumis à plusieurs filtres afin de garder les marqueurs les plus fiables et informatifs. Ainsi, un marqueur est éliminé s'il a plus de 10 % de données manquantes dans la population ou une distorsion de ségrégation par rapport à la distribution mendélienne théorique (χ^2 test avec p-value = 0.05). Les cartes génétiques parentales et consensus de la population 50025 sont construites avec le logiciel Lep-Map3 (Rastas, 2017). Le module `ParentCall2` est utilisé pour faire un catalogue des génotypes des parents. Ensuite le module `SeparateChromosomes2` permet de distribuer les marqueurs sur les 19 groupes de liaison. Finalement, les marqueurs sont réordonnés dans chaque groupe de liaison avec le module `OrderMarkers2` et les distances génétiques sont calculées. Les cartes génétiques, parentales et consensus, phasées sont converties en format R/qtl de R software (Broman et al., 2003) suivant le codage suivant :

- Carte IJ119: 1 1=A; 1 2=A; 2 1=H; 2 2=H
- Carte Divona: 1 1=A; 1 2=H; 2 1=A; 2 2=H
- Carte consensus: abxcd: 1 1=1; 1 2=3; 2 1=2; 2 2=4
efxeg: 1 1=1; 1 2=3; 2 1=2; 2 2=4
lmxll: 1 1=5; 1 2=5; 2 1=6; 2 2=6
nnxnp: 1 1=7; 1 2=8; 2 1=7; 2 2=8
hkxhk: 1 1=9; 1 2=10; 2 1=10; 2 2=9.

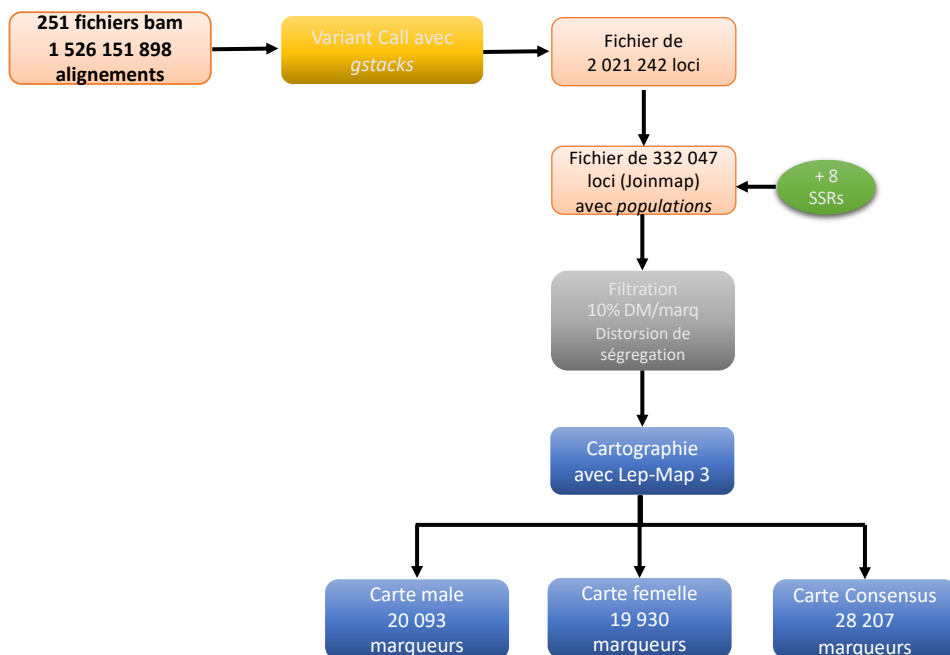


Figure II.4: Workflow de la cartographie génétique de la population 50025.

3.1.3. Chromosome painting

L'objectif du chromosome painting est d'identifier l'origine des régions génomiques issues des différentes espèces du genre *Vitis* dans les descendants du croisement Divona x IJ119 à l'aide de SNP spécifiques. Pour déterminer l'origine des SNP, les données de reséquençage Illumina paired-end de faible profondeur (10-20x) des deux parents, des grands-parents et d'accessions de différentes espèces de *Vitis* étaient disponibles.

Les sorties des cartes génétiques construites avec Lep-Map3 ne comprennent pas une information exploitable sur le phasage des marqueurs et puisqu'avoir les phases des marqueurs est essentiel pour le chromosome painting, j'ai généré des cartes génétiques parentales avec le package ASMap du software R où un script utilise un système de codage qui permet d'obtenir les phases de tous les marqueurs cartographiés. Le même fichier vcf sortie de Stacks est utilisé pour la cartographie. Les SNP avec une ségrégation non-mendélienne sont éliminés (chi2 test à p-value < 0.05) mais un taux de 30% de données manquantes par marqueur est toléré pour garder le plus grand nombre possible de marqueurs sans affecter la qualité des cartes.

Grâce aux cartes génétiques qui permettent de phaser les SNP, et au reséquençage du génome des parents, des grands-parents et/ou d'accessions de diverses provenances géographiques, l'origine parentale ou géographique de chaque allèle d'un descendant peut être identifiée. En étudiant les SNP adjacents en blocs, l'origine de régions chromosomiques peut être définie.

Les SNP et les allèles de l'individu d'intérêt sont comparés à un fichier de génotypage, c'est-à-dire un fichier vcf obtenu par détection de SNP à l'aide de données de reséquençage. Dans notre étude, 135 accessions de vigne représentatives de plusieurs espèces de *Vitis* ont été utilisées et regroupées selon leur espèce et leur origine géographique : *Flexuosae* (10 accessions), *Spinosa* (2 accessions) et *V. coignetiae* (3 accessions) pour les *Vitis* asiatiques, *Ripariae* (18 accessions), *Cinereae* (13 accessions), *V. labrusca* (6 accessions), *Candicansae* (3 accessions), *V. cordifolia* (4 accessions), *V. arizonica* (1 accession) et *Aestivalae* (8 accessions)

pour les *Vitis* américains, *V. vinifera* (54 accessions) pour *Vitis* européens et *V. rotundifolia* (7 accessions) pour le groupe des Muscadines. Cinq accessions d'origine incertaine ont également été incluses. Pour chaque allèle, son taux de présence est calculé dans chaque espèce/groupe géographique. Une analyse de segmentation est ensuite réalisée sur chaque haplotype pour identifier les blocs d'origine cohérente. L'espèce/le groupe géographique avec le plus grand taux de présence moyen sur le bloc est choisi comme origine de la région chromosomique correspondante. Ainsi, les deux caryotypes "peints" ont pu être obtenus pour les individus d'intérêt. Si une population en ségrégation doit être peinte, la stratégie de « chromosome painting » est d'abord appliquée sur les parents du croisement et les origines sont ensuite transférées aux descendants en fonction des points de recombinaison. Ainsi, l'origine des deux haplotypes de chaque chromosome pour tous les descendants est identifiée.

Tableau II.4: Données de séquençage du génome de la vigne à disposition pour les analyses du Chromosome painting.

Espèce	Effectifs	Origine	Effectifs
<i>V. vinifera</i>	52	Américains	54
<i>V. riparia</i>	10	Asiatiques	16
<i>V. rupestris</i>	8	Européens	56
<i>V. cinerea</i>	7	Muscadines	7
<i>V. amurensis</i>	7		
<i>V. rotundifolia</i>	7		
<i>V. labrusca</i>	6		
<i>V. berlandieri</i>	5		
<i>V. aestivalis</i>	4		
<i>V. cordifolia</i>	4		
<i>V. sylvestris</i>	4		
<i>V. lincecumii</i>	3		
<i>V. coignetiae</i>	3		
<i>V. bicolor</i>	1		
<i>V. simpsonii</i>	1		
<i>V. arizonica</i>	1		
<i>V. candicans</i>	1		
<i>V. champinii</i>	1		
<i>V. doaniana</i>	1		
<i>V. bayleyana</i>	1		
<i>V. betulifolia</i>	1		
<i>V. flexuosa</i>	1		
<i>V. pentagona</i>	1		
<i>V. davidii</i>	1		
<i>V. romanetii</i>	1		

3.2. Évaluation phénotypique de la résistance aux maladies cryptogamiques

3.2.1. Bio-essai mildiou

Deux souches du pathogène *Plasmopara viticola* sont utilisées pour le phénotypage de la résistance au mildiou. La première souche a été récoltée sur une *V. vinifera* cv. Chardonnay dans un vignoble expérimental au centre INRAE de Colmar (France) en 2006. Une deuxième souche virulente sur *Rpv3.1*, dénommée Lednice, a aussi été utilisée (Peressotti et al., 2010). Les feuilles prélevées des différents génotypes sont rincées à l'eau puis des disques foliaires de 20 mm de diamètre sont découpés à l'aide d'un emporte-pièce et placés dans des plaques à puits contenant de l'agar (15g/L), face adaxiale du disque en contact avec un disque de papier saturé en eau, déposé au préalable à la surface de chaque disque. La face abaxiale des disques foliaires est ensuite inoculée, sous une hotte, en conditions stériles, avec un spray contenant une suspension de sporanges (5×10^4 sp/mL). Les plaques sont ensuite placées pendant 6 jours dans une chambre climatisée à 21°C (photopériode 16h-8h). Deux expérimentations ont été réalisées en 2017 et 2018, avant le début de ma thèse. En 2017, 102 génotypes ont été évalués avec les deux souches, Colmar et Lednice. Pour chaque génotype, 3 plantes ont été étudiées. Pour chaque plante, une feuille a été prélevée et 6 disques foliaires ont été analysés (3 disques/souche). En 2018, 170 génotypes ont été évalués avec la souche Colmar, selon le même protocole (3 plantes/génotype, 1 feuille prélevée/plante et 3 disques analysés/feuille). Des observations sur les disques foliaires sont réalisées à 4, 5 et 6 jours après inoculation (dpi). Le niveau de résistance général (OIV452-1), la sporulation du pathogène (S), la présence de nécroses (N) et la fréquence des taches nécrotiques sont observées sur chaque disque foliaire lors d'observation à la loupe binoculaire sur l'ensemble du disque.

Tableau II.5: Les variables d'évaluation de la résistance au mildiou sur les disques foliaires.

Variable	Mesure	Inoculum	Année
OIV452-1	Échelle de 1 (très sensible) à 9 (totalement résistant)	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017
Nécrose	0 = absence 1 = présence	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017
Fréquence de nécrose	Échelle de 1 (très élevée) à 9 (très faible)	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017
Taille de nécrose	Échelle de 1 (taches nécrotiques) à 9 (points nécrotiques)	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017
Sporulation	0 = absence 1 = présence	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017
Densité de sporulation	Échelle de 1 (très dense) à 9 (peu dense)	Colmar	2017 - 2018
		Lednice	2017

La notation OIV 452-1 consiste à observer les taches de mildiou sur l'ensemble du disque foliaire, c'est une échelle allant de 1 à 9 :

- 1 = taches non délimitées et très étendues, fructifications abondantes du pathogène - possible présence de taches nécrosées dites "points de tapisserie" très marquées
- 3 = taches non délimitées et étendues - fructifications abondantes du pathogène

- possible présence de points de tapisserie
- 5 = taches délimitées, fructifications du pathogène plus ou moins abondantes
-formation des points de tapisserie de taille irrégulière
- 7 = taches réduites - fructifications rares – présence de points nécrotiques de taille limitée
- 9 = points nécrotiques de taille limitée ou absence totale de symptômes -

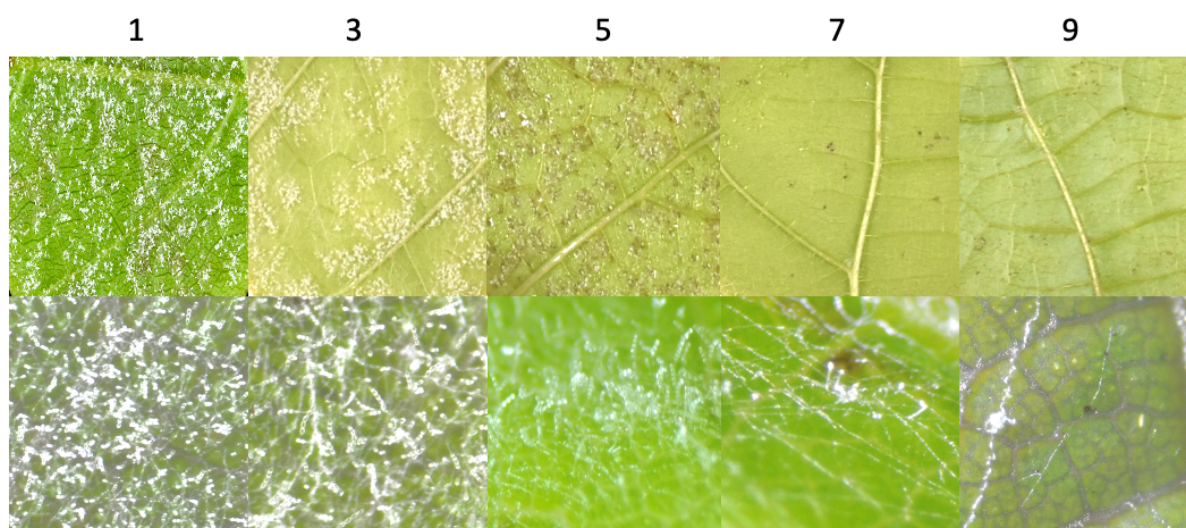


Figure 11.5: Symptômes de mildiou sur disques foliaires selon l'échelle OIV (Comm. personnelle Sabine Wiedemann).

3.2.2. Bio-essai oïdium

Les expériences ont été réalisées avec la souche C20 d'*Erysiphe necator* isolée dans la serre de l'INRAE de Colmar sur le cépage Cabernet sauvignon en 2020. Les jeunes feuilles vernissées ont été prélevées puis désinfectées avant l'inoculation. Elles sont plongées dans quatre bacs successifs pendant une période de quatre minutes chacun : un bac d'eau de javel diluée (2.6% de chlore actif) puis trois bains d'eau stérile. Elles sont ensuite séchées entre deux papiers absorbants stériles. Les disques foliaires (20 mm de diamètre) découpés sont installés dans des boîtes de Pétri carrées remplies d'un mélange agar à 15g/L et de benzimidazole (antifongique) à 40g/L. L'inoculation est effectuée d'après (Miclot et al., 2012), en conditions sèches dans une tour d'inoculation sous une hotte stérile. Les boîtes de culture sont ensuite parafilmées et mises en incubation douze jours en chambre climatique (21°C, période 16h de lumière/ 8h d'obscurité, 80% d'humidité relative, 50µmol/m²/s d'intensité lumineuse).

En 2021, trois inoculations indépendantes ont été menées sur 250 génotypes et 6 témoins sensibles et résistants. Pour chaque génotype, une feuille est prélevée par inoculation. Pour chaque observation, chaque génotype est représenté par un disque foliaire divisé en 4 champs. Les disques foliaires inoculés ont été évalués pour leur niveau de résistance à l'oïdium sous la loupe binoculaire (x40) après 4, 7 et 11 dpi pour les paramètres semi-quantitatifs décrits par (Miclot et al., 2012) : le développement du mycélium d'*E. necator* (MYC), l'intensité de la sporulation du champignon (SPO), la présence de taches nécrotiques (N) et le nombre moyen de conidies (CON).

3.3. Évaluation phénotypique au vignoble

Le déterminisme génétique des caractères liés à la phénologie, le rendement, la vigueur et la composition des baies a été étudié sur la population au vignoble. Les analyses statistiques ont été faites avec le programme R version 4.1.0 sous RStudio 1.4. Les notations au vignoble ont été effectuées à l'aide du logiciel d'acquisition de données Adonis développé par INRAE. Il permet de créer des projets de saisie avec les variables à évaluer et le cheminement à suivre sur la parcelle, puis de les transférer sur un ordinateur portable durci (ici, un Workabout Pro3) pour réaliser les notations sur le terrain. Les données obtenues sont ensuite exportées pour les analyser.

3.3.1. La phénologie

L'acquisition des données phénologiques sur la population '50025' a été réalisée sur les 217 parcelles unitaires du bloc 1. Le suivi des dates de débourrement, floraison et véraison a été réalisé souche par souche tous les 2 jours.



Figure II.6: Bourgeon au stade pointe verte (a), inflorescence en floraison (b) et baie molle au toucher (c) (Destrac-Irvine et al., 2019)

Pour le débourrement, un comptage successif du nombre de bourgeons débourrés a été réalisé. Un bourgeon est considéré débourré à partir du stade de pointe verte (BBCH 07) (Figure II.6a). La date de débourrement correspond au moment où 50% des bourgeons étaient débourrés.

Le suivi de la floraison consiste à estimer le pourcentage de fleurs ouvertes par souche. La date de floraison correspond au moment où 50% des fleurs étaient ouvertes (BBCH 65) (Figure II.6b).

Le suivi de la véraison consiste à estimer régulièrement le pourcentage des baies verrées (molles au toucher) (Figure II.6c). La date de véraison correspond alors au moment où 50% des baies étaient verrées.

En se basant sur le modèle de prévision des stades phénologiques de (Duchêne et al., 2010), des variables décrivant les valeurs génétiques des individus ont été calculées en utilisant des sommes de températures maximales journalières et les données de dates de débourrement, floraison et véraison pour les 209 génotypes de la population, les parents et les témoins. Les

variables choisies pour explorer la variabilité des stades de développement dans la population '50025' étaient : la somme des températures maximales journalières base 2°C entre 15 février et le débourrement (ST_D), la somme des températures maximales journalières base 10°C entre débourrement et floraison (ST_DF) et la somme des températures maximales journalières base 6°C entre floraison et véraison (ST_FV) (Duchêne et al., 2012a). Les Best Linear Unbiased Predictors (BLUP) sont des moyennes ajustées qui sont extraites d'une analyse de variance intégrant les effets aléatoires du génotype et, le cas échéant, de l'année : « Variable » ~ (1 | Génotype) + (1 | Année).

3.3.2. Le développement végétatif

Plusieurs variables ont été choisies pour caractériser le développement végétatif des différents génotypes et évaluer leur potentiel de croissance (Tableau II.6).

La surface foliaire des pieds de vigne est calculée suivant la méthode décrite par Duchêne et al., (2012). Des photos ont été prises sur fond bleu pour chaque parcelle unitaire et nous avons ensuite estimé la proportion de la couverture foliaire (foliage coverage – FC) en utilisant le programme d'analyse d'image ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij>). La surface foliaire, exprimée en m², est calculée selon la formule suivante : 1.4 x FC x S avec S une constante calculée selon la géométrie du feuillage des vignes taillés en double Guyot.

Finalement, le poids frais du bois de taille d'hiver a été mesuré pour chaque parcelle unitaire au vignoble.

Une nouvelle méthode d'acquisition des données de phénotypage à haut-débit basée sur la technologie LiDAR (laser imaging detection and ranging) a été mise en place. Deux capteurs SICK LMS4000 LiDAR avec un angle de balayage de 70°, une fréquence de 600Hz et une résolution de 0.0833° ont été montés sur un tracteur pour acquérir des données sous forme de nuage de points pour chaque PU. La distance verticale entre les deux capteurs est 0.7m permettant ainsi la couverture de tout le feuillage. Le tracteur passe entre les rangs de vigne en aller-retour avec une vitesse d'environ 2Km/h pour obtenir les données des deux faces des rangs. Une unité d'acquisition de données comprenant un disque dur permet de sauvegarder les données

Les données LiDAR sont ensuite extraites d'un fichier au format HDF5 à l'aide d'un script Python et transformées en format .las. La visualisation des nuages des points est faite avec le programme CloudCompare version 2.11.1. Les nuages de points sont importés dans R et un script R permet d'éliminer des nuages de points les zones sans intérêt (sol, arrière-plan) et de les simplifier. La vitesse d'avancement du tracteur n'étant pas toujours régulière car il y a des phases d'accélération de freinage, de ralentissement, les nuages de points ont été simplifiés en voxels de 10 mm pour le feuillage ou 5 mm pour bois de taille. Finalement, ont été caractérisés comme "feuille" ou "bois" les voxels contenant au moins un impact LiDAR. Le nombre de voxels non vides est calculé pour chaque génotype/parcelle unitaire puis divisé par le nombre de souches présentes dans la parcelle pour obtenir le nombre de voxels par plante. Pour faciliter la lecture, le nombre de voxels est converti en volume, exprimé en L, en multipliant ce nombre par le volume d'un voxel (5 ou 10 mm³). Dans ce cas chaque voxel est considéré comme plein.

Ce système a été utilisé en 2020 et 2021 pour évaluer la vigueur de la population en estimant le volume du feuillage et du bois de taille. Donc plusieurs passages du tracteur ont été faits en été et en hiver.

Le teneur en chlorophylle a été évaluée à l'aide d'un Konica-Minolta SPAD 502. La moyenne de 15 mesures par plantes est utilisée pour les analyses (trois séries de 5 valeurs).

A la période de la véraison, des prélèvements de pétioles ont été réalisés, un échantillon de 24 pétioles/PU a été pris sur les feuilles opposées à des grappes sur des rameaux primaires. Ces pétioles ont été séchés, broyés puis utilisés pour des analyses de teneurs en potassium et en magnésium à la SADEF par la méthode de Minéralisation voie sèche & dosage ICP AES. Une notation de jaunissement des feuilles ou sénescence précoce a été réalisée après la véraison suivant une échelle de 1 (pas de jaunissement) à 9 (dessèchement des feuilles).

Tableau II.6: Variables étudiées décrivant la vigueur de la population '50025'.

Variable	Abréviation	Année de phénotypage
Teneur en chlorophylle	SPAD	2020-2021
Surface foliaire (imagerie)	SFol_Cep	2019-2020-2021
Poids de bois de taille	Bois_pds_Cep	2019-2020-2021
Volume apparent du feuillage - LiDAR	VAFol_Cep	2020-2021
Volume apparent du bois de taille - LiDAR	Bois_VA_Cep	2020-2021
Teneur en K⁺ et Mg²⁺ des pétioles à la véraison	Pet_K & Pet_Mg	2020-2021
Jaunissement du feuillage	Feu_Deco	2020-2021

3.3.3. Composantes du rendement

Une évaluation de la productivité de la population est faite après observation de plusieurs composantes du rendement de chaque génotype. Pour chaque souche, nous avons compté le nombre de bourgeons laissés à la taille, le nombre de bourgeons débouffés, le nombre de rameaux primaires, secondaires et gourmands, le nombre d'inflorescences sur les rameaux primaires, sur les rameaux secondaires et sur les gourmands et finalement le nombre et le poids des grappes récoltées. Le bourgeon de vigne est constitué de 3 bourgeons : le bourgeon primaire, le plus gros, est celui qui débouffera le premier et donnera la tige la plus vigoureuse. Les bourgeons secondaires et tertiaires sont plus petits et répartis de part et d'autre du bourgeon primaire. Les rameaux primaires sont issus des bourgeons primaires et les rameaux secondaires sont issus des bourgeons secondaires. Les gourmands sont des rameaux qui poussent sur le bois de plus que deux ans et qui généralement ne portent pas d'inflorescences.

La fertilité primaire (égale au ratio Inflorescences primaires/rameaux primaires), la fertilité totale (égale au ratio inflorescences totales /rameaux primaires), le taux de débouffement (égale au ratio bourgeons débouffés/bourgeons laissés à la taille) et le taux de rameaux secondaires (égale au ratio rameaux secondaires/rameaux totales) ont été ensuite calculées.

Des observations de la qualité de la nouaison ont été réalisées sur deux saisons selon une échelle de 0 à 3. La nouaison est le moment où l'ovaire de la fleur se transforme en baie, juste après la fécondation donc c'est la phase initiale de formation du fruit. La qualité de nouaison est définie par le ratio du nombre de baies sur une grappe par rapport au nombre de boutons floraux sur l'inflorescence. La valeur 0 indique une mauvaise nouaison ou pas de nouaison, la valeur 1 indique une nouaison moyenne où on observe une hétérogénéité sur les grappes. La valeur 2 indique une bonne nouaison où on observe peu d'hétérogénéité entre les baies et les grappes d'une même souche, la valeur 3 indique une très bonne nouaison où aucune hétérogénéité n'est observée

Enfin, des échantillons de baies au stade de baie verte (Stade 2) et à mi-maturité (stade 4) ont permis de calculer le poids moyen d'une baie sur les deux stades.

Les échantillons du stade 2 sont des baies vertes dures (non-vérées) prises sur des grappes en cours de véraison, destinées à représenter l'acidité maximale dans les baies.

Le stade de mi-maturité est défini sur la base des sommes de températures maximales journalières. Les échantillons sont pris à 380 degrés jours (dj) après la date de véraison de chaque génotype.

Les BLUP de toutes les variables sont extraits d'une analyse de variance intégrant les effets aléatoires du génotype et de l'année : « Variable » ~ (1| Génotype) + (1| Année).

Tableau II.7: Variables étudiées décrivant les composantes du rendement dans la population '50025'.

Variabes	Abbrévations	Année de phénotypage
Nbr de rameaux primaires	Ram1_nb_Cep	2019-2020-2021
Nbr de rameaux secondaires	Ram2_nb_Cep	2019-2020-2021
Nbr de gourmands	Gour_nb_Cep	2019-2020-2021
Nbr d'inflorescences primaires	Inf_nb_Ram1_Cep	2019-2020-2021
Nbr d'inflorescences secondaires	Inf_nb_Ram2_Cep	2019-2020-2021
Nbr d'inflorescences sur gourmands	Inf_nb_Gour_Cep	2019-2020-2021
Nbr de grappes à la récolte	Gp_nb_Cep	2019-2020-2021
Poids de grappes récoltées	Vdg_pds_Cep	2019-2020-2021
Masse moyenne d'une baie au stade 2	BaiV_pds_g	2020-2021
Masse moyenne d'une baie au stade 4	Bai_pds_g	2019-2020-2021
Qualité de nouaison	QNouMoy	2020-2021
Compacité des grappes	Gp_comp	2021
Taux de débourrement	Bg_pct_Deb	2019-2020-2021
Fertilité totale	Fert	2019-2020-2021
Taux de rameaux secondaires	Ram2_pct_Cep	2019-2020-2021

3.3.4. Composition des raisins en métabolites primaires et en minéraux

Sur chaque parcelle unitaire, des prélèvements de baies ont été faits à trois stades : stade baies vertes (stade 2), stade mi-maturité (stade 4) et à la récolte (stade 5).

Des échantillons de baies vertes (stade 2) ont été pris au moment de la véraison, quand environ 20% des baies sur la parcelle unitaire étaient molles.

Le stade 4 est défini sur la base des sommes de températures maximales journalières. Les échantillons ont été pris à 380 dj (base 10°C) après la date de véraison de chaque génotype. Nous avons choisi de travailler avec l'échelle en somme des températures maximales car elle s'est avérée pertinente pour suivre et comparer l'évolution des teneurs en sucres (Duchêne et al., 2012) et de l'acidité (Duchêne et al., 2014) dans une population. De plus, nous avons choisi la stade 4 à 380 dj afin que les génotypes soient comparés durant la phase active d'accumulation de sucres dans les baies. Finalement, les échantillons à la récolte (stade 5) ont été pris en une date commune pour toute la population.

Les échantillons de baie, pris dans des boîtes de 200 mL, ont été comptés et pesés pour calculer la masse moyenne et le volume moyen d'une baie. Après broyage, le pH et l'Indice de réfraction (IR) du jus ont été mesurés. Le pH est mesuré à l'aide d'un pH-mètre (WTW, Weilheim, Germany). L'IR est mesuré à l'aide d'un réfractomètre numérique PAL-1 (Atago®). Après centrifugation (8000 rpm, 10 minutes) l'acidité totale (AT) a été mesurée sur jus clair à l'aide d'un titrateur (Titroline Easy) avec une solution de NaOH (0.1N). L'AT est exprimé en g/L équivalent H₂SO₄. Des échantillons de jus dilués de chaque prélèvement pour éviter les précipitations ont été utilisés ensuite pour mesurer les teneurs en acide malique, en acide tartrique, en potassium et en azote assimilable.

Les analyses de potassium, magnésium et calcium ont été faites par l'INRAE-Pech rouge en 2019 et à Montpellier en 2020.

Les analyses de potassium en 2021 ont été réalisées par spectrophotométrie de flamme. 100µl de jus clair est dilué dans 10 mL (dilution 1/100) de HCl (0.1N) avant analyse. Les mesures sont réalisées au laboratoire de l'IFV à Colmar.

L'acide tartrique est mesuré par une méthode colorimétrique. En milieu acide, l'acide tartrique réagit avec un sel de vanadium pour donner un complexe coloré. La quantité de ce complexe est proportionnelle à la quantité d'acide tartrique présente dans l'échantillon. La mesure est réalisée avec un spectrophotomètre à 510 nm.

L'acide malique est mesuré par une méthode enzymatique selon le principe : L-Malate + NAD⁺ → Oxaloacetate + NADH + H⁺. La détermination est basée sur la formation de NADH mesurée à 340 nm. Les analyses d'acides malique et tartrique ont été réalisées au laboratoire de l'IFV Colmar.

Pour les analyses de potassium, calcium, magnésium, acide malique et tartrique, on fait passer un échantillon de contrôle tous les 10 échantillons de jus. La référence de contrôle est le BTA (Titrovin, <http://www.gironde.chambagri.fr/>)

L'azote ammoniacal est mesuré par une méthode enzymatique selon le principe : 2-Oxoglutarate + NADH + NH₄⁺ → L-Glutamate + NAD⁺ + H₂O. La détermination est basée sur la formation de NAD⁺ mesurée à 340 nm. L'azote alpha aminé est déterminé par une méthode colorimétrique. En milieu basique l'azote alpha aminé réagit avec l'o-phthaldialdéhyde en présence de N-acetyl-L-cystéine pour former un composé coloré dont l'absorbance est mesurée à 340nm. Les deux ont été mesurés avec un Analyseur OE-400 (Oenolab Diagnostics, France). L'azote assimilable est la somme de l'azote alpha aminé et l'azote ammoniacal.

Tableau II.8: Variables étudiées décrivant la qualité des baies de la population '50025'.

Variabes	Abréviatiion	Année de phénotypage
Volume d'une baie au stade 2	BaiV_vol_ml	2020-2021
Volume d'une baie au stade 4	Bai_vol_ml	2019-2020-2021
pH des moûts au stade 2	BaiV_pH	2020-2021
pH des moûts au stade 4	Bai_pH	2019-2020-2021
Acidité titrable des moûts au stade 4	Bai_AT_meq	2019-2020-2021
IR des moûts au stade 4	Bai_IR	2019-2020-2021
Acide malique au stade 2	BaiV_Mal	2020-2021
Acide malique au stade 4	Bai_Mal	2019-2020-2021
Acide tartrique au stade 2	BaiV_Tart	2020-2021
Acide tartrique au stade 4	Bai_Tart	2019-2020-2021
Potassium (K⁺) au stade 2	BaiV_K	2020-2021
Potassium (K⁺) au stade 4	Bai_K	2019-2020-2021
Magnésium au stade 2	Bai_Mg	2019-2020
Calcium au stade 2	Bai_Ca	2019-2020
Azote assimilable au stade 2	BaiV_N_Assi	2020-2021
Azote alpha-aminé au stade 2	BaiV_N_AA	2020-2021
Azote ammoniacal au stade 2	BaiV_N_NH4	2020-2021

3.3.5. Observations des maladies au vignoble

Le dispositif expérimental au vignoble est composé de deux blocs identiques. Le premier bloc est protégé contre les maladies fongiques, il est donc régulièrement traité et toutes les mesures et le suivi des traits agronomiques sont faites sur ce bloc. Pour la saison 2021, le deuxième bloc n'a pas été traité et des notations de maladies ont été réalisées les 23 et 30 juin 5, 22 et 29 juillet 2021. Une notation souche par souche du pourcentage de *Botrytis* sur les grappes a été réalisée avant la récolte sur le bloc 1 pour les trois années de phénotypage.

Tableau II.9: Notations des maladies au vignoble.

Variable	Notation
IxMsF	Notation de l'intensité moyenne de symptômes de mildiou de type sensible sur les feuilles
FqMsF	Notation de la fréquence en % de feuilles avec des symptômes de mildiou de type sensible avec sporulation
PcMG	Notation globale du pourcentage de grappes détruites par le mildiou
IxOF	Notation de l'intensité maximale de symptômes d'oïdium sur les feuilles
FqOF	Fréquence de feuilles avec des symptômes d'oïdium
PcOG	Notation globale du pourcentage de grappes avec des symptômes d'oïdium
IxBRF	Notation de l'intensité maximale de symptômes de black rot sur les feuilles
FqBRF	Fréquence de feuilles avec des symptômes de black rot

Tableau II.10: Grille de notation de l'intensité maximale relevée sur un organe (feuille ou inflorescence)







Note OIV Échelle d'intensité	9	7	5	3	1	0
Pourcentage	0	1-5	5 – 25	25 - 50	50 – 80	>80
Sensibilité	Nulle	Très faible	Faible	Moyenne	Forte	Très forte
Dégâts observés						

Tableau II.11: Grille de notation de la fréquence de la maladie sur l'ensemble de la parcelle unitaire (feuille ou inflorescence)

Note OIV Échelle de fréquence	0	1	3	5	7	9
% d'organes atteints	0	1-5	5-25	25-50	50-80	>80
Description	Absence	Cas isolés	Faible	Moyen	Élevée	Très élevée

4. Analyse d'Interval Mapping

La détection d'un QTL consiste à établir des relations entre des variations génétiques et des variations phénotypiques. Pour chaque position du génome, une vraisemblance ou likelihood est calculée à l'aide des données phénotypiques sous l'hypothèse que les variations alléliques ont des effets sur le phénotype observé. Ces effets alléliques sont estimés, de même qu'une variance, de manière à maximiser cette vraisemblance. Parallèlement, on calcule à la même position la vraisemblance sans effets alléliques, c'est-à-dire à partir de la moyenne et de la variance des valeurs observées. Le logarithme décimal du ratio de ces deux vraisemblances est nommé « Logarithm of the Odds » (LOD). Le LOD score traduit donc la vraisemblance de la présence d'un QTL à un locus donné. Ensuite des tests de permutation permettent de déterminer à quelle fréquence un LOD score donné apparaît du fait du hasard et au-delà duquel un QTL peut être considéré comme significatif (Doerge et Churchill 1996 ; Haley et Knott 1992).

Cette méthode permet de calculer des LOD scores à des positions virtuelles entre des marqueurs génétiques réels, d'où le nom « Cartographie d'intervalle ».

L'analyse QTL des caractères agronomiques et œnologiques a été réalisée à l'aide des données phénotypiques acquises sur la population 50025 et des cartes génétiques SNP à haute densité. L'analyse du déterminisme génétique a été réalisée à l'aide de la fonction `scanone` du package `R/qtl` du logiciel R (Broman et al., 2003), selon la méthode `imputation` et `ndraws=64`. Le seuil de significativité du LOD score a été déterminé à l'aide d'un test de permutations, simulant 1000 permutations des données phénotypiques ($p = 0,05$). Les positions des facteurs génétiques ont été établies à la position du LOD maximum. Les modèles additifs des QTL sont construits en plusieurs étapes : on commence par l'affinement de la position du QTL avec la commande `refineqtl`, puis la recherche de QTL supplémentaires avec la commande `addqtl` et finalement par la recherche des interactions entre les QTL avec la commande `addint`. La variance phénotypique expliquée par un QTL et les Lod scores de chaque QTL sont calculés par une analyse de variance avec la fonction `fitqtl`. La fonction `bayesesint` a permis de calculer les intervalles de confiance des QTL avec une probabilité de couverture de 0.95.

5. Analyse de variance

Les analyses de variance sont réalisées avec R (packages `lmerTest` et `lme4`) en utilisant des modèles linéaires mixtes (suivant : « Variable » \sim (1 | Génotype) + (1 | Année) + « Marqueur »). On teste l'effet de tous les marqueurs sur un phénotype donné en tenant compte des effets aléatoires. Ensuite, on construit un modèle intermédiaire à partir des marqueurs les plus significatifs par zone chromosomique. On applique ensuite la fonction `step` du `lmerTest` package de R, qui permet de garder les meilleurs marqueurs du modèle. Finalement, on teste les interactions entre les différents marqueurs retenus, deux à deux, et on en intègre les plus significatives dans le modèle final. Les résultats sont obtenus sous forme d'un tableau intégrant les estimations des effets alléliques de tous les marqueurs intégrés dans le modèle, leurs erreurs standard et les p-value.

Chapitre III : Étude génétique de la population '50025'

III. Étude génétique de la population '50025'

1. Introduction

Les croisements entre différents hybrides interspécifiques sont réalisés dans le cadre des programmes de création variétale dans le but, généralement, de transférer des gènes de résistance à diverses maladies aux espèces cultivés. Les espèces du genre *Vitis* d'origine américaine, *Vitis amurensis* du nord-est de l'Asie et *Vitis rotundifolia*, appartenant au sous-genre *Muscadinia*, sont les sources majeures de résistance au mildiou et à l'oïdium, utilisés depuis deux siècles. Au fil du temps, des centaines d'hybrides interspécifiques possédant des gènes de résistance ont été créés (Galet, 1988) et certains sont utilisés actuellement comme géniteurs dans le but de pyramider plusieurs facteurs de résistances dans des nouvelles variétés (Töpfer et al., 2011). Tous ces croisements ont finalement abouti à des populations avec des généalogies complexes intégrant des régions chromosomiques de différentes espèces. Dans ce chapitre, nous cherchons à comprendre le comportement génétique de cette population de sélection tout en étudiant le taux de recombinaison dans les régions chromosomiques portant des gènes de résistances de différentes espèces du genre *Vitis* et à estimer la taille des blocs haplotypiques portant ces gènes de résistance. Dans ce but, nous avons génotypé tous les individus de la population pour construire les cartes génétiques parentales, que nous avons complétées par des analyses de chromosome painting permettant l'identification de l'origine des régions chromosomiques dans la descendance étudiée.

2. Cartes génétiques

Les données GBS avaient un taux de couverture générale du génome de plus que 90%. Ce taux a été calculée à partir de la longueur du chromosome sur le génome de référence et de la position du premier et dernier marqueur identifié [Couverture = (Position min – Position max / longueur du chromosome)*100]. L'analyse des données GBS de 249 génotypes de la population a abouti à la détection de 332 047 SNPs dont 247 262 sont homozygotes chez les deux parents et donc non informatifs. Ensuite, 53 837 SNPs ayant un taux de données manquantes supérieur à 10% et une ségrégation non mendélienne (χ^2 test - p-value < 0.05) ont été éliminés. Finalement, 30 948 SNPs ont été utilisés pour la cartographie. Les caractéristiques des cartes parentales et de la carte consensus, construites avec Lep-Map3, sont présentées dans le tableau III.1. Les 19 groupes de liaison attendus sont bien retrouvés et la densité de marqueurs est élevée, de l'ordre de 0.1 cM entre deux marqueurs. Malgré la présence de quelques marqueurs aberrants, nous observons une bonne colinéarité entre positions physiques et positions génétiques des marqueurs sur les trois cartes ($r > 0.97$, test de Spearman) (Figure III.2).

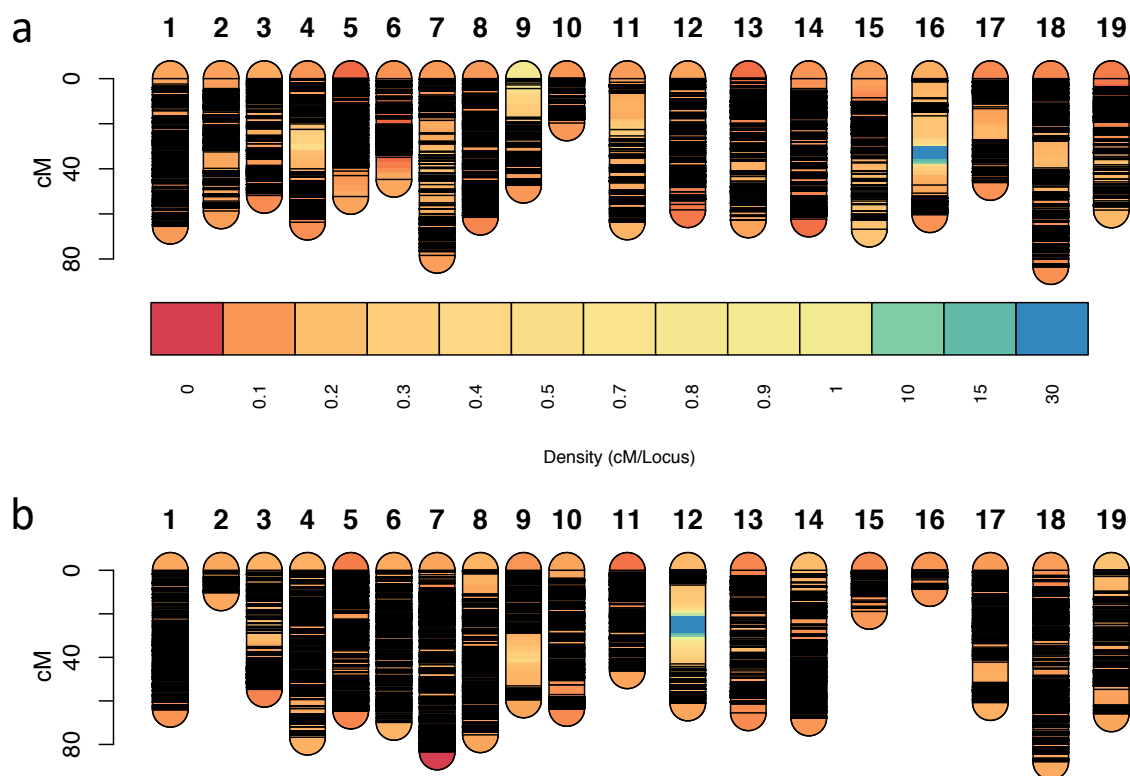


Figure III.1: Carte de densité de IJ119 (a) et Divona (b).

Tableau III.1: Caractéristiques des cartes génétiques de la population '50025'.

	IJ119 ♀	Divona ♂	Consensus
Nb d'individus	249	249	249
Nb de LG	19	19	19
Nb de marqueurs	19935	20134	28274
Marqueurs non redondants	1582	1803	4773
Longueur (cM)	1110.1	1177	1017.3
Espacement moyen entre marqueurs (cM)	0.1	0.1	0.1
Espacement maximal entre marqueurs (cM)	30.6	31.8	17.8
Nb recombinaisons moyen/individu	10.1	10.6	20.9

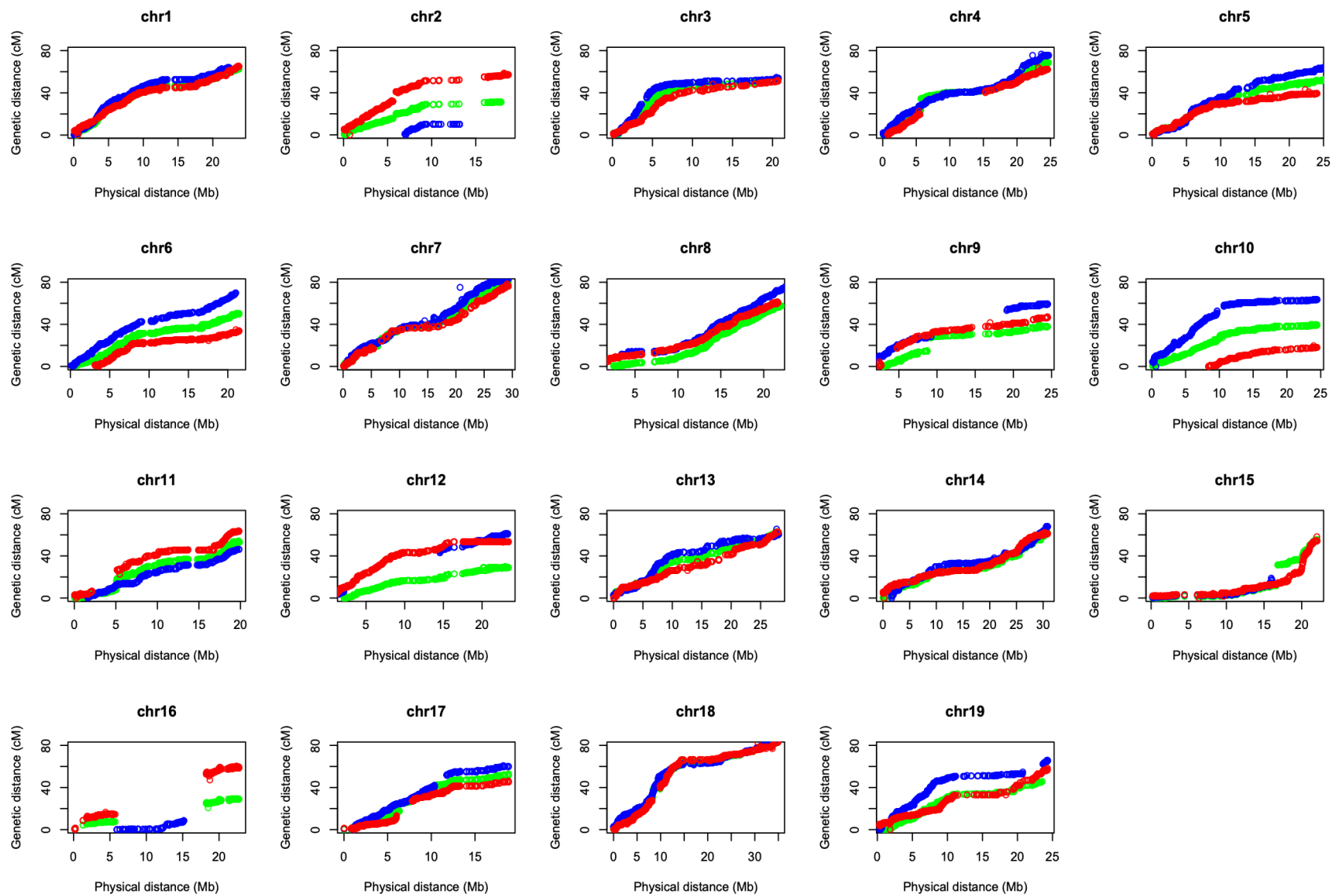


Figure III.2: Relations entre distances génétiques et distances physiques des marqueurs sur les 19 groupes de liaisons des trois cartes génétiques. IJ119 en rouge, Divona en bleue et carte consensus en vert.

Nous avons mis en évidence des régions chromosomiques entièrement homozygotes. En revenant sur les données de génotypages de base, nous avons vérifié que tous les marqueurs sur les régions non-cartographiées des LG2, 9, 12 et 16 de la carte Divona et LG4, 10 et 16 de la carte IJ119 sont homozygotes (Figure III.3 et III.4). Nous avons aucune indication sur la cause de la ségrégation de ces zones. Certaines études expliquent la conservation préférentielle de certaines régions chromosomiques à travers des successions d'hybridation par le fait qu'elles augmentent le succès des gamètes et la survie des plantes (Delame et al., 2019; Kauppi et al., 2004; Rieseberg et al., 2000).

Nous avons rencontré des difficultés pour cartographier LG15, surtout sur la carte Divona. En examinant la nature des SNPs, nous avons constaté que la ségrégation de la majorité des SNP était de type 'h_kxh_k' ce qui signifie que les deux parents ont le même génotype et par conséquent une grande partie de l'information génétique des descendants n'est pas exploitable (Figure III.5) : pour tous les génotypes 'hk' n'est pas possible d'identifier l'origine des allèles.

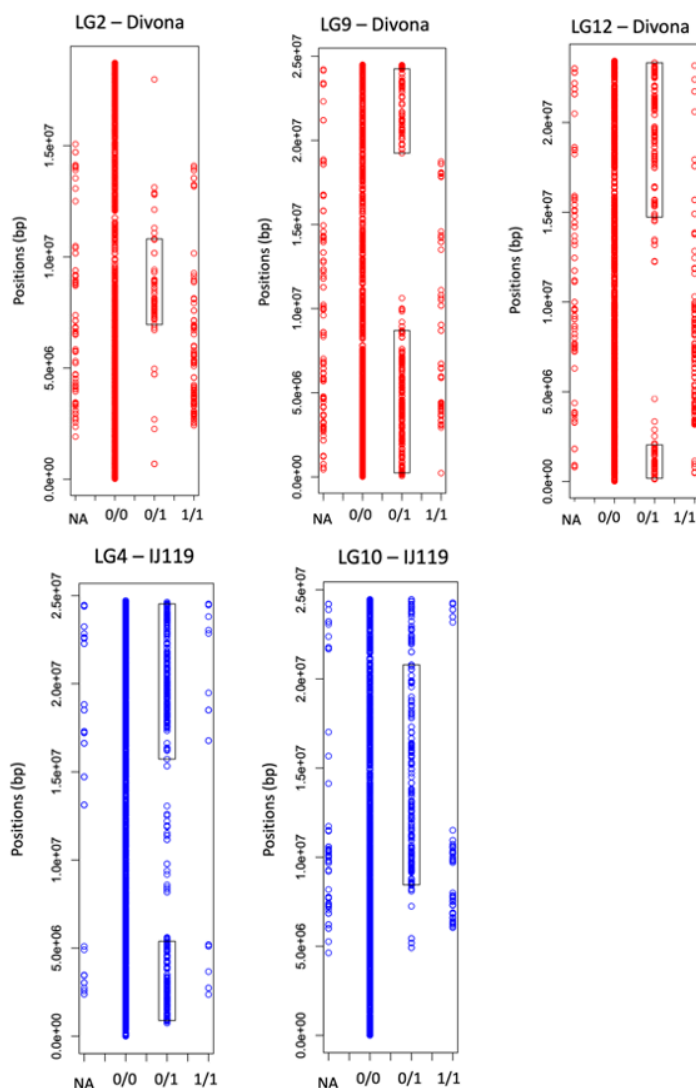


Figure III.3: Répartition des SNP identifiés chez les parents selon leur polymorphisme. NA : donnée manquante, 0/0 : SNP homozygote comme PN40024, 0/1 : SNP hétérozygote, 1/1 : SNP homozygote différent de PN40024, en encadré : les régions cartographiées avec ASMap.

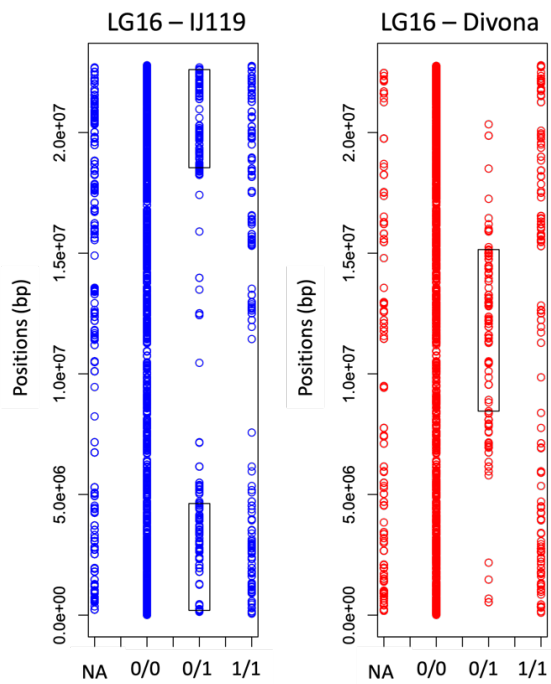


Figure III.4 : Répartition des SNP identifiés sur LG16 chez les parents selon leur polymorphisme. NA : donnée manquante, 0/0 : SNP homozygote comme PN40024, 0/1 : SNP hétérozygote, 1/1 : SNP homozygote différent de PN40024, en encadré : les régions cartographiées avec ASMap.

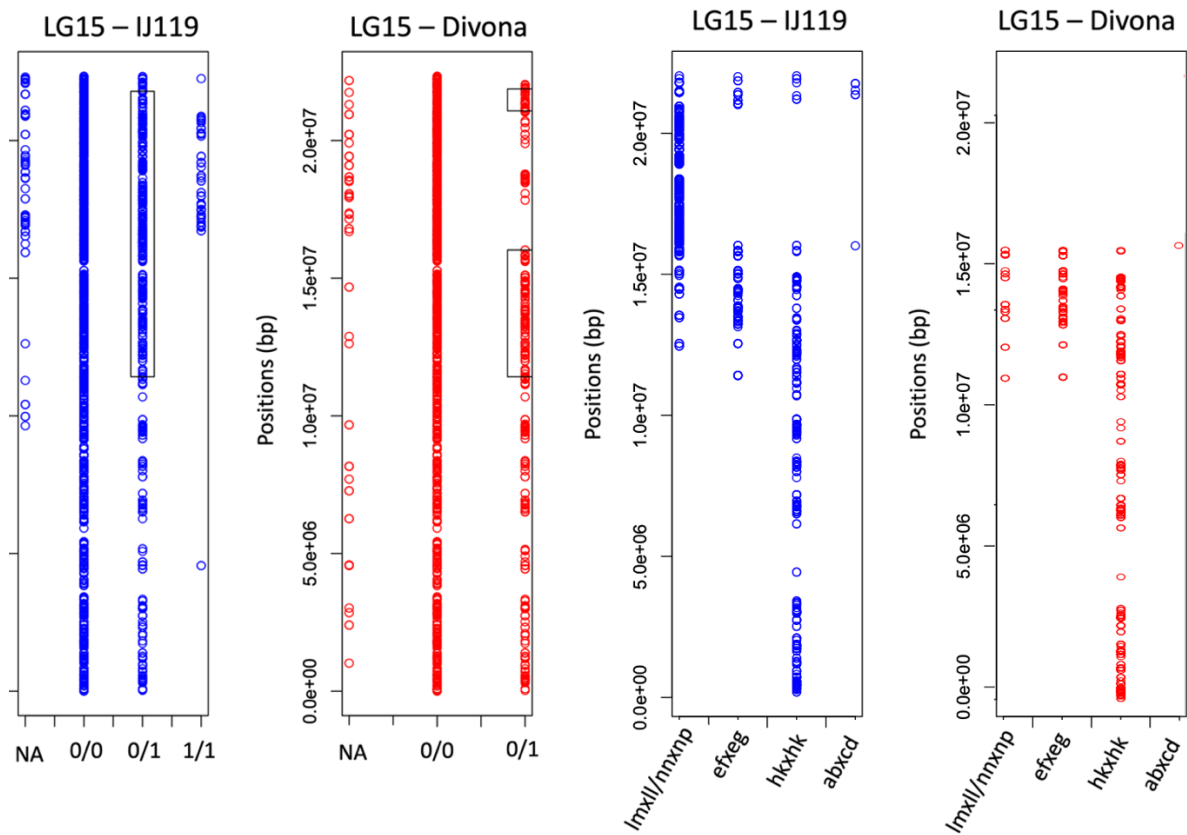


Figure III.5 : À droite : Répartition des SNP identifiés sur LG15 chez les parents selon leur polymorphisme. NA : donnée manquante, 0/0 : SNP homozygote comme PN40024, 0/1 : SNP hétérozygote, 1/1 : SNP

homozygote différent de PN40024. À gauche : Répartition des SNP hétérozygotes des deux parents selon leur ségrégation.

Le nombre moyen de recombinaison par individu est comparable sur les deux cartes parentales (Tableau III.1). Chromosome par chromosome par contre, nous observons des comportements assez différents entre les deux cartes parentales, que l'on détaillera par la suite.

3. Chromosome Painting

L'identification des origines ancestrales des différents blocs haplotypiques hérités par les descendants est une étape primordiale pour arriver à comprendre l'effet de l'introgession des gènes de résistance des espèces de *Vitis* sauvages. Le principe du chromosome painting consiste à identifier l'origine des allèles des individus sur plusieurs échelles : parents, grands-parents, espèces et régions géographiques d'origine des espèces. Pour la population '50025', le fait que la généalogie soit connue et que les séquences des parents/grands-parents soient disponibles, permet l'identification des origines des régions haplotypiques dans les descendants. Il faut noter que pour les analyses du chromosome painting nous avons utilisé des cartes parentales construites par R/ASMap (Voire chapitre II). Les cartes génétiques construites avec ASMap ont une densité inférieure aux cartes construites avec Lep-Map3 et elles n'intègrent pas les SNPs de type hkxhk.

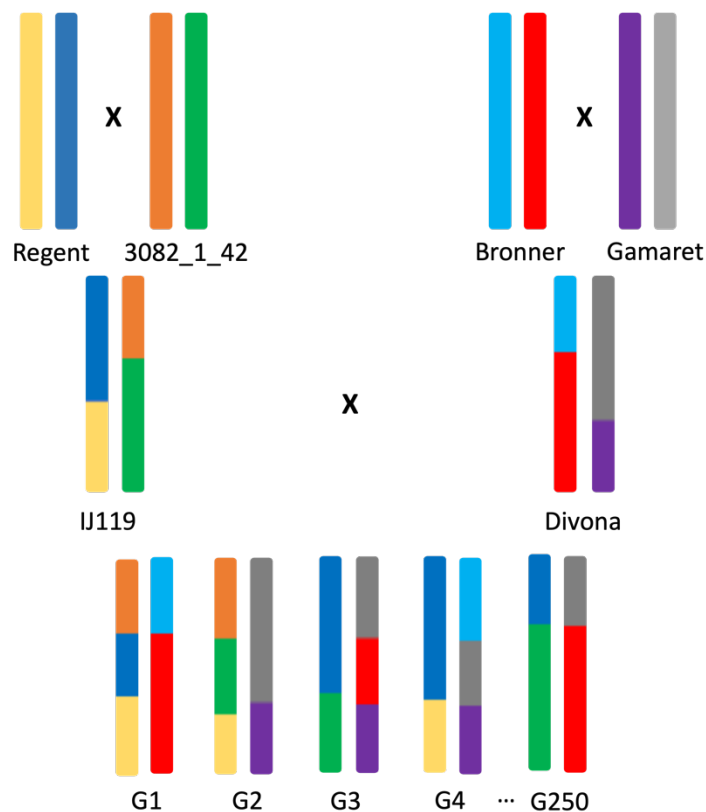


Figure III.6: Représentation schématique de la ségrégation de blocs haplotypiques

Le premier type d'information obtenue à partir des analyses de chromosome painting est l'origine grand-parentale de tous les descendants qui ont des combinaisons différentes de segments hérités de Regent, 3082-1-42, Bronner et Gamaret (Figure III.6).

Le deuxième type d'information est l'identification pour chaque parent de la constitution de leur génome selon différentes séries d'espèces du genre *Vitis*, qui sert ensuite à caractériser tous les descendants à la même échelle (Figure III.7). Finalement, les séries d'espèces sont assignées à des régions géographiques où on distingue les *Vitis* asiatiques, américaines, européennes et les *Vitis rotundifolia* (Figure III.8). L'origine des régions ayant beaucoup de données manquantes ou une faible fréquence de marqueurs n'a pas été identifiée.

Tableau III.2: Espèces identifiées et leurs origines géographiques.

Espèce	Couleur	Origine géographique	Couleur
<i>V. vinifera</i>	[Violet]	Européen	[Bleu]
<i>V. rupestris/ V. riparia</i>	[Violet clair]	Américaine	[Vert foncé]
<i>V. aestivalis</i>	[Cyan]	Américaine	[Vert foncé]
<i>V. labrusca</i>	[Rouge]	Américaine	[Vert foncé]
<i>V. rotundifolia</i>	[Orange]	Américaine	[Vert foncé]
<i>V. coignetae</i>	[Jaune]	Asiatique	[Magenta]
<i>V. amurensis</i>	[Rose]	Asiatique	[Magenta]

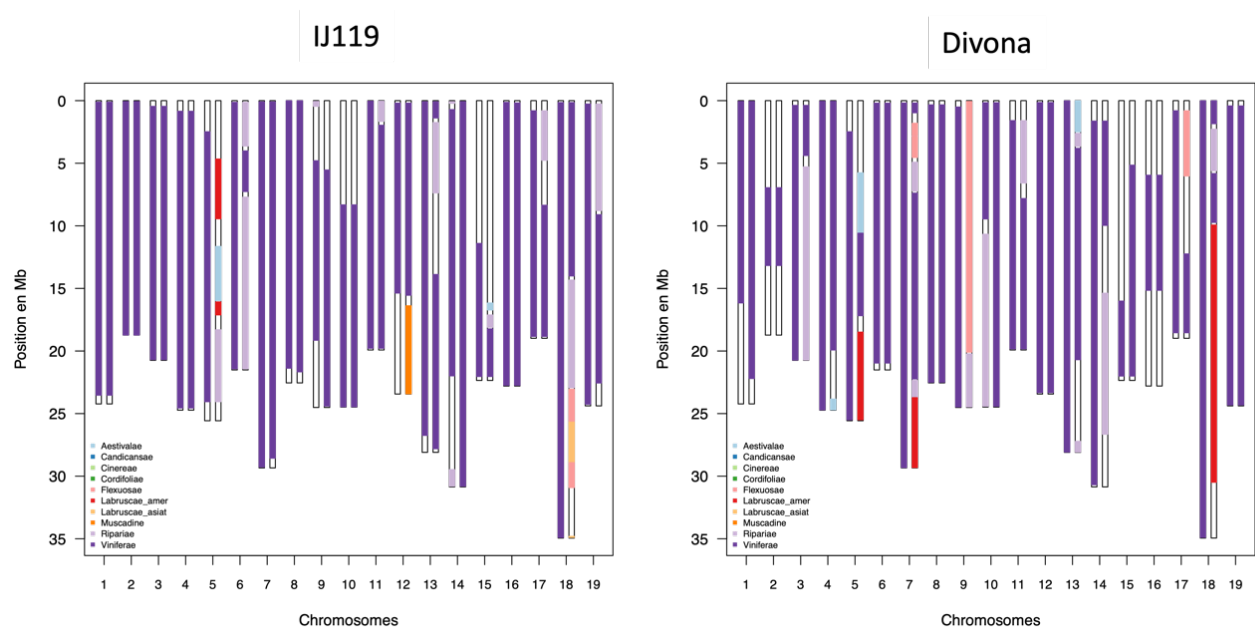


Figure III.7: Origine des blocs haplotypiques des deux parents à l'échelle des espèces. Violet pour *V. vinifera*, violet clair pour *V. rupestris/riparia*, bleu pour *V. aestivalis*, rouge pour *V. labrusca*, jaune pour *V. coignetae*, rose pour *V. amurensis*, orange pour *V. rotundifolia*, blanc pour les régions non identifiées.

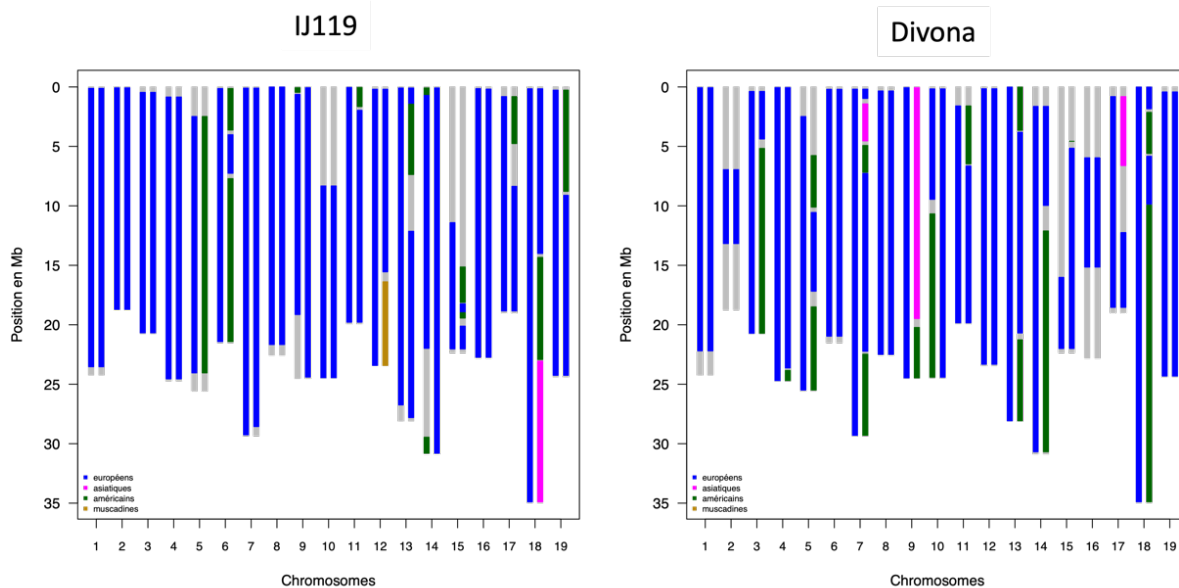


Figure III.8: Origine des blocs haplotypiques des deux parents à l'échelle des régions géographiques. Bleu pour *Vitis* européennes, violet pour *Vitis* asiatiques, vert pour *Vitis* américaines, marron pour *V. rotundifolia*, gris pour les régions non identifiées.

4. Origines des QTL de résistances

Des marqueurs SSR liés aux différents QTL de résistances déjà connus chez les parents ont été cartographiés permettant ainsi de déterminer les positions des loci de résistance (Tableau III.3). Nous avons identifié, pour chaque locus de résistance, le plus petit et le plus grand bloc haplotypique transmis aux descendants contenant les marqueurs SSR associés. La détermination de ces blocs haplotypiques permet de connaître la longueur des régions chromosomiques liées aux gènes de résistance et forcément transmis avec eux.

Tableau III.3: Positions des marqueurs SSR associés aux QTL de résistances sur les cartes parentales correspondantes.

SSR	LG	Pos (bp)	Pos (cM) sur IJ119	Pos (cM) sur Divona	QTL associé
VMC6d12	9	3786371		14.23	<i>Rpv10</i>
VVlu337	9	3963554		14.64	<i>Rpv10</i>
VMC8g9	12	21112877	53.42		<i>Rpv1/Run1</i>
UDV058	12	18164239	53.42		<i>Rpv1/Run1</i>
VMC4f3.1	12	15625087	52.21		<i>Rpv1/Run1</i>
VVMD24	14	24685113		42.95	<i>Rgb1</i>
GF14-42	14	27258028		52.41	<i>Rgb1</i>
GF14-44	14	27539956		52.43	<i>Rgb1</i>
VVlb63	15	12916127	6.71	6.7	<i>Ren3</i>
VVIV67	15	12234361	5.21	5.44	<i>Ren3</i>
SC80096022	18	26821540	71.71 (<i>Rpv3.1</i>)	70 (<i>Rpv3.3</i>)	<i>Rpv3</i>
VMC7f2	18	30562673	76.12 (<i>Rpv3.1</i>)	75.10 (<i>Rpv3.3</i>)	<i>Rpv3</i>

Trois pools génétiques bien différenciés (asiatiques, américaines et la muscadine) ont contribué à l'introgession des loci de résistance dans les géotypes de la population '50025'.

IJ119 porte les facteurs de résistance au mildiou et à l'oïdium *Rpv1/Run1* sur LG12 et *Rpv3.1* sur LG18. Dans la figure III.9A, nous montrons la relation entre distances génétiques et distances physiques sur LG12 d'après la carte génétique de IJ119, et les barres en dessous montrent l'origine des blocs haplotypiques issues des analyses de chromosome painting. Les régions ayant les deux haplotypes de *V. vinifera* sont considérées homologues et les régions chromosomiques avec un haplotype de *V. vinifera* et le deuxième du non-vinifera sont appelées régions homéologues. Les deux marqueurs VMC4f3.1 et VMC8g9 flanquant le locus *Rpv1/Run1* se trouvent dans une région associée à la muscadine (*V. rotundifolia*) ce qui est attendu puisque ce locus de résistance a été identifié chez *V. rotundifolia* (Merdinoglu et al., 2003). De plus, nous observons un taux de recombinaison élevé sur la partie homologue de LG12 (*V. vinifera-V. vinifera*) alors que sur la région chromosomique avec *V. rotundifolia* nous observons une inhibition quasi-totale de la recombinaison sur cette région. La région de l'haplotype 1 parallèle à la région muscadine n'a pas pu être associée à une espèce. La région homéologue non-recombinante qui porte le locus *Rpv1/Run1* permet de constater que tous les descendants ayant *Rpv1/Run1* ont hérité le même bloc haplotypique (Flèche bleue) de 7.03 Mbp.

Sur LG18 de IJ119, nous voyons que le taux de recombinaison diminue à partir de la position 14 Mbp. Les données du chromosome painting montrent que l'haplotype 1 est entièrement *V. vinifera* alors que l'haplotype 2 associe plusieurs espèces ce qui peut expliquer la diminution de la recombinaison. Les marqueurs SC80096022 et VMC7f2 associés à *Rpv3* se trouvent dans la région entre 26 et 29 Mbp associée à *V. coignetiae*, une espèce asiatique. D'après la généalogie de IJ119, celui-ci est un hybride interspécifique de plusieurs espèces américaines de *Vitis* et de *V. rotundifolia*, ce qui n'est pas cohérent avec nos résultats. Foria et al. (2022) font cependant un constat similaire sur l'origine de *Rpv3.1* chez Regent, parent de IJ119, et ils trouvent que la région de *Rpv3.1* ressemble plus aux *Vitis* asiatiques qu'aux *Vitis* américaines. Ces résultats suggèrent que le bloc contenant *Rpv3.1* représente une divergence des espèces américaines différente de toutes les accessions connues jusqu'à présent. La flèche bleue montre le plus grand bloc haplotypique (7.86 Mbp) portant *Rpv3.1* et la flèche verte le plus petit (1.3 Mbp).

Des difficultés à retrouver les phases des marqueurs dans la région chromosomique portant *Ren3* sur LG15 (beaucoup de marqueurs hkxhk, figure III.5) empêchent une utilisation pertinente des données de chromosome painting.

Divona est un hybride interspécifique complexe entre *V. vinifera*, *V. amurensis* et des *Vitis* d'origine américaine, porteur de quatre facteurs de résistance aux maladies cryptogamiques connus *Rpv10*, *Rpv3.4*, *Ren3* et *Rgb1* (Figure III.9B).

Sur LG9 de Divona, le taux de recombinaison est constant sur tout le chromosome et la région homozygote (9-18 Mbp) recombine normalement. Les deux marqueurs associés à *Rpv10* (positions 3.6 et 3.9 Mbp) se trouvent dans une région homéologue où le premier haplotype est de *V. vinifera* et le deuxième haplotype provient de *V. amurensis*. Malgré les différentes origines des deux haplotypes, le taux de recombinaison n'est pas affecté. Les génotypes portant *Rpv10* peuvent avoir hérité d'un bloc haplotypique allant de 1.88 Mbp (flèche verte) à 20 Mbp (flèche bleue).

Rgb1, le QTL de résistance au black rot, se trouve sur LG14 de Divona entre les positions 26 et 28 Mbp. En se basant sur les données généalogiques, *Rgb1* provient de Merzling, un des ancêtres de Bronner, et provient donc de *Vitis* américaines. Le painting de Divona révèle un bloc haplotypique, sur LG14, associé à des *Vitis* américaines appartenant à la série des Ripareae, à savoir *V. rupestris* ou *V. riparia*. La différenciation entre *V. rupestris* et *V. riparia*

n'est pas possible avec les données disponibles à ce jour. Rex et al. (2014) ont détecté *Rgb1* chez Börner (*V. riparia* Gm183 × *V. cinerea* Arnold) et ont constaté qu'il provient probablement de *V. cinerea* mais ils n'ont pas exclu la possibilité qu'il soit issu de *V. riparia*. Nos résultats du chromosome painting permettent de reconsidérer leur hypothèse et proposer *V. riparia* comme étant à l'origine de *Rgb1*. Le taux de recombinaison sur la région homéologue est plus faible que la région homologue mais n'est pas nul et les blocs haplotypiques transmis aux descendants portant *Rgb1* peuvent aller de 1.5 Mbp (Flèche verte) jusqu'à 11.26 Mbp (Flèche bleue).

Le taux de recombinaison sur LG18 de Divona diminue à partir de la position 10 Mbp. Cette diminution de la recombinaison est due à la présence d'une région homéologue puisque l'haplotype 1 est entièrement de *V. vinifera* alors que l'haplotype 2 possède des blocs de *V. vinifera*, *V. labruscae* et *V. rupestris/riparia*. La région de *Rpv3.3*, associée aux marqueurs SC80096022 et VMC7f2 et située entre 25 et 28 Mbp, est compatible avec l'espèce américaine *V. labruscae*. Le bloc haplotypique portant *Rpv3.3* transmis aux descendants peut varier entre 3.46 Mbp (flèche verte) et 20.5 Mbp (flèche bleue). Bien que la structure homéologue sur LG18 soit différentes chez les deux parents, nous observons la même distribution du taux de recombinaison tout le long du chromosome. De même dans le travail de (Delame, 2017), un comportement semblable du LG18 a été observé sur des régions homéologues *V. vinifera* - *V. rotundifolia* et homologues *V. vinifera* - *V. vinifera*. Ce comportement peut être alors associé à la nature de cette région qui est particulièrement riche en gène R de type TIR-NB-LRR.

A part *Rpv3.1*, pour lequel l'espèce d'origine prête à discussion, l'origine des autres QTL de résistance est validée à partir des positions des marqueurs associés. De plus, nous montrons une bonne cohérence entre les points de recombinaison issues de l'information génétique des cartes et les points de changement des blocs haplotypiques issus des analyses de chromosome painting.

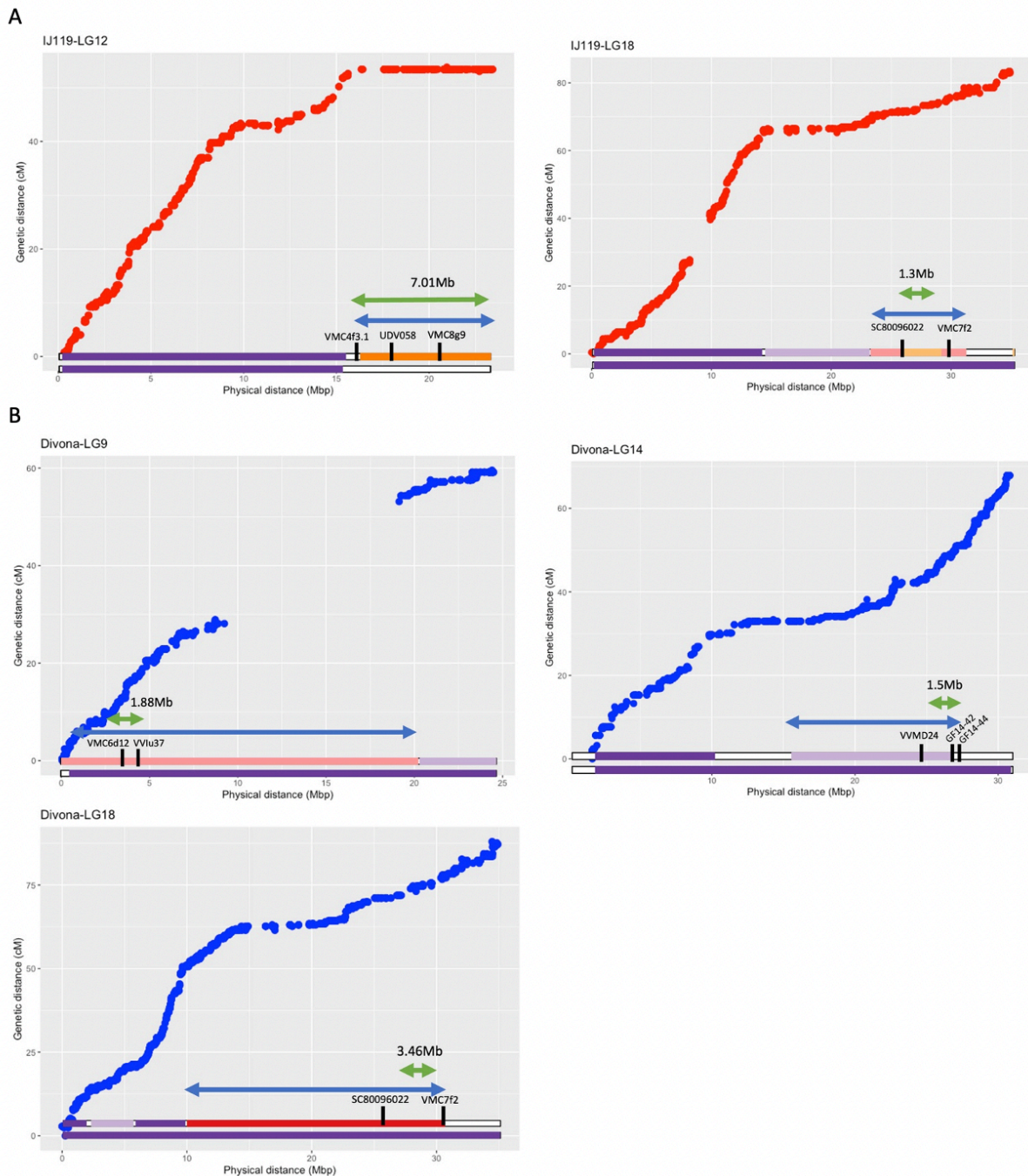


Figure III.9: Variations des positions génétiques en fonction des positions physiques des marqueurs sur la carte IJ119 (A), Divona (B). Les barres sur l'axe des abscisses (distance physique) représentent, pour chaque chromosome, les origines des régions chromosomiques de deux haplotypes parentaux : par convention, la barre inférieure représente l'haplotype 1, la supérieure, l'haplotype 2. Violet : *V. vinifera*, violet clair : *V. rupestris/riparia*, bleu : *V. aestivalis*, rouge : *V. labrusca*, jaune : *V. coignetiae*, rose : *V. amurensis*, orange : *V. rotundifolia*. Flèche bleue : le plus grand bloc haplotypique portant les gènes de résistance. Flèche verte : le plus petit bloc haplotypique portant les gènes de résistances chez les descendants. Traits noirs : positions des SSR associés au QTL de résistance.

Dans les programmes de création variétale, on souhaite que la région chromosomique transmise aux descendants qui porte un gène de résistance soit la plus petite possible dans le but de diminuer la probabilité d'apporter des caractères non désirés avec la résistance ou le

caractère visé en général. Nos résultats montrent que les plus petites régions portant les gènes de résistances varient entre 1.34 et 7 Mbp selon les loci (Figure III.10). Le locus *Rpv1/Run1* est forcément transmis avec un bloc de 7 Mbp puisqu'on le retrouve chez tous les individus résistants de la population. Cette région chromosomique de muscadine ne recombine pas ou très peu avec des régions de *V. vinifera*. Les QTL de résistance provenant d'autres espèces du genre *Vitis*, ont montré un taux de recombinaison avec *V. vinifera* plus élevé que celui observé entre *V. rotundifolia* et *V. vinifera* et par suite des blocs haplotypiques plus petits.

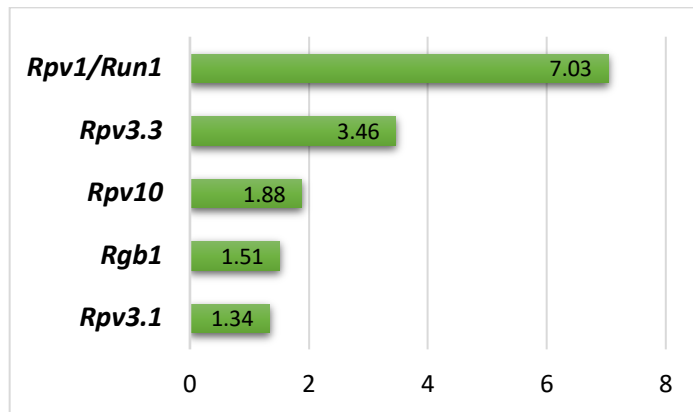


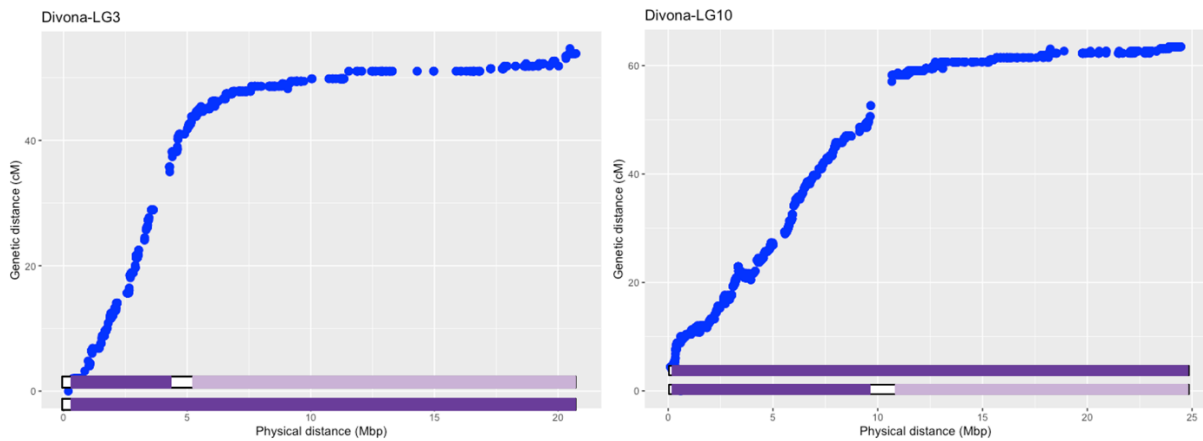
Figure III.10: Taille en Mbp du plus petit bloc haplotypique observé dans la population '50025' portant chacun des QTL de résistance.

5. Comportement génétique des parents hors gènes de résistance

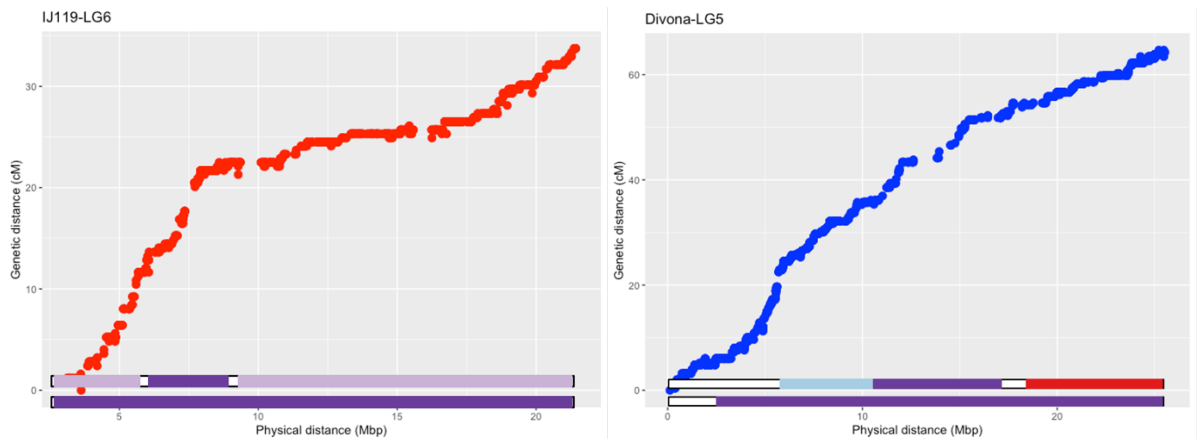
La figure III.11 montre quelques exemples où les taux de recombinaisons varient le long du génome. Sur LG 3 et 10 de Divona les taux de recombinaison chutent à partir de 7 et 10 Mbp, respectivement, ce qui pourrait être cohérent avec la transition entre des régions homologues et des régions homéologues (Figure III.11A). La figure 11B montre, par contre que le taux de recombinaison sur LG5 de Divona et LG6 de IJ119 est indépendant des changements d'origine haplotypique. Plusieurs études antérieures ont mis en évidence des mécanismes qui limitent les recombinaisons dans les régions homéologues pendant la méiose (Delame et al., 2019; Li et al., 2006) mais nos résultats suggèrent que la répartition des recombinaisons le long du chromosome ne peut pas être expliquée seulement par la présence des régions homéologues. D'après (Kauppi et al., 2004), la suppression ou l'augmentation des recombinaisons est probablement liée à la nécessité de recombiner pour assurer une méiose produisant des gamètes viables tout en limitant les risques de perdre des haplotypes favorables, la possibilité de s'apparier de façon optimale entre deux chromosomes, et la capacité de la région à se réparer. Cela pourrait aussi expliquer la présence des régions 'conservées' qui ségrégent dans les descendances sans subir des recombinaisons indépendamment de l'espèce comme le cas des différentes zones homozygotes détectés dans la population. Sur LG19, le taux de recombinaison est quasiment nul sur la région entre 11 et 19 Mbp alors que ce sont des régions *V. vinifera* – *V. vinifera* (Figure III.11C). Le même comportement est observé tout le long du LG10. Delame et al. (2019) ont observé le même comportement sur une région homologue *V. vinifera* – *V. vinifera* du LG10 dans un croisement entre *V. vinifera* et *V. rotundifolia*. Une population d'hybride interspécifique issue d'un

croisement entre un hybride interspécifique et le Chardonnay (Population 44910), étudiée dans le cadre d'un autre projet dans le groupe, a montré des phénomènes similaires. Ces régions semblent constituer des propriétés du génome des *Vitis* car on retrouve certaines de ces variations à l'identique dans d'autres croisements intra-spécifiques *V. vinifera*- *V. vinifera*. Il nous paraissait intéressant de comparer le comportement des régions homéologues entre *V. vinifera*- *V. asiatiques* et *V. vinifera* – *V. américaines* mais nous n'avons pas assez d'exemple dans cette population pour faire des constats valides.

A



B



C

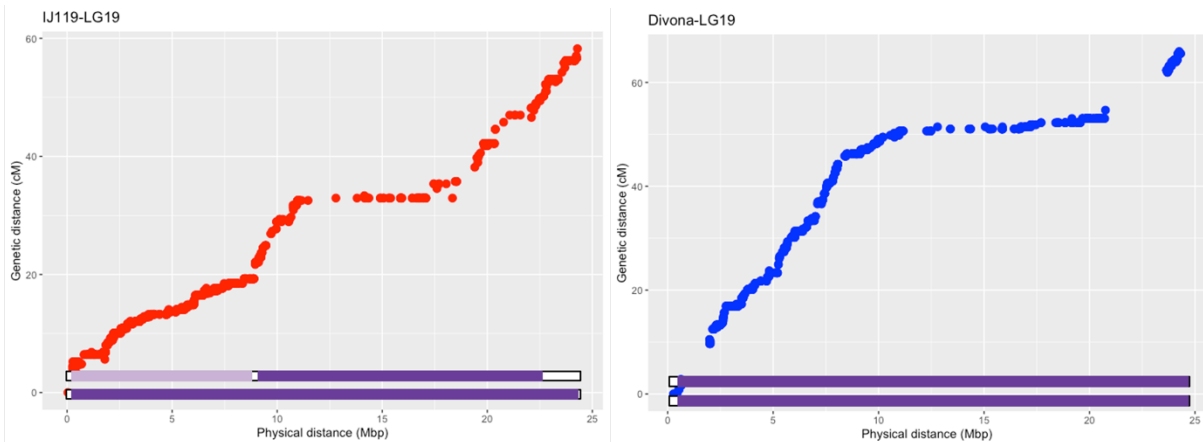


Figure III.11: Variations des positions génétiques en fonction des positions physiques des marqueurs sur la carte IJ119 (rouge), Divona (bleue). La barre inférieure représente l'haplotype 1, la supérieure, l'haplotype 2. Violet : *V. vinifera*, violet clair : *V. rupestris/riparia*, bleue : *V. aestivalis*, rouge : *V. labrusca*.

6. Conclusion

La construction des cartes génétiques à haute densité de marqueurs, générées à l'aide de données SNP issues du GBS, est une étape préliminaire pour les recherches de QTL qui seront réalisées dans la suite du travail. L'étude génétique de la population '50025' a permis de valider l'origine des QTL de résistance qui ségrégent dans la population et d'évaluer la taille des blocs haplotypiques qui portent ces QTL. Le locus *Rpv1/Run1* ségrége avec un bloc de 7Mbp alors que *Rpv3.1*, *Rpv3.3*, *Rpv10* et *Rgb1* ont montrés plus de variabilité et une possibilité de réduire la taille des blocs si on augmentait les effectifs des descendants. Dans les chapitres suivants nous allons chercher les QTL de caractères agronomiques qui sont portés par ces régions. De plus, nous avons pu constater que la présence/absence des régions homéologues n'explique pas complètement le changement du taux de recombinaison par chromosome et le comportement génétique des régions chromosomiques comme le cas des chromosomes 10 et 18 qui montrent des comportements semblables dans des contextes différents (Delame et al., 2019) ce qui ouvre une perspective de travail en dehors du travail de la thèse.

Highlights

- ◆ Une bonne couverture du génome est obtenue par GBS
- ◆ Les cartes génétiques parentales et consensus sont denses et de qualité
- ◆ Malgré la complexité de l'ascendance, il existe plusieurs régions génomiques homozygotes chez les parents
- ◆ L'origine des blocs haplotypiques portant des marqueurs moléculaires liés aux gènes de résistance est validée
- ◆ Le génome de *V. rotundifolia* ne recombine pas avec celui de *V. vinifera*
- ◆ Les *Vitis* asiatiques et américaines ont un taux de recombinaison avec *V. vinifera* quasi-normal : la présence de régions homéologues n'entraîne pas systématiquement une anomalie du taux de recombinaison

Chapitre IV :

Étude de la résistance aux maladies fongiques dans la population '50025

IV. Étude de la résistance aux maladies fongiques dans la population '50025'

1. Introduction

En Europe, la viticulture utilise environ un tiers du total des matières actives fongicides consacrées à l'agriculture, ce qui présente plusieurs problèmes au niveau environnemental, biologique, sanitaire et économique (Merdinoglu et al., 2018). L'oïdium et le mildiou sont les maladies cryptogamiques qui touchent le plus sévèrement les vignobles européens à cause de la sensibilité élevée des cépages traditionnels cultivés, qui, par conséquent, exigent de nombreuses interventions phytosanitaires.

Les impacts nocifs des traitements phytosanitaires appliqués contre ces maladies cryptogamiques ont poussé les chercheurs à chercher des méthodes de lutte alternative plus écologiques. Dans ce cadre, la création de nouvelles variétés de vigne intégrant des facteurs génétiques visant à conférer une résistance efficace et durable est devenue un objectif pour la viticulture moderne. Une résistance efficace et durable est principalement atteinte par le pyramidage de plusieurs facteurs de résistance. L'objectif du présent travail est premièrement, de valider la ségrégation des différents loci de résistance au mildiou et à l'oïdium dans la population '50025' et leurs génotypes dans les descendants par rapport à un génotypage par des marqueurs microsatellites, et, deuxièmement, de profiter des différentes combinaisons de loci de résistances pour évaluer leurs effets combinés. Un objectif plus avancé est d'étudier l'effet du fond génétique sur l'expression du niveau de résistance conféré par différentes combinaisons de QTL et d'identifier de nouveaux facteurs pouvant expliquer cet effet.

2. Résistance au mildiou dans la population '50025'

Une évaluation phénotypique des individus de la population '50025' vis-à-vis leur résistance à *Plasmopora viticola* a été réalisée en 2017 pour 96 individus et en 2018 pour 177 individus. La réalisation du phénotypage a été faite sur des disques foliaires. L'expérimentation est détaillée dans le chapitre « matériels et méthodes ». Les disques foliaires ont été évalués pour le niveau de résistance général des plantes (OIV452), la sporulation, la présence de nécrose, la taille et la fréquence de nécroses. « Area Under the Disease Progress Curve » (AUDPC) a été calculée à partir des notations de la résistance au mildiou selon l'échelle OIV452 entre le 4^{ème} et le 6^{ème} jour après inoculation des feuilles par l'agent pathogène.

Les BLUP (Best Linear Unbiased Predictors) ont été extraits d'une analyse de variance intégrant les effets aléatoires du génotype et des différentes feuilles. Les héritabilités ont été calculées avec la formule suivante :

$$H = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_E^2/27 + \sigma_L^2/3 + \sigma_G^2}$$

où σ_G est la variance génotypique, σ_L la variance liée aux différentes feuilles et σ_E la variance résiduelle. En général les héritabilités des variables avec la souche Lednice étaient plus faibles qu'avec la souche Colmar. La nécrose a présenté l'héritabilité la plus faible parmi les caractères étudiés, avec une héritabilité de 0.39 et 0.56 pour les années 2017 et 2018 respectivement avec la souche Colmar et 0.17 avec la souche Lednice (Tableau IV.1). Les héritabilités calculées des AUDPC des OIV452 étaient les plus fortes, avec 0.9 pour les quatre jeux de données.

Tableau IV.1: Héritabilités des différentes variables de résistance au mildiou dans la population '50025'.

Variable	Année	Souche	Héritabilité
OIV452	2017	Colmar	0.90
	2018	Colmar	0.88
	2017	Lednice	0.78
Sporulation	2017	Colmar	0.81
	2018	Colmar	0.82
	2017	Lednice	0.65
Densité de sporulation	2017	Colmar	0.84
	2018	Colmar	0.86
	2017	Lednice	0.82
Nécrose	2017	Colmar	0.39
	2018	Colmar	0.56
	2017	Lednice	0.17
AUDPC_OIV452	2017	Colmar	0.91
	2018	Colmar	0.91
	2 Années	Colmar	0.90
	2017	Lednice	0.80

2.1. Analyses d'Interval mapping

Une analyse QTL requiert une évaluation de la variabilité phénotypique observée dans la population qui a servi à construire les cartes génétiques, afin de mettre en relation les données génotypiques et phénotypiques. L'analyse par l'Interval mapping (IM) des QTL a été réalisée en utilisant les BLUP issus de l'analyse de variance. Le choix des BLUP est basé sur le fait qu'ils ont une précision plus importante que les moyennes car ils permettent d'estimer la valeur phénotypique en tenant compte des données manquantes et des effets aléatoires qui peuvent intervenir. La recherche de QTL a été faite sur les cartes parentales et la carte consensus de la population avec le logiciel R/qtl (Broman et al., 2003). Le LOD score constitue une mesure de la vraisemblance de la présence d'un QTL. Pour fixer un seuil de significativité des QTL, des tests de permutation ont été réalisés où les valeurs phénotypiques sont permutées mille fois au hasard. Les seuils ont été établis en prenant en compte le seuil de significativité de 5%.

L'analyse QTL a été faite sur trois jeux de données différents : données de l'année 2017, avec l'inoculum « Colmar » et l'inoculum « Lednice », données de 2018 seulement pour la souche « Colmar ». Des modèles additifs ont été construits avec les QTL détectés pour chaque variable sur la carte consensus.

Nous avons choisi de travailler avec l’AUDPC puisqu’elle a l’héritabilité la plus élevée et c’est une variable intégrative qui permet de décrire l’évolution des symptômes avec le temps (Tableau IV.2). Les résultats de la recherche de QTL a permis de valider la ségrégation de *Rpv1*, *Rpv3* et *Rpv10* dans la population ‘50025’. Après détermination des intervalles de confiance des QTL détectés, la présence des marqueurs microsatellites liés aux QTL connus chez les parents dans ces intervalles de confiance a été vérifiée. VMC4f3.1 et VMC8g9 sur LG12 sont liés à *Rpv1*, VVlu37 et VMC6d12 sur LG 9 sont liés à *Rpv10* et SC80096022 et VMC7f2 sur LG18 sont liés à *Rpv3*.

Pour les données AUDPC de 2017 avec la souche « Colmar », 5 QTL ont été détectés, *Rpv1*, *Rpv10*, *Rpv3*, 7@37 et 11@17 (Figure IV.1). Le modèle complet explique environ 68.5% de la variance observée. Les deux QTL 7@41 et 11@17 n’étaient pas connus dans la population ‘50025’. Ces deux QTL sont positionnés dans des régions chromosomiques homologues *V.vinifera-V.vinifera* (Chapitre III). Un QTL de résistance au mildiou sur LG 11, *Rpv18*, a été déjà publié (Divilov et al., 2018) dans la variété Horizon (*V. vinifera* x *Vitis* américaines). La position physique de 11@17 correspond à celle de *Rpv18* ce qui indique que 11@17 pouvant correspondre à *Rpv18*. Plusieurs QTL de résistance ont été identifiés sur LG7 (Bellin et al., 2009; Divilov et al., 2018; Moreira et al., 2010), l’intervalle de confiance du 7@41 chevauche avec celui de *Rpv7* détecté sur Bianca (Bellin et al., 2009) mais ils ont des origines différentes puisque 7@41 est détecté sur une région de *V.vinifera*. *Rpv21* et 7@41 n’ont pas les mêmes positions sur le génome de référence mais leurs origines pourraient être semblables. Les données de phénotypage avec la souche « Lednice » ont été obtenues sur les mêmes génotypes qu’avec la souche « Colmar » mais seuls les deux QTL *Rpv1* et *Rpv10* ont été détectés sur la carte consensus avec la variable AUDPC (Figure IV.1). Le contournement de *Rpv3.1* par la souche « Lednice » est bien confirmé dans ce cas.

Tableau IV.2: Caractéristiques des QTL de résistance au mildiou détectés sur la carte consensus de la population ‘50025’

Variable	Pos (cM)	LG	Lod max	Lod à p=0.05	% Var	IC P=0.95	
						cM	Mbp
AUDPC_2017_C	37	7	5.48	4.55	5.92	17.6-38.1	4.5-16.6
	2.4	9	18.88	4.55	20.39	2-6.6	3.6-5.3
	17.3	11	8.66	4.55	9.35	13.6-20	11.3-16.8
	24.1	12	10.1	4.55	10.91	22.9-29.11	16.3-23.3
	73.1	18	20.33	4.55	21.97	68.7-74.5	23.4-29.6
AUDPC_2017_L	2.8	9	22.4	4.5	42.9	2.2-3.8	3.6-4.4
	23	12	13.41	4.5	20.3	22.8-28.7	16.4-20.1
AUDPC_2018_C	43.2	7	19.95	4.36	7.87	41.3-45.79	16.4-18
	1.4	9	48.36	4.36	30.89	1.4-2.2	3.3-3.6
	25.5	12	31.63	4.36	10.1	23.4-29.11	17.7-22.9
	75.1	18	34.28	4.36	14.26	71.7-75.1	26.9-29.5
		LG9*LG12	6.07	4.36			
		LG9*LG18	9.28	4.36			
		LG9*LG7	6.91	4.36			
	LG12*LG18	13.55	4.36				
AUDPC_2Y_C	41.3	7	7.011	4.35	5.028	35.3-45.7	10.4-18.2
	2.4	9	31.79	4.35	25.12	2.2-4	3.6-4.4

25.9	12	20.51	4.35	11.52	24.4-28.7	18.8-21.7
71.5	18	27.54	4.35	15.12	70.7-73.5	25-28.8
LG18*LG12						
LG18*LG9						

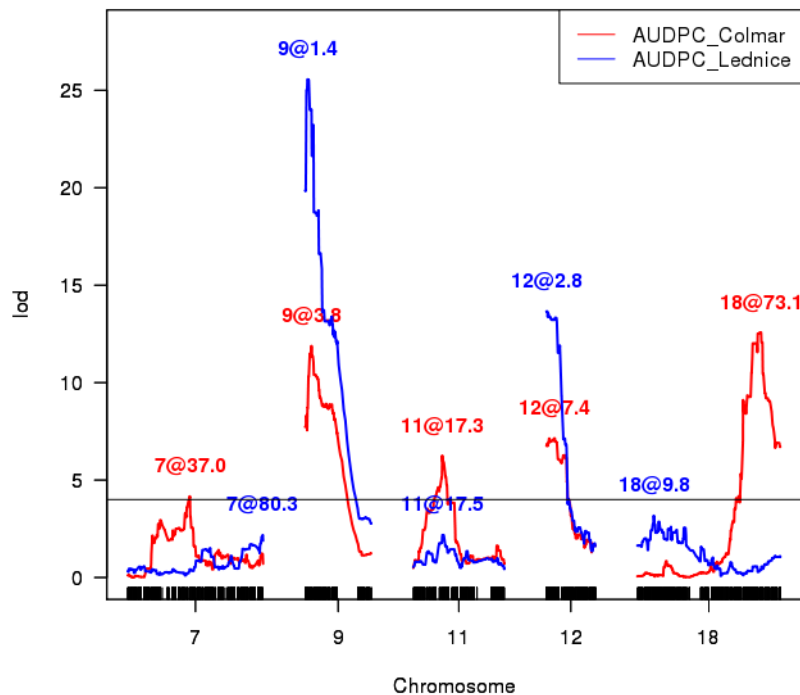


Figure IV.1: Courbes de Lod scores pour 7@37, Rpv10, 11@17, Rpv1 et Rpv3 sur la carte consensus de la population '50025' pour la variable AUDPC de l'OIV452 en 2017 pour deux souches de *Plasmopara viticola*.

Les observations en 2018 avec la souche « Colmar » ont permis de détecter 4 QTL de résistance au mildiou (Figure IV.2). Le modèle additif construit avec l'AUDPC inclut *Rpv1*, *Rpv10*, *Rpv3* et 7@41. Les effets alléliques du QTL 7@41 (figure IV.2.b) montrent que le génotype AC provenant des deux parents a un effet positif sur le niveau de résistance. Les effets alléliques de *Rpv3* montrent un effet majeur de l'allèle B de IJ119 indiquant que c'est le locus *Rpv3.1*. Un effet faible et non-significatif de l'allèle D de Divona montre la présence de *Rpv3.3* mais son effet est indétectable en présence de trois QTL majeurs. De plus, des interactions entre les différents QTL ont été détectés : d'une part *Rpv10* interagit avec *Rpv1*, *Rpv3* et 7@41, d'autre part *Rpv1* interagit avec *Rpv3*. Le modèle complet explique environ 64% de la variance phénotypique observée.

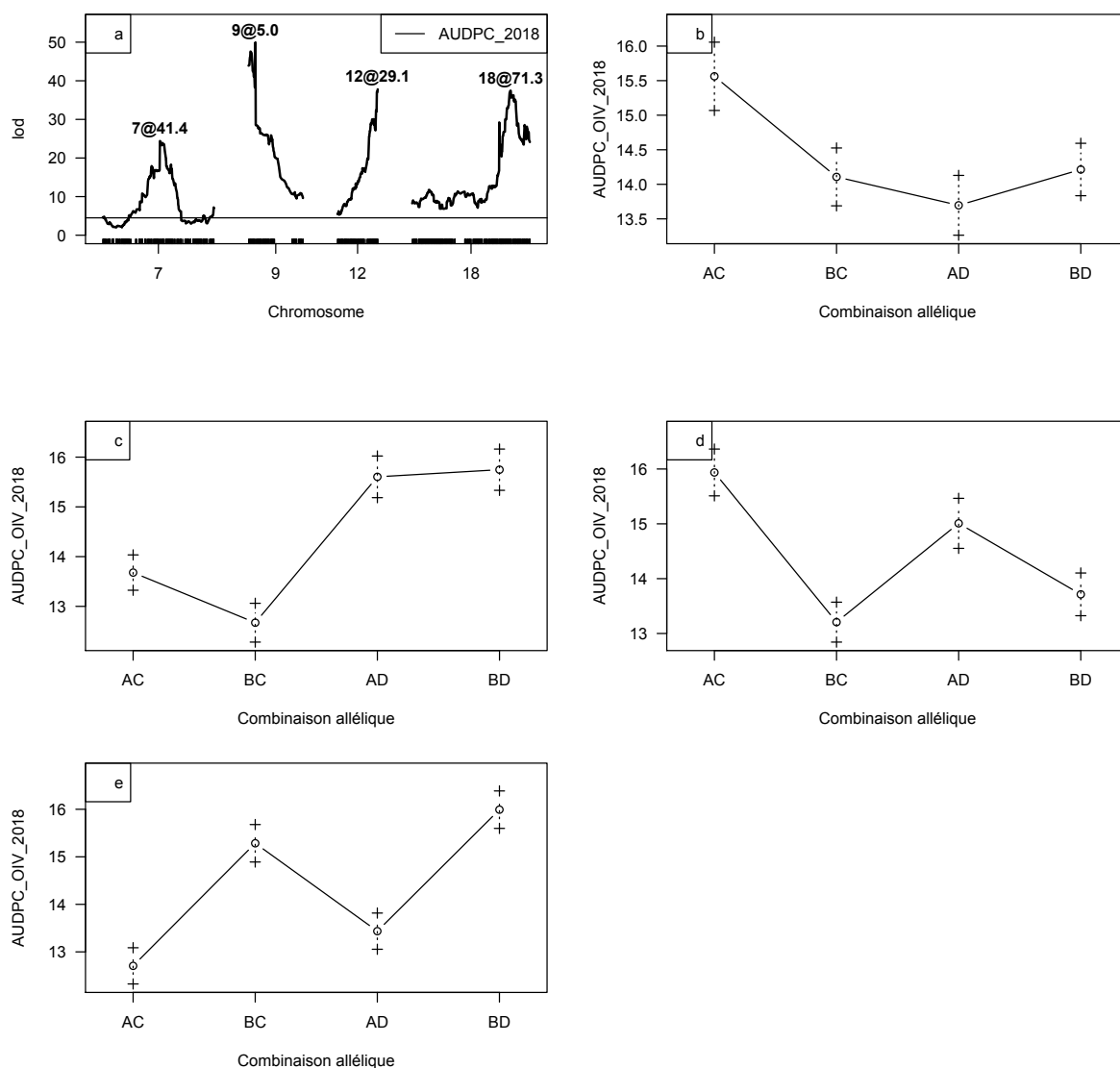


Figure IV.2: Lod scores (a) et effets alléliques de LG7@37 (b), Rpv10 (c), Rpv1 (d) et Rpv3 (e) sur l'AUDPC de l'OIV en 2018 sur la carte consensus de la population '50025'.

Finalement, pour réaliser la recherche de QTL sur l'AUDPC de l'OIV452 des deux années avec la souche « Colmar ». Les BLUP ont été extraits de l'analyse de variance sur les 96 individus en commun entre 2017 et 2018, en tenant compte de l'effet année. Quatre QTL ont été détectés avec l'AUDPC des deux années ; *Rpv1*, *Rpv3.1*, *Rpv10* et 7@41. Le modèle additif des QTL détectés (Tableau IV.2) explique 57% de la variation phénotypique observée. Les effets alléliques des quatre QTL sont présentés dans la Figure IV.3. Les allèles paternels de *Rpv10* et les allèles maternels de *Rpv1* et *Rpv3.1* augmentent le niveau de résistance. L'effet de 7@41 n'est pas aussi fort que son effet avec les données 2018.

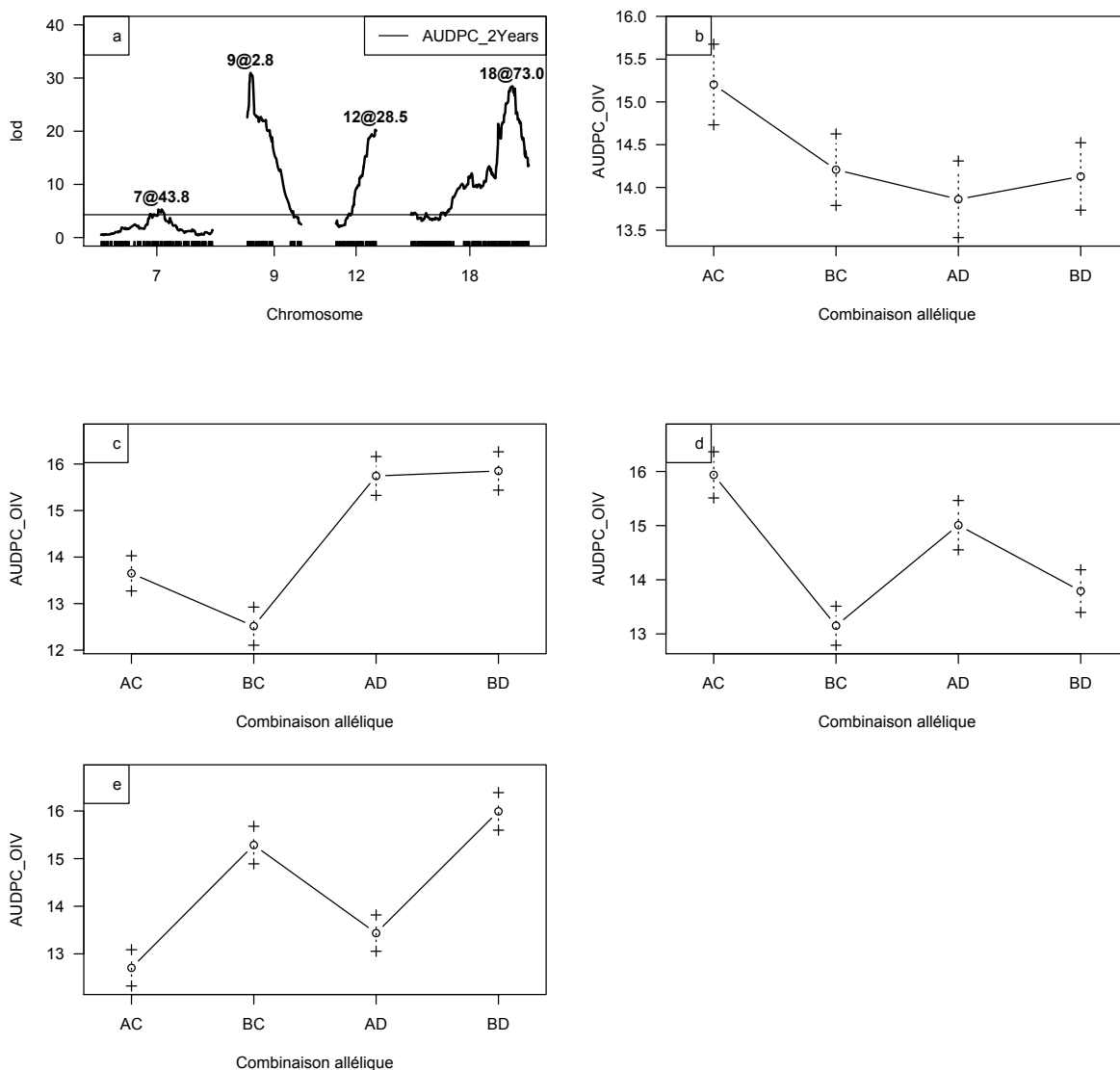


Figure IV.3: Lod scores (a) et effets alléliques de 7@41 (b), Rpv10 (c), Rpv1 (d) et Rpv3 (e) sur les BLUP des deux années de l'AUDPC de l'OIV sur la carte consensus de la population '50025'

2.2. Analyses de variance

Afin de valider les QTL détectés par l'IM, une analyse de variance sur l'AUDPC de l'OIV452 de la population '50025', sur les jeux de données 2017 et 2018 séparément, a été réalisée en suivant le modèle linéaire mixte suivant : « Variable » ~ (1 | Génotype) + (1|Feuille) + « Marqueur ». L'effet de tous les marqueurs a été testé sur l'AUDPC de l'OIV452 en tenant compte des effets aléatoires des différentes feuilles et différents génotypes. Ensuite, un modèle intermédiaire a été construit à partir des marqueurs les plus significatifs par chromosome. La fonction `step` du `lmerTest` package de R, a permis de sélectionner les meilleurs marqueurs du modèle. Finalement, les interactions entre les différents marqueurs retenus ont été testées deux à deux, et les interactions significatives (p -value < 0.05) ont été intégrées dans le modèle final.

Le modèle final appliqué sur les données 2017 a intégré les trois grands QTL de résistance *Rpv1*, *Rpv10* et *Rpv3* à côté d'un QTL mineur 11@17 (Tableau IV.3) : AUDPC_OIV452 ~ chr9_3692167 + chr12_19621421 + chr18_23606691 + chr11_12138139 + (1|Feuille) + (1|Genotype)
+ chr9_3692167*chr12_19621421
+ chr9_3692167*chr18_23606691

Conformément aux analyses IM, les allèles maternels de *Rpv1* et *Rpv3.1* et l'allèle paternel de *Rpv10* augmentent le niveau de résistance au mildiou. Alors que pour 11@17, le génotype AD a un effet positif sur le niveau de résistance. Le QTL 7@37 détecté par l'IM sur les données 2017 n'a pas un effet significatif suivant la méthode ANOVA.

Tableau IV.3: Estimations des effets alléliques des QTL de résistance au mildiou détectés avec l'AUDPC en 2017 pour la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allèle	Estimation	Erreur Std.	Pr(> t)
AC	12.49	0.62	2.00E-16***
Rpv10_D	2.84	0.90	0.002224**
Rpv1_BC	-2.59	0.66	0.000191***
Rpv1_AD	0.27	0.75	0.719572
Rpv1_BD	-2.52	0.59	4.98E-05***
Rpv1_BC	4.35	0.57	6.30E-11***
Rpv3_AD	0.69	0.54	0.200887
Rpv3_BD	4.27	0.62	1.20E-09***
11@17_AD	1.02	0.33	0.002978**
Rpv10_D* Rpv1_BC	2.19	0.95	0.023383*
Rpv10_D* Rpv1_AD	-0.05	1.02	0.957415
Rpv10_D* Rpv1_BD	1.62	0.95	0.091839.
Rpv10_D* Rpv3_BC	-2.08	0.97	0.036151*
Rpv10_D* Rpv3_AD	0.17	0.85	0.839925
Rpv10_D* Rpv3_BD	-3.62	0.92	0.000183***

Le modèle final appliqué sur les données de 2018 valide aussi les résultats de l'IM : AUDPC_OIV452 ~ chr7_16381817 + chr9_3692167 + chr12_19621421 + chr18_23606691 + (1|Feuille) + (1|Genotype)
+ chr7_16381817*chr9_3692167
+ chr9_3692167*chr12_19621421
+ chr9_3692167*chr18_23606691

Les estimations des effets alléliques des quatre QTL détectés et leurs interactions sont présentés dans le tableau IV.4. Les effets des quatre QTL *Rpv1*, *Rpv10*, *Rpv3.1* et 7@41 sont bien confirmés. En plus, les interactions de *Rpv1*, *Rpv3.1* et 7@37 avec *Rpv10* sont significatives.

Tableau IV.4: Estimations des effets alléliques des QTL de résistance au mildiou détectés avec l'AUDPC en 2018 pour la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allèle	Estimation	Erreur Std.	Pr(> t)
AC	11.09	0.54	2.00E-16***
7@41_D	1.11	0.37	0.003089**
Rpv10_D	2.50	0.85	0.003812**
Rpv1_BC	-2.79	0.57	2.19E-06***
Rpv1_AD	0.27	0.59	0.640501
Rpv1_BD	-3.32	0.53	4.49E-09***
Rpv3_BC	4.14	0.51	1.29E-13***
Rpv3_AD	1.45	0.52	0.006547**
Rpv3_BD	4.86	0.55	2.05E-15***
Rpv10_D*7@37_D	1.59	0.59	0.007378**
Rpv10_D* Rpv1_BC	2.40	0.88	0.007262**
Rpv10_D* Rpv1_AD	0.92	0.89	0.306646
Rpv10_D* Rpv1_BD	3.67	0.84	2.03E-05***
Rpv10_D* Rpv3_BC	-3.04	0.82	0.000288***
Rpv10_D* Rpv3_AD	-0.97	0.77	0.207289
Rpv10_D* Rpv3_BD	-3.56	0.84	3.52E-05***

Les effets des deux allèles maternels de *Rpv1* et l'allèle paternel de *Rpv10*, sur le niveau de la résistance, étaient bien significatifs sur les deux années 2017 et 2018 (Tableau IV.4). Pour le QTL du chromosome 18, *Rpv3.1*, l'effet des allèles provenant de la mère était le plus stable sur les deux années par rapport aux autres QTL. Les interactions de *Rpv1* et *Rpv3.1* avec *Rpv10* sont significatives, avec un effet négatif sur le niveau de la résistance. Cette observation peut avoir une explication biologique : l'effet des deux QTL, *Rpv1* et *Rpv3.1*, peut en effet être masqué par l'effet de *Rpv10*. En d'autres termes, *Rpv1* et *Rpv3.1* n'apportent pas de la résistance supplémentaire aux plantes en présence de *Rpv10* puisque ce dernier est connu d'avoir l'effet le plus fort. Ces résultats correspondent aux attentes : on retrouve bien un effet significatif de trois QTL majeurs de la résistance au mildiou et des effets mineurs de 7@41 en 2018 et 11@17 en 2017.

Après validation des résultats de l'IM par l'analyse de variance, nous avons fait une analyse de variance pour les 96 géotypes en commun entre 2017 et 2018 en tenant compte de l'effet année. Le modèle linéaire mixte retenu est alors le suivant :

AUDPC_OIV452 ~ chr7_13999062 + chr9_3692167 + chr12_19621421 + chr18_23606691
+ (1|Feuille) + (1|Genotype) + (1|Année)
+ chr9_3692167* chr7_13999062
+ chr9_3692167 *chr12_19621421
+ chr9_3692167 *chr18_23606691

Les effets alléliques de *Rpv1*, *Rpv3.1*, *Rpv10* correspondent aux attentes (Tableau IV.5). De plus, les interactions entre les trois QTL à effets forts sont interprétables par le fait que l'un peut masquer l'effet de l'autre, et que par conséquent leurs effets ne sont pas additifs.

Par contre 7@41 n'était pas attendu et constitue un exemple de l'effet du fond génétique sur l'expression des gènes de résistances. Pour ce QTL on observe des effets faibles de combinaisons alléliques précises. La combinaison allélique BC, avec l'allèle B provenant de IJ119 et l'allèle C provenant de Divona, montre un effet significatif. Cet effet négatif est compensé en présence de *Rpv10* puisqu'on a une interaction positive entre *Rpv10* et 7@41. L'interaction entre *Rpv10* et 7@41 n'est pas limitée à la combinaison allélique BC, on observe en effet aussi une interaction avec la combinaison allélique BD.

Tableau IV.5: Estimations des effets alléliques des QTL de résistance au mildiou détectés avec la moyenne de l'AUDPC sur les deux années pour la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allèle	Estimation	Erreur Std.	Pr(> t)
AC	10.47	0.87	5.22e-10 ***
7@41_BC	-2.25	0.74	0.003511 **
7@41_AD	-0.72	0.60	0.235163
7@41_BD	-0.10	0.75	0.894637
Rpv10_D	3.66	1.12	0.001638 **
Rpv1_BD	3.00	0.66	2.23e-05 ***
Rpv1_AD	-0.36	0.54	0.504428
Rpv1_BD	2.35	0.67	0.000716 ***
Rpv3_BC	4.19	0.65	1.19e-08 ***
Rpv3_AD	1.08	0.62	0.084992.
Rpv3_BD	5.41	0.68	1.40e-11 ***
Rpv10_D*LG7_BC	3.34	1.13	0.004291 **
Rpv10_D*LG7_AD	1.33	1.04	0.205502
Rpv10_D*LG7_BD	2.20	1.05	0.039879 *
Rpv10_D* Rpv1_BC	-1.69	1.04	0.108353
Rpv10_D* Rpv1_AD	0.67	0.97	0.496494
Rpv10_D* Rpv1_BD	-1.30	1.06	0.222164
Rpv10_D* Rpv3_BC	-2.58	1.15	0.027535 *
Rpv10_D* Rpv3_AD	-0.40	0.93	0.668727
Rpv10_D* Rpv3_BD	-4.54	1.01	2.45e-05 ***

Tableau IV.6: Récapitulatif des QTL de résistance au mildiou détectés par les deux méthodes sur trois jeux de données (souche Colmar) sur la carte consensus de la population '50025'.

Années	Méthode	LG7	LG9	LG11	LG12	LG18
2017	IM	X	X	X	X	X
	ANOVA		X	X	X	X
2018	IM	X	X		X	X
	ANOVA	X	X		X	X
2 années	IM	X	X		X	X
	ANOVA	X	X		X	X

En conclusion, la ségrégation et les effets des trois QTL majeurs dans la population étudiée sont bien validées. *Rpv1* et *Rpv3.1* avaient des effets plus stables que *Rpv10* ; nous avons remarqué que malgré le nombre de génotype étudié et l'année de phénotypage, les effets de *Rpv1* et *Rpv3* n'ont pas changé. Les interactions de *Rpv10* avec d'autres régions chromosomiques ont pu modifier le niveau de résistance conféré par ce QTL. Afin de vérifier cette hypothèse, et mieux comprendre le comportement de *Rpv10*, des expériences de phénotypage supplémentaires ont été réalisées.

2.3. Interactions *Rpv10* et LG7

Douze génotypes de la population '50025', ayant *Rpv10* comme QTL de résistance au mildiou et treize génotypes de la même population, n'ayant pas *Rpv10*, ont été choisis dans différents fonds génétiques. Deux expérimentations ont été conduites en 2021. Pour chaque génotype étudié, 24 disques foliaires, issues de 4 feuilles prélevées, ont été inoculés avec la souche Colmar. Des observations sur les disques inoculés ont été faites à 4, 5 et 6 dpi. Les disques foliaires ont été évalués pour le niveau de résistance général des plantes, la sporulation, la présence de nécrose, la taille et la fréquence de nécroses. L'AUDPC a été calculée à partir des notations de la résistance au mildiou selon l'échelle OIV452 entre le 4 et 6 dpi. En calculant les AUDPC des OIV452 de chaque disque on a bien observé l'effet positif de *Rpv10* sur le niveau de résistance. Pour les génotypes *sans Rpv10*, l'AUDPC a varié entre 2 et 7 avec une moyenne de 3 (Figure IV.4). Pour les génotypes portant *Rpv10*, l'AUDPC a varié entre 3 et 18 avec une moyenne de 10.7 et un écart type de 4.6. La variabilité des niveaux de résistance chez les génotypes ayant *Rpv10* confirme notre constat du départ que le niveau de résistance conféré par *Rpv10* dépend du fond génétique. Le niveau de résistance conférée par *Rpv10* peut donc être influencé par d'autres facteurs inconnus.

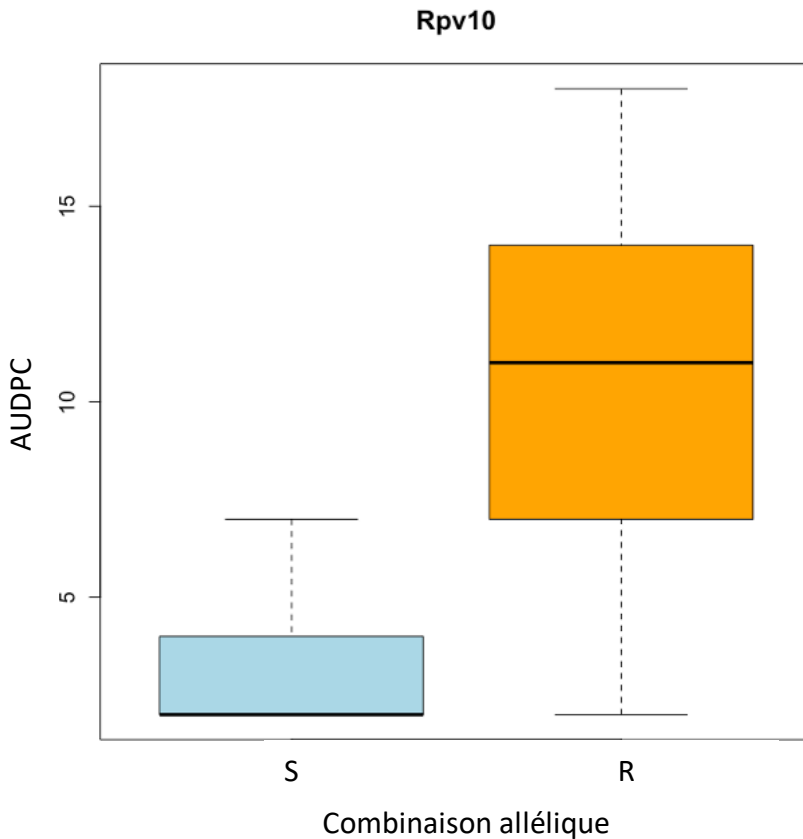


Figure IV.4: AUDPC selon l'absence ou la présence de *Rpv10* chez les individus phénotypés, $n(S)=312$ observations, $n(R)=288$ observations.

Dans le but de mieux expliquer ces variances observées sur l'AUDPC des génotypes résistants, nous avons réalisé une analyse de variance sur l'AUDPC de l'OIV452 suivant le modèle linéaire mixte suivant : « AUDPC_OIV452 » ~ (1 | Génotype) + (1 | Feuille) + (1 | Inoculum) + (1 | Disque) + « Marqueur ». Nous avons testé l'effet de tous les marqueurs sur l'AUDPC de l'OIV452 en tenant compte des différents effets aléatoires. Ensuite, nous avons construit un modèle intermédiaire à partir des marqueurs les plus significatives par chromosome. Nous avons utilisé la fonction `step` du package `lmerTest` de R, qui permet de garder les meilleurs marqueurs du modèle. Finalement, nous avons testé les interactions entre les différents marqueurs retenus et les plus significatives ont été intégrées dans le modèle final. Ce modèle final est :

$$\text{AUDPC_OIV452} \sim (1 | \text{Génotype}) + (1 | \text{Feuille}) + (1 | \text{Inoculum}) + (1 | \text{Disque}) + \text{chr1_17757658} + \text{chr7_6789195} + \text{chr9_3692167} + \text{chr11_1857285} + \text{chr7_6789195} * \text{chr1_17757658} * \text{chr9_3692167}.$$

En plus de *Rpv10*, trois autres loci, sur LG 1, 7, et 11 ont eu des effets mineurs mais significatifs sur le niveau de résistance au mildiou (Tableau IV.7). Surtout, les interactions entre *Rpv10*, le QTL_LG1 et le QTL_LG7 ont eu un effet négatif aussi fort que celui de *Rpv10*. Si un génotype porte *Rpv10* mais en combinaison avec l'allèle BC du QTL_LG7 et l'allèle AD du QTL_LG1, l'effet positif de *Rpv10* est annulé.

D'après notre étude de la résistance au mildiou dans la population '50025', les résultats indiquent que dans cette population les effets de *Rpv1* et *Rpv3* sont directs et indépendants des autres facteurs génétiques puisque leurs effets étaient stables sur les deux années et

aucune interaction n'a été mise en évidence avec d'autres loci. L'effet positif de *Rpv10* est moins stable dans ces jeux de données. La variabilité des niveaux de résistance chez les génotypes ayant *Rpv10* pose plusieurs questions. Un effet de différentes souches de mildiou peut être un facteur qui explique la variabilité du niveau de résistance chez un génotype donné d'une année à l'autre, sachant que *Rpv10* est contourné par quelques souches de mildiou. Un autre facteur qui peut exercer une influence aussi sur l'efficacité de *Rpv10* est l'état physiologique des feuilles. Finalement, selon les résultats des derniers essais, un effet génétique dû à des interactions entre *Rpv10* et d'autres loci affecte le niveau de résistance des génotypes ayant *Rpv10*. Les évaluations de la résistance au mildiou des 25 génotypes en 2021 n'ont pas permis à ce stade d'apporter d'explications biologiques pour comprendre la relation entre *Rpv10* et le QTL de LG7 mais ont permis de confirmer que les effets de *Rpv10* pouvaient être dépendants du fond génétique des génotypes.

Tableau IV.7: Estimations des effets alléliques des QTL détectés chez les individus phénotypés de la population '50025'

Allèle	Estimation	Erreur Std.	Pr(> t)
AC	7.03	1.8224	0.006579 **
QTL_LG1_AD	1.0141	0.6884	0.153696
QTL_LG7_BC	-0.1166	0.8479	0.891742
QTL_LG7_AD	-1.5394	0.7242	0.043558 *
QTL_LG7_BD	-1.697	0.6946	0.022171 *
Rpv10_D	6.9508	0.6897	3.82e-10 ***
QTL_LG11_D	-1.5144	0.5204	0.007912 **
QTL_LG1_AD*QTL_LG7_BC*QTL_LG9_D	-5.0363	1.2365	0.000445 ***

2.4. Conclusion sur la résistance au mildiou

Les analyses de cartographie d'intervalle et les analyses de variance des données de résistances au mildiou dans la population '50025' ont permis de valider les QTL déjà connus chez les parents de la population et de découvrir de nouveaux facteurs de résistance. Trois QTL majeurs, *Rpv1*, *Rpv3.1* et *Rpv10*, conférant de la résistance au mildiou ont été validés en termes de ségrégation et de cohérence des positions sur le génome avec les marqueurs microsatellites. De plus, un QTL sur le LG7, provenant de *V. vinifera*, a été détecté. Les interactions de *Rpv10* avec d'autres régions chromosomiques détectés par l'IM et l'analyse de variance nous a permis de constater que l'effet de *Rpv10* sur le niveau de résistance au mildiou peut dépendre d'autres facteurs surtout des différents fonds génétiques.

3. Résistance à l'oïdium dans la population '50025'

Une évaluation phénotypique des individus de la population '50025' vis-à-vis leur résistance à l'oïdium a été réalisée en conditions contrôlées en 2021 sur 250 génotypes, les parents de la population et des témoins. L'inoculation par l'*Erysiphe necator* (souche C20) été réalisée sur des disques foliaires de 1.8 cm de diamètre disposés sur des plaques carrées de 25 disques. L'inoculation a été faite par soufflage de spores. Trois inoculations indépendantes

ont été réalisées sur tous les individus étudiés. Pour chaque inoculation, une feuille par génotype a été prélevée puis trois disques ont été prélevés de chaque feuille. Chaque disque a été observé sur 4 champs. Les notations ont été réalisées à 4, 7 et 11 dpi à la loupe (x40) pour chaque inoculation. Les quatre variables observées sont : MYC (développement du mycélium), SPO (développement de la sporulation), NEC (présence, absence de nécrose) et CON (nombre de conidies /conidiophore).

Les variables MYC et SPO ont été évaluées selon une échelle OIV455-1 (1 = fort développement, 9 = absence de développement). La nécrose a été encodée 1 (présence) et 0 (absence). La variable CON a été évaluée par observation du nombre maximal de conidies observées/conidiophore/champ. L'AUDPC a été calculée à partir des notations de la MYC entre 4 et 11 dpi.

Les BLUP sont extraits d'une analyse de variance d'un modèle mixte intégrant les effets des différentes inoculations, différentes dates d'observation (dpi), différentes plantes et l'interaction entre génotypes et inoculation : (Variable ~ (1|Génotypes) + dpi + Inoculum + Plante + (1|Génotype*Inoculum)). Les héritabilités ont été calculées avec la formule suivante :

$$H = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_E^2/9 + \sigma_G^2 + \sigma_I^2/3}$$

où σ_G est la variance génétique, σ_E la variance résiduelle due aux 3 dates d'observations, 3 inoculations et 3 plantes. Le σ_I est la variance due à l'interaction génotype avec inoculation. En général, les héritabilités étaient élevées pour toutes les variables (Tableau IV.8). Le développement du mycélium à 7 et 11 dpi avait une héritabilité (0.91) plus élevée qu'à 4 dpi (0.84). De même pour la sporulation, l'héritabilité a augmenté après 11 jours après inoculation.

Tableau IV.8: Héritabilités des différentes variables de résistances à l'oidium dans la population '50025'.

Variable	Var. génétique	Var. résiduelle	Var. interaction	Héritabilité
MYC	5.04	1.09	1.09	0.91
SPO	1.97	0.45	1.98	0.84
NEC	1.97	0.45	1.98	0.90
CON	0.70	0.15	0.78	0.84
MYC à 4dpi	2.38	0.97	0.36	0.84
MYC à 7dpi	5.71	1.37	0.38	0.91
MYC à 11dpi	8.00	2.11	0.34	0.91
SPO à 7dpi	2.71	0.93	0.25	0.87
SPO à 11dpi	6.47	2.20	0.37	0.88

3.1. Analyse d'Interval Mapping

L'analyse par cartographie d'intervalle des QTL a été réalisée en utilisant les BLUP issus de l'analyse de variance. La recherche de QTL a été faite sur la carte consensus de la population avec le logiciel R/qtl (Broman et al., 2003). Les seuils ont été établis en prenant en compte le

seuil de significativité de 5%. L'analyse de QTL de la population entière a permis de valider le QTL *Run1*, sur LG12 dans la population '50025'. Un modèle additif, pour toutes les variables, a été construit. Le tableau IV.9 présente les résultats du modèle le plus complet pour chaque variable. Le modèle additif de la variable MYC à 11 dpi comprenait 7 QTL, 4@63, 7@37, *Run1*, 14@27, 17@17, 18@78 et 19@46 et explique 97.9% de la variance phénotypique observée. *Run1* sur LG12 a l'effet le plus important expliquant ainsi 73% de la variance phénotypique. Les autres QTL ont des effets mineurs. Le 18@78 lié au marqueur microsatellite VMC7f2 peut correspondre à *Run2* (Riaz et al., 2011) d'origine *V. rotundifolia*. Mais d'après les analyses de chromosome painting (Chapitre III), la région chromosomique comprenant VMC7f2 correspond à des *Vitis* américaines mais pas à *V. rotundifolia*. Une interaction significative a été détectée entre 18@78 et 14@27. Plusieurs QTL de résistance à l'oïdium ont été déjà publiés sur LG 14 comme *Ren2* (Dalbo et al., 2001) et *Ren5* (Blanc et al., 2012) et sur LG19 comme *Ren7* (Pap et al., 2016a). Le 16@31 a été détecté uniquement avec la variable NEC. Le modèle additif avec la variance phénotypique expliquée la plus haute (98.95%) était celui de la variable CON. Sept QTL ont été intégrés dans ce modèle et des interactions entre 5 d'entre eux étaient significatives. Le 8@35 a été détecté uniquement dans ce modèle. Le QTL du LG7, 7@37 détecté avec les variables MYC et SPO n'avait pas les mêmes position et intervalles de confiance que le QTL 7@54 détecté avec la variable CON et NEC. De même pour les QTL sur le chromosome 17, les positions sont différentes selon les variables. Les intervalles de confiance de 17@17 et 17@37 chevauchent mais la position et l'intervalle de confiance final ne sont pas vraiment précis.

Tableau IV.9: Caractéristiques des QTL de résistance à l'oïdium détectés sur la carte consensus de la population '50025'

Variable	LG	Lod à $p=0.05$	Lod max	Pos (cM)	% Var	IC à $P=0.95$	
						cM	Mb
MYC_11dpi	4	4.4	6.86	63.57	0.9	63.3-68.1	22.8-24.55
	7	4.4	12.1	37.15	0.4	28.7-71.5	7.79-25.75
	12	4.4	2241.6	22.11	73.65	21.8-22.2	15.47-15.68
	14	4.4	6.88	27.11	2.26	25.9-30.5	11.56-20.17
	17	4.4	4.78	17	0.63	6.2-27.3	2.66-7.74
	18	4.4	9.28	78.55	1.22	74.5-83.3	29.59-34.32
	19	4.4	7.79	46.18	0.26	39.1-46.2	19.67-23.55
	LG14*LG18	4.4	7.1	-	0.7	-	-
SPO_7dpi	7	4.6	4.77	30.7	1.04	27.5-48.6	7.64-19.83
	12	4.6	115.5	27.5	86.6	22.8-29.1	16.38-22.96
NEC	7	4.4	7.16	60.25	1.82	56.4-65.6	21.1-23.6
	12	4.4	105.62	22.11	79.9	21.8-22.2	15.4-15.6
	16	4.4	4.57	31.46	1.14	18.6-21.8	26.8-32.4
	17	4.4	4.85	44.25	1.21	36.6-50.2	10.35-17.27
CON	7	4.4	57.59	54.62	1.04	54.6-58.8	21.12-22.35
	8	4.4	31.62	35.14	0.5	34.1-35.1	16.14-16.55
	12	4.4	220.99	22.11	86.85	21.8-22.2	15.47-15.68
	14	4.4	51.41	33.13	0.77	33.1-33.3	21.48-21.73
	17	4.4	42.4	6.22	0.76	6.2-6.4	2.66-2.71
	18	4.4	8.33	71.32	0.53	68.7-78.1	23.41-31.51

19	4.4	60.96	22.49	0.59	22.49	7.86-7.87
LG7*LG14	4.4	22.75	-	0.56	-	-
LG7*LG17	4.4	11.55	-	0.26	-	-
LG7*LG19	4.4	20.97	-	0.51	-	-
LG8*LG19	4.4	23.5	-	0.59	-	-
LG14*LG17	4.4	19.44	-	0.47	-	-
LG14*LG19	4.4	11.95	-	0.27	-	-

3.2. Analyses de variance

Une analyse de variance (`lmer`) permettant de vérifier les résultats déjà obtenus a été réalisée avec les données phénotypiques de résistance à l'oïdium. Le modèle linéaire mixte suivant : « Variable » ~ (1| Génotypes) + (1| Inoculation) + (1| Disque) + « Marqueur » a été appliqué pour tester l'effet de tous les marqueurs sur les variables en tenant compte des effets aléatoires. Nous avons ensuite construit un modèle intermédiaire à partir des marqueurs les plus significatifs par chromosome. Nous avons appliqué la fonction `step` du package `lmerTest` de R, qui permet de garder les meilleurs marqueurs du modèle. Finalement, nous avons testé les interactions entre les différents marqueurs retenus, deux à deux, et nous avons intégré les interactions significatives dans le cas échéant dans le modèle final.

Plusieurs modèles ont été construits avec les différentes variables mais le modèle linéaire le plus complet a été obtenu avec la variable MYC : MYC ~ chr6_4152938 + chr7_20557462 + chr12_17969149 + chr17_9762814 + (1| Génotypes) + (1| dpi). Les estimations des effets alléliques suivant ce modèle sont affichées dans le tableau 10. Les effets alléliques estimés confirment l'effet majeur de *Run1* et les effets mineurs des trois autres QTL sur LG 6, 7 et 17.

Tableau IV.10: Estimations des effets alléliques des QTL de résistance à l'oïdium pour la variable AUDPC_MYC dans la population '50025'

Allèle	Estimation	Erreur Std.	Pr(> t)
AC	8.41267	0.54584	5.45e-05 ***
QTL_LG6_D	-0.17501	0.08193	0.033743 *
7@54_D	0.32373	0.08204	0.000106 ***
Run1_BC	-4.45399	0.11452	< 2e-16 ***
Run1_AD	-0.01007	0.11578	0.930773
Run1_BD	-4.33576	0.11946	< 2e-16 ***
17@30_BC	0.30468	0.1308	0.020718 *
17@30_AD	-0.07749	0.12158	0.524527
17@30_BD	0.26007	0.12239	0.034672 *

3.3. Conclusion pour les QTL de résistance à l'oïdium en conditions contrôlées

Les analyses de cartographie d'intervalle et les analyses de variance des données de résistances à l'oïdium dans la population '50025' ont permis de valider la position et l'effet majeur de *Run1* et la détection de plusieurs autres QTL mineurs. Par contre, les résultats des

deux méthodes ne sont pas totalement cohérents, des QTL détectés par l'IM ne sont pas significatifs par l'ANOVA et vice-versa. Seuls les QTL détectés par les deux méthodes d'analyse sont pris en considération pour la suite. Deux nouveaux QTL conférant une résistance faible à l'oïdium ont été détectés dans la population '50025': le 7@54 provient de Divona, une région homologue *V.vinifera-V .riparia/rupestris* ; le 17@30 provient d'une région homologue *V. vinifera- V. vinifera* chez IJ119.

4. Évaluation de la résistance aux maladies au vignoble

Le dispositif expérimental de la population '50025' au vignoble est constitué de deux blocs identiques. En 2021, le deuxième bloc n'a pas été traité par des produits phytosanitaires et des notations de maladies ont été réalisées sur grappes et feuilles autour de la véraison. Des symptômes de mildiou et de black rot ont été observés en 2021 dans le bloc non traité au vignoble. En plus, sur les trois saisons 2019, 2020 et 2021, des notations du pourcentage de *Botrytis* sur les grappes ont été réalisées, au vignoble, sur le premier bloc traité avant la récolte. Toutes les observations sont réalisées sur les 217 parcelles unitaires. Les variables sont notamment l'intensité moyenne de black rot sur feuilles (ImBRF), le pourcentage de black rot sur grappes (PcBRG), l'intensité moyenne des symptômes de mildiou sur feuilles (ImMsF), le pourcentage de mildiou sur les grappes (PcMG), et finalement le pourcentage de *Botrytis* (PcBot).

4.1. Analyse d'Interval Mapping

La recherche de QTL a été faite sur la carte consensus de la population avec le logiciel R/qtl (Broman et al., 2003). Les seuils ont été établis en prenant en compte le seuil de significativité de 5%. Quatre modèles additifs pour les variables représentatives ont été construits (Tableau IV.11). Les observations des symptômes de mildiou sur les grappes (Figure IV.5a) et les feuilles (Figure IV.5b) ont permis de détecter les trois QTL de résistance, *Rpv1*, *Rpv10* et *Rpv3.1* qui ont été déjà détectés avec les données de phénotypage sur disques foliaires. Les interactions entre *Rpv10*, *Rpv1* et *Rpv3.1* ont été aussi significatives. Les deux modèles construits expliquent environ 71% et 84% respectivement de la variance phénotypique observée.

Tableau IV.11: Caractéristiques des QTL de résistance au mildiou et au blackrot détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

Variable	LG	Pos (cM)	Lod à p=0.05	Lod max	p- value	% Var	IC à P=0.95	
							cM	Mbp
ImMsF	9	2.0	4.33	59.3	0	22.12	1.6-2.2	3.62-3.65
	12	23.09	4.33	64.7	0	24.9	20-29.12	17.4-21.7
	18	75.14	4.33	33.9	0	7.63	74.9-75.1	29.5-29.8
	9*12	-	4.33	31.1	-	-	-	-
	9*18	-	4.33	6.9	-	-	-	-
	12*18	-	4.33	17.4	-	-	-	-
	PcMG	9	1.41	4.56	17.7	0	24.5	0.8-4.22
	12	29.12	4.56	10.8	0	13.78	23.09-29.12	17.4-21.7

	18	75.14	4.56	7.04	0.034	8.65	62.89-79.96	22.5-32.5
	9*12	-	-	-	-	-	-	-
	9*18	-	-	-	-	-	-	-
ImBRF	14	47.19	3.53	8.5	0	22	46.9-50.2	26.1-27
PcBRG	14	47.19	4.8	21.6	0	49	46.9-48.8	26.1-26.7
	18	80.6	4.8	11.55	0	8.1	69.9-84.4	54.35-34.6
PcBot	16	27.8	4.56	6.36	0	11.6	8-30	5.3-21.8
	18	15.8	4.56	4.64	0.015	7.2	4.8-20.8	0.8-6.7

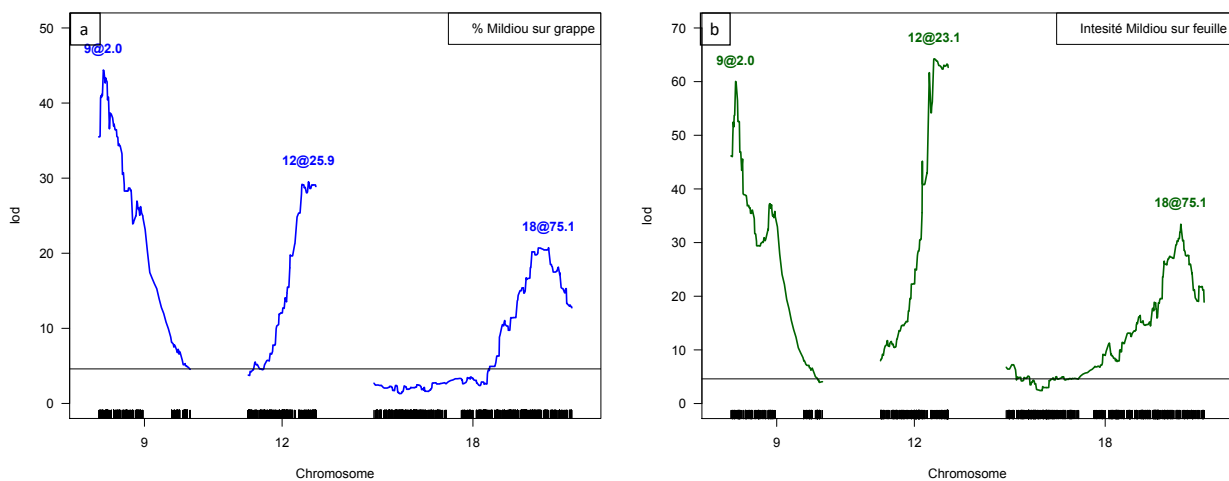


Figure IV.5: Lod scores de *Rpv10*, *Rpv1* et *Rpv3* pour le pourcentage de mildiou sur grappe (*PcMG*) (a) et l'intensité de mildiou sur feuille (*ImMsF*) (b) sur la carte consensus de la population '50025'.

Les notations de black rot au vignoble de 2021 sont les premières données collectées sur cette maladie pour la population '50025'. Les observations des symptômes de black rot sur les feuilles ont permis de détecter un QTL sur LG14 (Figure IV.6) expliquant 22% de la variance phénotypique observée. Ce QTL provenant du père Divona est dans la même région que *Rgb1*, le QTL de résistance à *Guignardia bidwellii* détecté sur Börner (Rex et al., 2014). Avec les données de pourcentage de Black rot sur les grappes nous avons détecté deux QTL de résistance sur LG 14 et 18 (Figure IV.7). 18@80 était détecté dans la même région de *Rpv3.1*, une région riche en gène de résistance (Chapitre III). C'est un QTL provenant des deux parents, le génotype AC montre moins de dégâts de black rot sur les grappes.

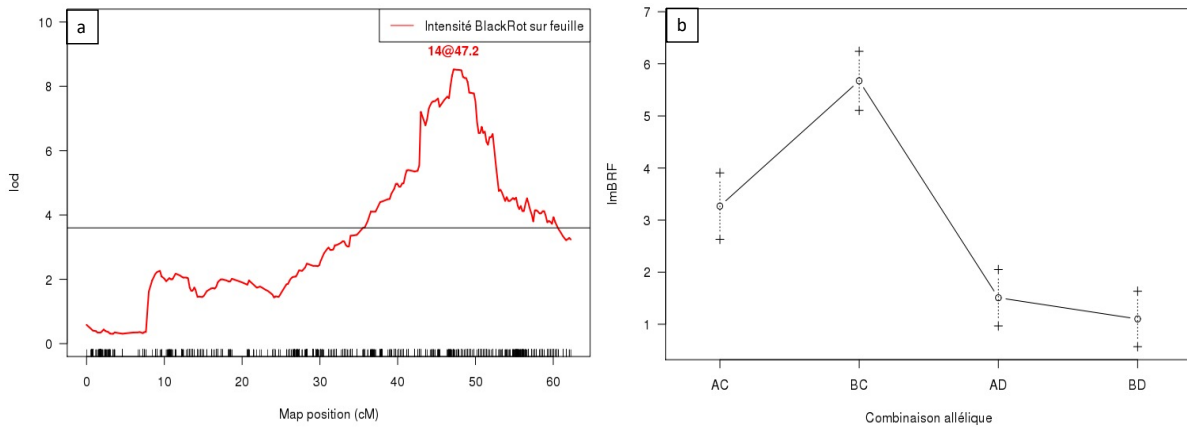


Figure IV.6: Lod scores (a) et les effets alléliques de *Rgb1* (b) pour l'intensité de black rot sur feuille (*ImBRF*) sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

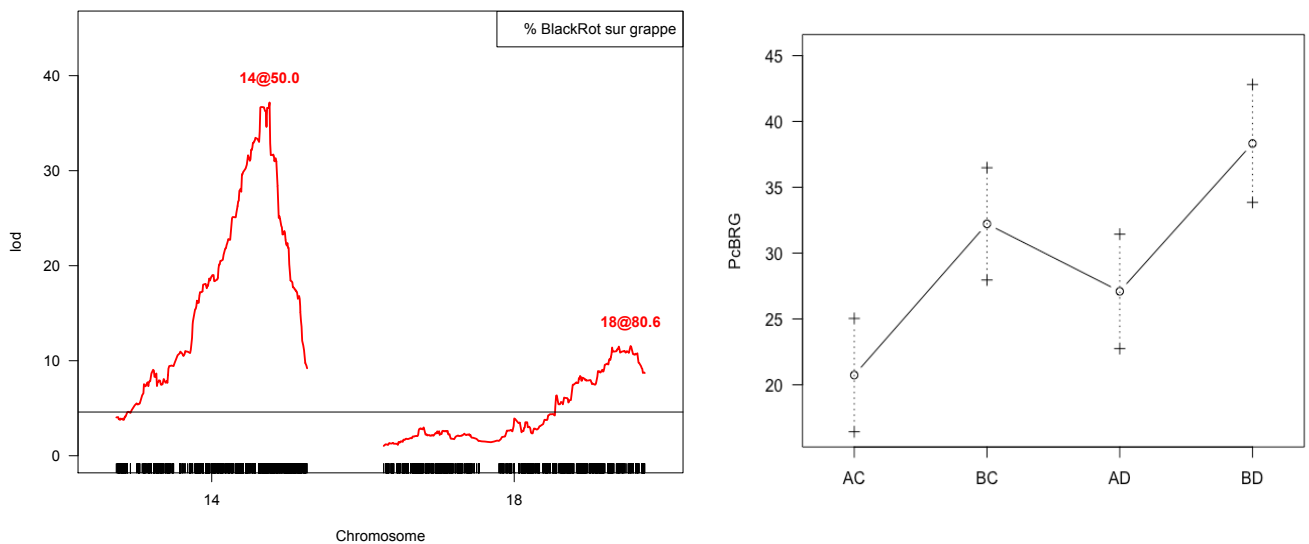


Figure IV.7: Lod scores de *Rgb1* et 18@80 (a) et les effets alléliques de 18@80 (b) pour le pourcentage de black rot sur grappe (*PcBRG*) sur la carte consensus de la population '50025'.

Les notations de *Botrytis* sur les grappes ont été réalisées sur trois saisons consécutives durant la période de maturation des baies. La recherche de QTL est réalisée avec les données de chaque année et la moyenne des trois années. Les résultats de chaque année et la moyenne des trois années sont cohérents pour cela nous montrons les résultats du modèle additif construit avec la moyenne des trois années dans le tableau IV.12. Deux QTL de résistance au *Botrytis* sont détectés sur LG16 et 18 (Figure IV.8) qui ensemble expliquent environ 20% de la variance phénotypique observée. Les effets alléliques des deux QTL présentés dans la figure IV.9 montrent que 16@27 provient du père Divona alors que 18@15 est dû aux variations alléliques des deux parents puisque les trois génotypes BC, AD et BD diminuent le pourcentage de *Botrytis* sur les grappes. Le 16@27 co-localise avec un QTL de la date de véraison (chapitre V – Phénologie). Les génotypes ayant l'allèle D, plus sensibles aux attaques de *Botrytis*, sont également les plus précoces. Comme les notations de *Botrytis* sont faites au même moment pour tous les génotypes, il peut y avoir un biais car les génotypes qui ont végré tôt auront *a priori* des teneurs en sucres plus élevées et par suite un risque d'infection en *Botrytis* plus fort.

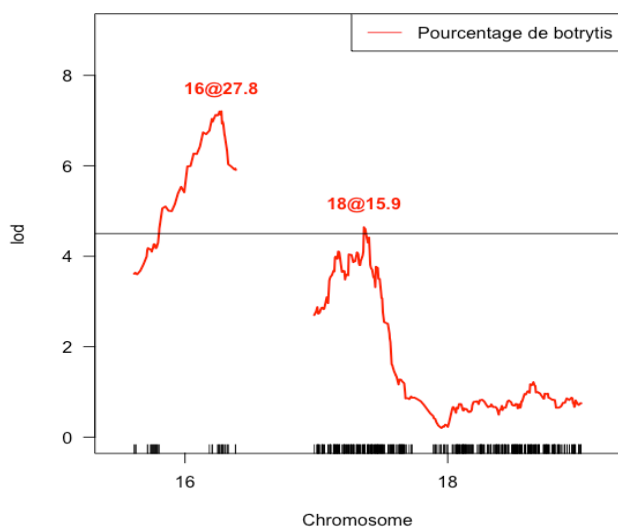


Figure IV.8: Lod scores des LG 16 et 18 pour le pourcentage de *Botrytis* sur grappes sur la carte consensus de la population '50025'.

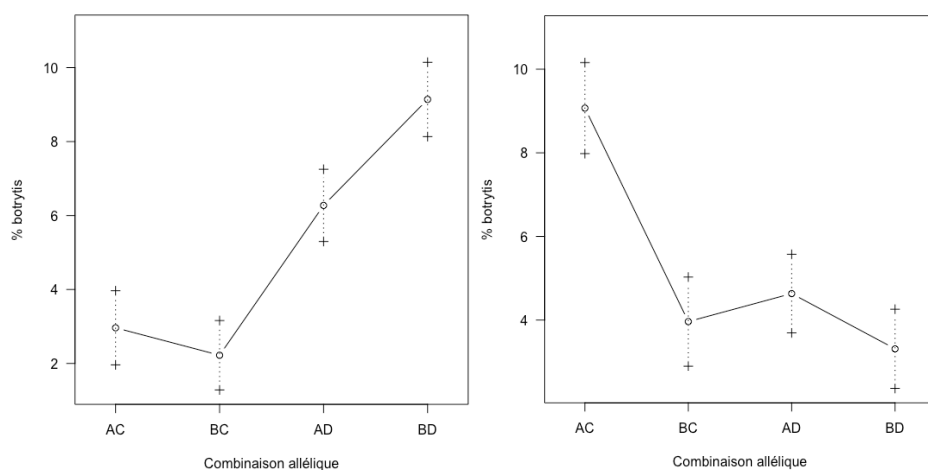


Figure IV.9: Effets alléliques de 16@27 et 18@15 sur le pourcentage de *Botrytis* sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

4.2. Conclusion

Pour la première fois, un phénotypage de résistance au mildiou sur disques foliaires dans des conditions contrôlées est validé par des notations au vignoble dans les conditions naturelles. Les observations des maladies sur la population '50025' au vignoble ont permis de détecter les trois QTL majeurs de résistance au mildiou et de mettre en évidence les interactions entre eux. Le 7@30 n'a pas été détecté avec les données collectées au vignoble. Les notations de black rot au vignoble ont permis de détecter le QTL de résistance *Rgb1* et 18@80 dans la population '50025'. Le nouveau QTL de résistance au blackrot sur LG18, provenant des deux parents, est originaire des *Vitis* américaines. Un nouveau QTL de résilience au *Botrytis* est détecté dans la population '50025' sur LG18.

5. Régions chromosomiques des facteurs de résistance

L'objectif principal de notre travail est d'identifier les différents cas de colocalisations de QTL de résistances aux maladies et les QTL d'intérêt agronomiques et œnologiques dans les hybrides interspécifiques de vigne. La détermination des intervalles de confiance des QTL de résistance aux maladies détectés dans la population constitue une étape préalable pour continuer notre étude. La figure IV.10 en présente une synthèse.

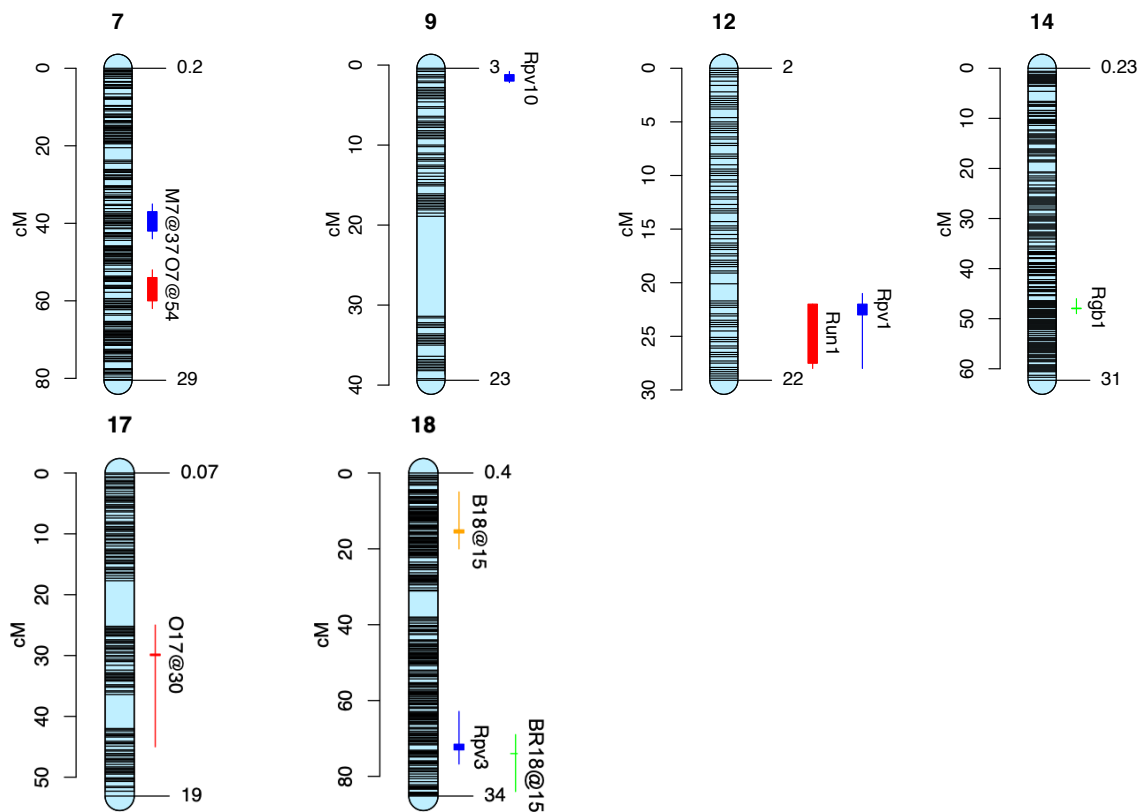


Figure IV.10: Intervalles de confiances des différents QTL de résistance aux maladies détectés sur la carte consensus de la population '50025'. O : oïdium, M : mildiou, BR : black rot, B : botrytis.

Highlights

- ◆ La ségrégation de *Rpv10*, *Rpv1/Run1*, *Rpv3* dans la population est validée
- ◆ Les QTL de résistance au mildiou sont validés dans les conditions naturelles au champ
- ◆ Deux nouveaux QTL de résistance à l'oïdium, un QTL de résistance au mildiou, un QTL de résistance au black rot et un QTL de tolérance au Botrytis sont identifiés
- ◆ L'effet des QTL de mildiou n'est pas additif : en présence de *Rpv10*, *Rpv1* et *Rpv3* n'augmentent pas le niveau de résistance
- ◆ La résistance conférée par *Rpv10* dépend du fond génétique du génotype
- ◆ La résistance conférée par *Rpv1* et *Rpv3* est plus stable que celle de *Rpv10*

Chapitre V : Étude de la phénologie de la population '50025'

V. Étude de la phénologie dans la population '50025'

1. Introduction

L'étude de la phénologie a largement augmenté après l'effet visible du changement climatique et l'augmentation des températures sur les stades phénologiques chez la vigne. La vigne est traditionnellement cultivée sur des régions géographiques avec des températures moyennes entre 12 et 22°C avec une croissance optimale sur des température moyenne journalière entre 20 et 35°C. Les conditions climatiques déterminent la durée de chaque période phénologique de la vigne et du cycle de développement ce qui par la suite a un grand effet sur le rendement et la qualité des baies (Jones & Davis, 2000). L'avancée des stades phénologiques est l'effet le plus visible du changement climatique dans les vignobles (Droulia & Charalampopoulos, 2021; Duchêne & Schneider, 2005; Gill et al., 2015; Menzel et al., 2020; Zohner & Renner, 2019). Des modèles statistiques de prévision des stades phénologiques ont été développés dans le but d'étudier la réponse des plantes au réchauffement climatique dans le futur (Cleland et al., 2007; Liu et al., 2019). Leolini et al. (2018) ont prévu un avancement de la date de débourrement du Cabernet sauvignon, Merlot, Glera et Chardonnay en France de 18 à 21 jours d'ici l'année 2095. La date de véraison du pinot noir en Bourgogne pourrait avancer de 3 à 5 semaines d'ici la fin du siècle (Cuccia et al., 2014). Des dates de véraison plus précoces provoquent la maturation des raisins durant les périodes les plus chaude de l'été, ce qui pourra avoir des répercussions significatives sur la composition des raisins.

L'hybridation de nouvelles variétés de vigne mieux adaptés au climat du futur est la meilleure stratégie jusqu'à maintenant pour compenser les effets du changement climatique sur la vigne et le vin. L'objectif principal pour faire face au défi de l'augmentation des températures est de créer des variétés avec des périodes de maturation qui ne coïncident pas avec les pics des températures d'été, donc des variétés tardives. Une grande variabilité phénologique, de trois à six semaines, existe entre les différentes espèces de vigne (Wolkovich et al., 2018). De nombreuses études ont étudié le déterminisme génétique des stades phénologiques afin de trouver des marqueurs moléculaires qui puissent être utilisés dans la Sélection Assistée par Marqueur (SAM). Les différents systèmes et protocoles des suivis phénologiques restent un facteur limitant de l'utilisation et l'intégration des données de différents études. (Delfino et al., 2019) ont fait une analyse meta-QTL sur des données phénologiques de 47 études pour chercher des gènes candidats contrôlant la date de véraison. Ils ont généré 17 meta-QTL de véraison et ils ont trouvé 272 gènes candidats possibles. Ces résultats révèlent le contrôle polygénique des stades phénologiques.

Dans le présent travail, nous avons identifié les déterminants génétiques de trois stades phénologiques en se basant sur des modèles obtenus par la méthode des sommes de température (Duchêne et al., 2010). Nous avons créé deux génotypes virtuels, le plus tardif possible et le plus précoce possible, qui combinent les différents effets alléliques favorables et nous avons évalué leur potentiel d'adaptation aux conditions climatiques sur plusieurs périodes selon le scénario du changement climatique IPCC RCP8.5. Les résultats de ce travail sont présentés dans le chapitre suivant sous la forme d'un article destiné à une revue à comité de lecture.

2. Allelic-based modeling to predict phenological stages of grapevine hybrids under future climatic conditions

Elsa Chedid*, Vincent Dumas, Didier Merdinoglu, Éric Duchêne

INRAE, University of Strasbourg, UMR1131 SVQV, Colmar, France

*Corresponding author elsa.chedid@inrae.fr, **Orcid-ID: 0000-0002-3061-6610**

Abstract

Key message The integration of genetic values in ecophysiological models for phenological stages allows us to predict the effect of loci in future conditions.

Abstract Modern grapevine (*Vitis vinifera* L.) breeding programs aim to create new varieties resistant to biotic and abiotic stresses, simultaneously. Developmental stages may affect many physiological processes in grapevine, especially berry composition. The shifts of phenological stages observed in the context of climate change challenge the selection of new varieties. In this paper, we evaluate the possible adaptation to future climatic conditions of genotypes from a progeny created in the frame of a breeding program whose main goal is to create varieties resistant to fungal diseases. We describe the genetic variability of three phenological periods (15 February to budbreak, budbreak to flowering, and flowering to véraison) using an ecophysiological model based on thermal requirements. Using high-density genetic information, we identified more than 18 quantitative trait loci (QTL) for three phenological periods. By combining relevant allelic effects, we created a virtual early and a virtual late genotype and we evaluated their possible adaptation to future climatic conditions, using the greenhouse gas IPCC emissions scenario RCP 8.5 and simulated meteorological data at a local scale. The early virtual genotype is not better adapted to future climate scenarios than *V. vinifera* cv. Chardonnay while the late virtual genotype is adapted to climate change up to year 2060. Our approach enables us to predict the interest of specific alleles for their impact on phenological stages under different climatic contexts.

Keywords

Grapevine, phenological stages, climate change, plant breeding, QTL, allele effect.

Introduction

The consequences of climate change on natural systems, especially agriculture, have reached a critical level (IPCC, 2014). Most agricultural areas are experiencing new temperature and precipitation regimes (Rosenzweig et al. 2014). The adaptation of agricultural crops to future climatic conditions is a challenging task, especially in perennial species, since the varieties created today will be cultivated for several decades and different climatic conditions (Gomes et al. 2021; Peace et al. 2014). Plant phenology is one of the oldest forms of environmental monitoring and is a widely used bio-indicator of climate change (Menzel et al. 2020). The importance of phenology in the anticipation of future climate is mainly explained by the link of phenological stages to increasing temperatures and the obvious shift in phenological onset dates in recent years (Menzel et al. 2020).

Grapevine (*Vitis vinifera* sp.) is one of the most culturally and economically valuable fruit crops worldwide and is particularly affected by the shift of phenological stages due to climate change. Three main phenological stages are used to describe the grapevine developmental cycle: budbreak, flowering, and onset of ripening (véraison). Early budbreak dates can expose young leaves to spring frost, and this risk will likely increase in the future (Sgubin et al. 2018). The shift of véraison dates toward mid-summer is very well documented and undeniable (Duchêne & Schneider, 2005). Maturation of berries takes place under warmer and warmer conditions which lowers the acidity at harvest (Duchêne et al. 2014; Sweetman et al. 2014), promotes sugar accumulation and high alcohol content in wines, and modifies the accumulation of secondary metabolites (Lecourieux et al. 2014; Lecourieux et al. 2017). Overall, climate change can result in the alteration of traditional wine styles and high risk for established typical varieties (Droulia & Charalampopoulos, 2021). Rodrigues et al. (2022) assessed the impact of climate change on the phenological stages and ripening dates of the Portuguese grapevine cv. Touriga Nacional using thermal models. They found that the advancement of phenological stages is more important for véraison, compared to budburst and flowering stages, resulting in a tremendous alteration of wine quality.

A straightforward adaptation strategy is to use, in the future, late varieties whose maturation would take place under moderate temperatures. Potential adaptations to future climate conditions have been studied by means of crop models that allow predicting the impact of changing temperatures on grape to help continued production of high-quality wines (Costa et al. 2015; Droulia & Charalampopoulos, 2021).

Using thermal requirements of virtual *Vitis vinifera* genotypes, we showed in previous studies that the latest varieties would not compensate for the increase in temperatures by the mid of the 21st century (Duchêne et al. 2010; Gomes et al. 2021).

To reduce the use of chemical treatments, modern grapevine breeding programs use interspecific hybrids from Asian or American *Vitis* species that provide genes for resistance to fungal diseases. The new resulting varieties are also expected to be adapted to future climatic conditions, phenology being one of the most important traits to consider.

Quantitative trait loci (QTL) responsible for genetic variations of budbreak, flowering, and véraison stages were already reported on almost all chromosomes of the grapevine genome (Costantini et al. 2008; Duchêne et al. 2012; Grzeskowiak et al. 2013; Fechter et al. 2014; Bayo-Canha, 2015; Zyprian et al. 2016; Doligez et al. 2018). However, traits, genetic values, and allelic effects are expressed in calendar days in most studies. While the plant's requirements in thermal energy are expected to be constant in all conditions and can be quantified, this is not the case in calendar day/duration system. Therefore, expressing phenological stages in calendar days limits the usage of detected QTL and thus, cannot be used to predict phenological stages in the future and evaluate the adaptability of new genotypes.

In this paper, we evaluate the possible adaptation to future climatic conditions of genotypes from a progeny created in the frame of a breeding program whose main goal was to create varieties resistant to fungal diseases. We used an ecophysiological model based on thermal requirements (Duchêne et al. 2010) to describe the genetic variability of three phenological periods (15 February to budbreak, budbreak to flowering, and flowering to véraison). By introducing high-density genetic information, we identified genotype-phenotype relationships. By combining relevant allelic effects, we created a virtual early and a virtual late genotype. Using the greenhouse gas IPCC emissions scenario RCP 8.5 and simulated meteorological data at a local scale, we evaluated their possible adaptability to future climatic conditions.

Materials & methods

Plant material

Progeny from a cross between two grapevine interspecific hybrids, IJ119 and Divona was cultivated in the INRAE vineyard in Colmar, France (48.1 ° N, 7.33 °E). This population has a complex genealogy and is representative of the breeding material in the current European breeding programs, that focus on creating new grapevine varieties resistant to fungal diseases.

The female parent IJ119 is the progeny of Regent variety and INRA_3082_1_42, an interspecific hybrid that has a *V. rotundifolia* ancestor. IJ119 carries two known resistance loci for downy mildew, *Rpv1*, *Rpv3.1*, and two for powdery mildew, *Run1*, and *Ren3*. Divona is a white grapevine variety from Agroscope (Switzerland) bred from a cross between Gamaret and Bronner varieties. It carries three known mildew resistance loci, *Rpv10*, *Rpv3.3*, and *Ren3*. A set of 209 genotypes from 249 available were planted according to a complete randomized 2-block design including both parents. Each genotype was represented by one elementary plot of three plants. A control variety, Chardonnay, was represented by six elementary plots of three plants.

Phenological stages data

Developmental stages were observed in the vineyard for three consecutive seasons. The budbreak, flowering and véraison dates were calculated as the dates when 50 % of the buds, flowers and berries respectively reached the required stage (Destrac-Irvine et al. 2019). We chose to use the model based on thermal time to study and predict phenological stages in this population. Heat sums (HS) were calculated in degree.days (dd) according to Duchêne et al. (2010) with daily maximum temperatures. Base temperatures are set on 2, 10 and 6°C for the periods of 15 February to budbreak (HS_B), budbreak to flowering (HS_BF) and flowering to véraison (HS_FV), respectively.

For each variable, a linear mixed model was fitted with lme4 package of R software (R 2022), using data from three years. The final models included random effects of the genotype and year. Best Linear Unbiased Predictions (BLUP), obtained from linear models, were used for genetic analysis.

Genotyping and genetic maps

Genomic DNA was extracted from young expanding leaves using the Qiagen DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen S.A., Courtaboeuf, France) as described by the supplier. Following quality control, DNA samples were analyzed with genotyping-by-sequencing (GBS). GBS banks were sequenced on an Illumina HiSeq4000 platform (paired-end, 2x 100 bp). The reads were aligned on the *V. vinifera* PN40024.v4 (Velt, 2022) reference genome using BWA. SNP calling was performed using the `gstacks` command of Stacks v2 pipeline (Catchen et al. 2013). The output file in Joinmap format was filtered to only keep the most informative and reliable markers. SNPs with more than 10 % missing data, with non-Mendelian segregation (χ^2 test, P

< 0.05) or not consistent with the genotype of the parents, were discarded. Consensus genetic map was constructed using Lep-Map3 (Rastas 2017). ParentCall2 module of Lep-MAP3 was used to call parental genotypes, SeparateChromosomes2 module was used to split the markers into 19 linkage groups and OrderMarkers2 module was used to order the markers within each linkage group using 30 iterations per group and finally computing genetic distances. The phased output data were converted into R/qtl (Broman et al. 2003) format (4way-cross) for R software.

Quantitative trait loci detection

Quantitative trait loci (QTL) detection was performed on the consensus map with the R/qtl package using the multiple imputation method (“draws” = 64) and the one-dimension scan command `scanone`. LOD (logarithm of odds, that evaluates the likelihood of the presence of a QTL) significances were ensured with permutation tests (1000 permutations). QTL models, combining additive allelic effects, were constructed step-by-step after the refinement of the QTL position (`refineqtl`), and the search for supplementary QTLs (`addqtl`). The LOD score and the percentage of variance explained by a QTL in a QTL model were assessed with analyses of variance using type III sums of squares (`fitqtl`). Confidence intervals were calculated as Bayesian credible intervals (`bayesesint`) with a probability of coverage of 0.95. Finally, all pairwise interactions possible in the multiple QTL model were added (if significant) with `addint` function.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed with R version 4.1.0 under RStudio 1.4 (RStudio 2020)

Heritability: We calculated the heritability using the six plots of Chardonnay planted across the vineyard. If σ_t^2 is the variability observed over all the genotypes from the progeny and σ_e^2 the variance among the 6 plots of Chardonnay, we calculated heritability as $H^2 = (\sigma_t^2 - \sigma_e^2) / \sigma_t^2$.

Analysis of variance: using the `lmer` function, which fits a linear mixed-effects model, we tested the effect of each marker separately on the variables, taking into consideration the random effects of the genotype and the season following this linear model `Variable ~ Marker + (1|Genotype) + (1|Year)`. ANOVA tests (`anova` function) were applied to each model to obtain the markers with significant p-value (< 0.05). Among the significant markers detected, the one with the most significant F-test in each chromosomal region was included in one

intermediate linear model (Variable ~ Marker 1 + Marker 2 ... Marker n + (1|Genotype) + (1|Year)). The `step` function in R (`lmerTest` package) performs backward elimination of non-significant effects of linear mixed effects model (`lmer` object) and provides one final model with the best significant effects only. The `step` function, applied to our intermediate linear model, provided one simplified model where we test all the possible interactions between different retained markers. Results are the estimated allele effects of each locus, their standard error, and the associated p-value.

Simulations of phenological stages

Phenological stages are tightly linked to air temperatures for many plant species, including grapevine. Process-based models using air temperatures can be used to forecast developmental stages during a growing season but also to simulate stages with any meteorological dataset, including simulated data.

For the present study, we used projected meteorological data available for Colmar (DRIAS cell 13270, <http://www.drias-climat.fr/>) for the RCP 8.5 IPCC scenario and the CNRM-Aladin model (Ouzeau et al. 2014). For each year from 2000 to 2100, budbreak, flowering, and véraison dates were calculated for IJ119 and Divona according to their heat requirements previously calculated with maximum daily temperatures. We also calculated the parameters requested by the model for two virtual genotypes, the earliest and the latest one, that we created by accumulating relevant allelic effects of different SNP.

Results

Genetic variability

Large genetic variability was observed for all three phenological stages in the population under study. The maximum range of budbreak dates between genotypes, 40 d (593 dd), was observed in 2021. The difference between flowering dates was lower (11 d; 172 dd) compared to the other stages. For véraison dates, the maximum range was observed in 2021 (36 d; 607 dd), while, in 2020, the range in heat sum was similar (610 dd) but lower in days (27 d) (Table 1).

Table 1 Genetic variability of phenological dates observed in the population in study

	Budbreak		Flowering		Véraison	
	Heat sum (dd)	days	Heat sum (dd)	days	Heat sum (dd)	days
2019	478	32	172	11	509	25
2020	540	34	146	10	610	27
2021	593	40	149	8	607	36

The three studied variables have a normal distribution (Fig. 1). The mean of the population's BLUP of HS_B, for three seasons, is 752 dd. Divona (716 dd) is earlier compared to IJ119 (815 dd) (Table 2). On the contrary, the budbreak-flowering period for Divona (579 dd) is longer than for IJ119 (561.7 dd). The mean of the population's BLUP of HS_BF is 573 dd. For HS_B and HS_BF, transgressive phenotypes were observed since the variability in the population exceed the variability in the parents. In contrast, there was no transgression for HS_FV: Divona is among the earliest genotypes and IJ119 is one of the latest. The population mean (1165 dd) is close to the control variety Chardonnay (1158 dd). The first observed genotype to start ripening has not necessarily the lowest HS at all three stages which is also true for the latest one. This suggests that heat requirement of each phenological period is independent of the other. We calculated heritability for HS_B, HS_BF, and HS_FV for three seasons (Table 2). The heritability of HS_BF is the most stable, but also the lowest, through the three seasons, among the three variables which suggests a lower genetic variability for this trait. The heritability of HS_FV is the highest, especially in 2021 (0.98). For both HS_B and HS_FV, heritabilities in 2020 and 2021 were higher than in 2019. This lower heritability in 2019 is probably due to the age of the vines planted in 2016.

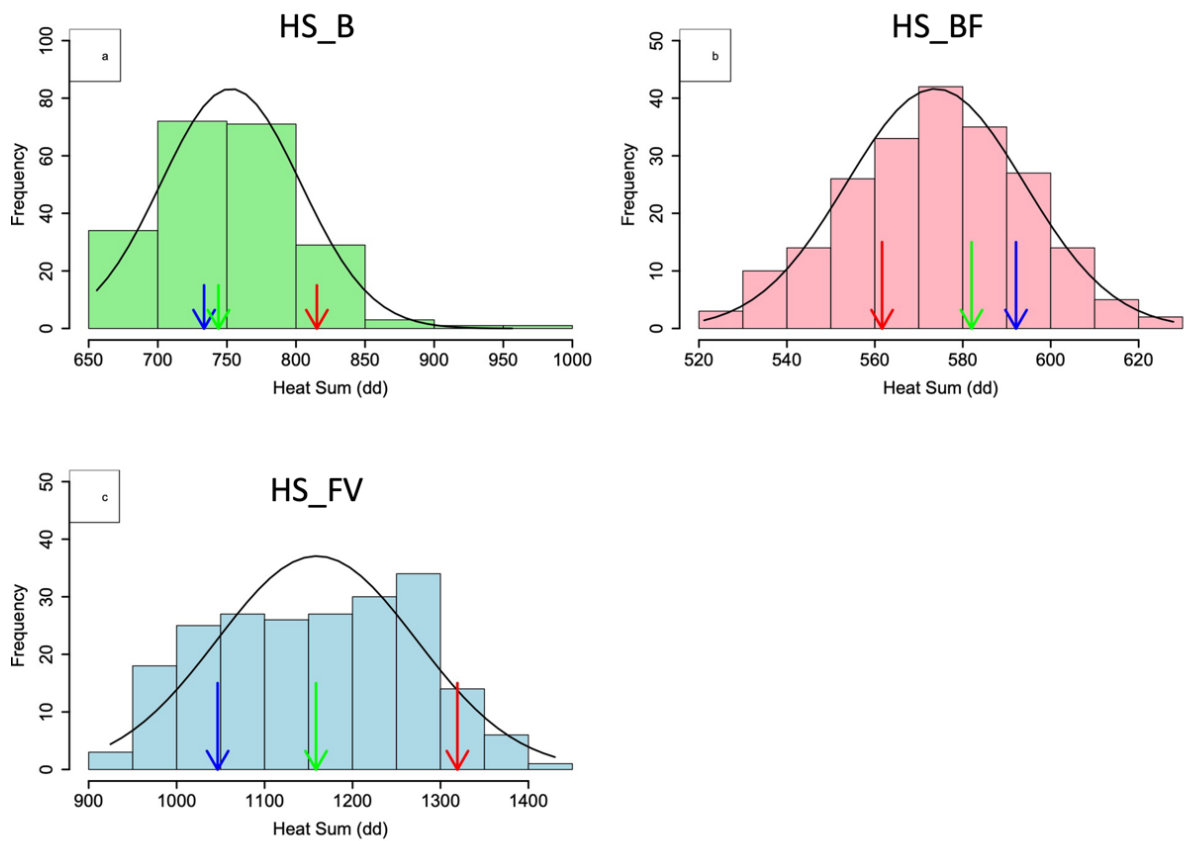


Fig. 1 Distribution of BLUP of heat sums (HS) for the period 15 February-buddbreak (a), buddbreak-flowering (b) and flowering-véraison (c) in the population under study. Blue arrow for Divona, red arrow for IJ119 and green arrow for Chardonnay

Table 2 BLUPs of heat sums in degree.days and heritabilities for three phenological periods for both parents, the control variety, the latest and earliest real genotypes in the progenies of Divona x IJ119

	Divona	IJ119	Chardonnay	Latest genotype	Earliest genotype	Heritabilities		
						2019	2020	2021
HS_B	716.2	815.1	743.9	804.4	728.7	0.50	0.77	0.79
HS_BF	579.3	561.7	582	559	554.6	0.55	0.58	0.57
HS_FV	992	1319.3	1158.5	1430.1	949.6	0.81	0.96	0.98

Genetic maps

Genetic information from 249 genotypes of the population was used for the construction of a consensus genetic map. The map has 19 Linkage Group (LG) and a high marker density of 0.1 cM on average between markers. The consensus map, with a total length of 1017.3 cM, contains 28 207 SNP. The correlation of genetic and physical distances of markers in the map was high according to Spearman correlation test ($r= 0.97$). For QTL detection and analysis of variance, the consensus map was reduced to 4773 SNP using the `pickMarkerSubset` function which identified the largest subset of markers for which no two adjacent markers are separated by less than 0.01cM.

QTLs of phenology

In total, 18 QTLs were detected for the BLUP of HS_B, HS_BF, and HS_FV (Fig. 2). Characteristics of QTLs are shown in supplementary data (Table S1). One region on LG14 is common for all three stages. On LG1, three QTLs were detected for all traits in different positions. The confidence intervals of QTLs of HS_BF and HS_FV overlap in a small region. Four QTLs are common between two traits on LG 5, 6, 7, and 8. Two QTLs on LG 9 and 17 are specific for HS_B and two others on LG15 and 16 are specific for HS_FV. The QTL model of HS_B explains 66.4% of the phenotypic variance (Table S1), the QTLs of LG 1, 5, and 6 have the highest weight. There is no region specific to HS_BF, for which the QTL model explains around 45% of the phenotypic variance in the studied population. For HS_FV one QTL on LG16 explains 32% out of 61% of the observed phenotypic variance and represents the strongest QTL of all those detected.

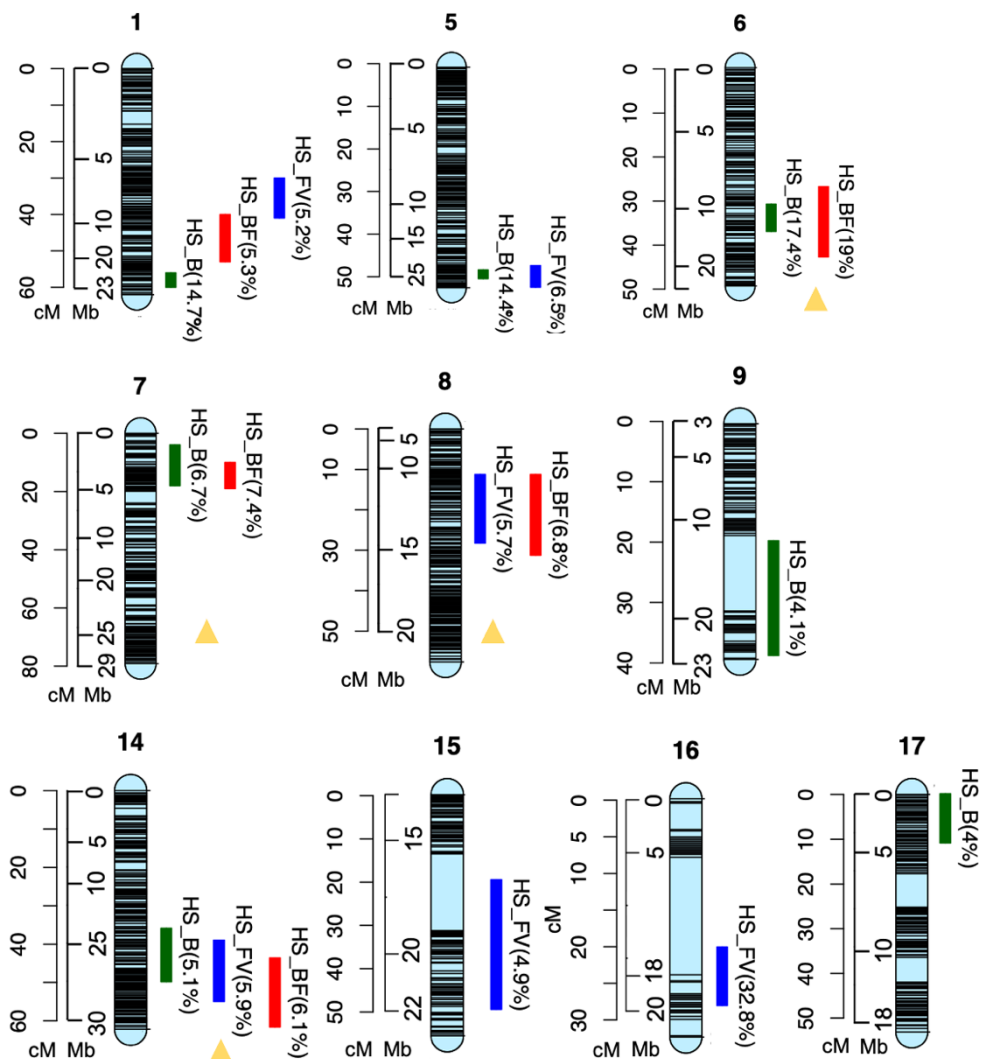


Fig. 2 QTLs detected with BLUPs of three years for the three phenological periods on the consensus map of the population in study (Divona x IJ119). Green for HS_B, red for HS_BF, blue for HS_FV. Yellow triangle indicates that QTLs have opposite effect on the traits

Genome-wide analysis of variance

Interval mapping (IM) analysis allowed us to identify genomic regions, defined by the confidence intervals of QTLs, that are implicated in a phenotypic trait. The genome-wide analysis of variance approach integrates data from three vintages and search for SNPs with a significant effect on the phenotypic trait taking into account the interannual variability. To verify the stability of the loci between the seasons, linear models were fitted for each variable for 4 data sets: data per year and data of three years together. The loci with significant effects in only one year were not included in the final model. Interactions between different loci were tested and significant ones (p -value < 0.05) were included in the final model. For HS_B the linear model included the allelic effects of 14 SNPs located on 12 LGs: HS_B ~ chr1_21298139

+ chr4_1796473 + chr5_20825884 + chr6_12396791 + chr6_3328555 + chr8_9908001 + chr7_2349688 + chr9_4785675 + chr11_967887 + chr13_2203848 + chr14_26337287 + chr15_18029377 + chr17_18833726 + chr17_3661333 + (1 | Year) + (1 | Genotype). SNPs, with significant effects but within the confidence interval limits of a QTL detected by IM were considered redundant. The SNPs on LG1, 5, 6 (position 12396791), 7, and 14 are in the confidence intervals of QTLs of HS_B. In addition to the QTLs detected with IM, SNPs on LG 4, 6 (position 3328555), 8, 11, 13, 15 and 17 have significant effects on budbreak date. Knowing that AB are the maternal alleles and CD are the paternal ones, the estimated allelic effect of each locus is compared to the reference level (807 dd), associated with the genotype AC, C, or A, according to the locus (Table 3). The allele D of QTL on LG5 has the highest effect on HS_B. The effect of LG6 on HS_B is fragmented into two SNPs chr6_12396791 and chr6_3328555. The allelic combination BD of chr6_12396791 increased the HS_B by 33 dd and the allelic combination BD of chr6_3328555 increased HS_B by 26 dd. Three allelic combinations of chr14_26337287 have a negative effect on HS_B. SNPs on LG4, 11, and 13, with significant effects, were not detected with IM. The SNP on LG13 is the only locus with no significant effect in models constructed with annual data.

Table 3 Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_B for the population under study. IJ119 (AB) x Divona (CD). Allelic effects are expressed in comparison to the reference level equal to 807 dd (AC or A or C)

LG	Position (Mb)	Allele	Allelic effect (dd)	p-value ⁽¹⁾
1	21298139	AD	-29	0.000821***
4	1796473	AD	-16	0.039612*
5	20825884	D	54	7.74 x10 ⁻⁸ ***
6	12396791	BC	27	0.006882**
6	12396791	BD	33	0.000885***
6	3328555	BD	26	0.006222**
8	9908001	B	-17	0.00361**
7	2349688	D	-46	0.000108***

9	4785675	D	-29	8.96 x10 ⁻⁷ ***
11	967887	B	-14	0.014213*
13	2203848	BC	30	0.000617***
13	2203848	BD	20	0.018304*
14	26337287	BC	-24	0.007822**
14	26337287	AD	-30	0.00045***
14	26337287	BD	-35	2.86 x10 ⁻⁵ ***
15	18029377	BC	-31	0.01631*
15	18029377	AD	-25	0.049087*
15	18029377	BD	-41	0.000213***
17	18833726	BC	-21	0.014694*
17	3661333	D	-18	0.002391**
7*15		D*BC	46	0.005757**

(1) * p<0.05, ** p<0.01, ***, p<0.001

The final linear model for HS_BF is $HS_BF \sim chr1_6457681 + chr2_8529757 + chr6_11776909 + chr7_304081 + chr8_9908001 + chr14_27332580 + chr15_20288682 + (1 | Genotype) + (1 | Year)$. A SNP on LG2, which has a small effect, is detected in addition to the QTLs detected with IM. The QTL of LG6 has the highest weight in this model (26 dd) (Table 4).

Table 4 Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_BF for the population in study. IJ119 (AB) x Divona (CD). Allelic effects are expressed in comparison to the reference level equal to 574 dd (AC or A or C)

LG	Position (Mb)	Allele	Allelic effect (dd)	p-value
1	6457681	BD	18	6.53 x10 ⁻⁶ ***

2	8529757	B	-6	0.031777 *
6	11776909	BC	-26	5.43x10 ⁻¹⁰ ***
6	11776909	AD	-10	0.015206 *
6	11776909	BD	-32	5.51x10 ⁻¹⁵ ***
7	304081	AD	9	0.026290 *
7	304081	BD	13	0.000425 ***
8	9908001	B	7	0.005272 **
14	27332580	BC	13	0.000841 ***
15	20288682	B	8	0.002436 **

⁽¹⁾ * p<0.05, ** p<0.01, ***, p<0.001

The final linear model for HS_FV is $HS_FV \sim chr1_10231654 + chr5_20888535 + chr7_3382119 + chr8_9908001 + chr14_24228666 + chr15_18029377 + chr16_21787603 + chr17_9235618 + chr18_34692890 + (1 \text{ Genotype}) + (1 | \text{Year})$ (Table 5). The SNPs on LG 7, 17, and 18 were detected in addition to the QTLs detected with IM. The locus on LG7 was significant according to ANOVA test but it wasn't significant according to the t-test. QTL on LG16 has the highest weight in this model (138 dd).

Table 5 Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_FV for the population in study. IJ119 (AB) x Divona (CD). Allelic effects are expressed in comparison to the reference level equal to 1321 dd (AC or A or C)

LG	Position (Mb)	Allele	Allelic effect (dd)	p-value
1	10231654	AD	-35	0.044067 *
1	10231654	BD	38	0.042252 *
5	20888535	BC	64	9.82 x10 ⁻⁶ ***
5	20888535	AD	61	7.06 x10 ⁻⁵ ***

5	20888535	BD	82	3.29×10^{-6} ***
8	9908001	B	-24	0.034853 *
14	24228666	AD	-42	0.011941 *
15	18029377	BC	-50	0.002455 **
15	18029377	BD	-47	0.001828 **
16	21787603	D	-138	$< 2 \times 10^{-16}$ ***
18	34692890	B	-35	0.002135 **
17	9235618	BC	-65	0.000470 ***
17	9235618	AD	-48	0.005736 **
17	9235618	BD	-54	0.002478 **

(1) * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ***, $p < 0.001$

Model genotypes

To explore the potential extent of the variation of phenology response in this population, we used all the QTLs previously detected with analysis of variance to create two virtual model genotypes that can potentially be adapted to future climate. On LG1 the QTLs detected for HS_B, HS_BF, and HS_FV were considered different since their physical positions do not overlap. The QTLs on LG14 for three traits have overlapping confidence intervals so they are considered as one QTL with pleiotropic effect. On LG 5, 6, 7, and 8 we have two QTLs in the same regions and yellow triangles in Fig.2 indicate their opposite effect on the different phenological periods. Taking into consideration the pleiotropic effect of QTLs, we created the latest virtual/model genotype, which combines all favorable alleles to delay véraison date (highest possible heat sum between budburst and véraison periods), and the earliest virtual/model genotype, which combines all favorable alleles to advance véraison date (lowest possible heat sum between budburst and véraison periods). The locus on LG13 was not taken into consideration since it was not stable across seasons. The late model genotype has HS_B of 943 dd, HS_BF of 560 dd, and HS_FV of 1441 dd (details in Table S2). The early model

genotype has HS_B of 589 dd, HS_BF of 601 dd, and HS_FV of 932 dd (details in Table S3). Counter-intuitively, the early genotype displays a heat sum requirement higher than the late genotype for budburst-flowering period. This results from opposite effects on different phenological periods of LG 6, 7, 8, 14, and 15 (Fig.2, Tables S2 and S3).

Projected stages

Simulated daily temperatures were available for Colmar from RCP 8.5 IPCC scenario and the CNRM-Aladin model from 2000 to 2100. For each year, budbreak, flowering, and véraison dates were calculated for Chardonnay, the parents, and two model genotypes. The average phenological data over 30 to 40-year periods were calculated. Fig. 3 shows the projected phenological dates over three periods of time for Chardonnay variety. The results show that the advancement in véraison date is the most important (23 days) compared to flowering (15 days) and budbreak (10 days) dates by the year 2100 for Chardonnay. Fig. 3 also highlights a significant acceleration in the advancement of phenological dates in the far future period compared to the present and near future.

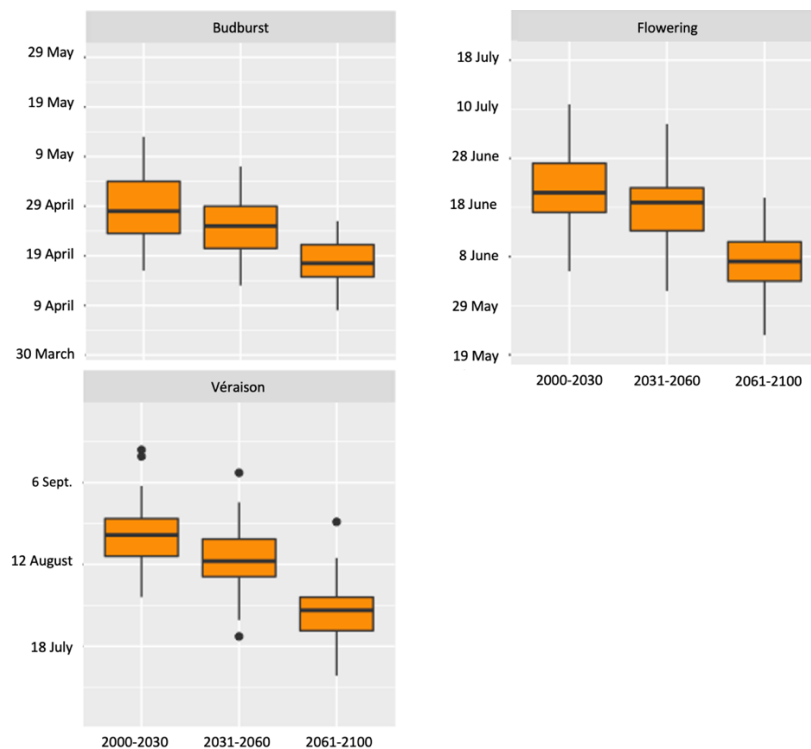


Fig.3 Projected dates of budbreak, flowering and véraison over three time periods (present, near future, far future) for Chardonnay

We chose to compare the evolution of phenological stages of both parents and two model genotypes to Chardonnay (Fig. 3). Generally, the variability of phenological dates of the parents and the models, compared to Chardonnay, are more important in budburst and véraison dates than flowering dates. Also, the difference in budburst dates of the parents and the models is stable over three periods while it decreases more for flowering than for véraison dates. The dates of budbreak can advance by 10 days for both parents and 11 days for model genotypes in 2100 compared to the present time. For flowering and véraison dates the offset will be higher: 13 days of advance could be observed at the end of the century for the flowering dates and 3 weeks for the véraison dates. In the present time, the delay between véraison dates between Chardonnay and the late model genotype is 27 days. This difference is expected to decrease to 18 days at the end of the century (Fig. 4). For IJ119 the difference with Chardonnay tends to decrease through periods. Divona and the early model genotype go through véraison 5 and 10 days respectively earlier than Chardonnay during the three periods.

These results also show that the phenological cycle will be significantly shorter in the near and far future when compared to the present time. In 2000-2030, for Chardonnay, the average duration between budburst and véraison is 115 days, whereas this duration could be 111 days in 2031-2060 and 102 days in 2061-2100. Divona has similar behavior. IJ119 and the late model genotype are subject to the highest decreases between the present and the far future (16 and 23 days of shortening, respectively). The early genotype shows the least significant decrease in phenological cycle (108 days in 2000-2030, 105 days 2031-2060, and 98 in 2061-2100).

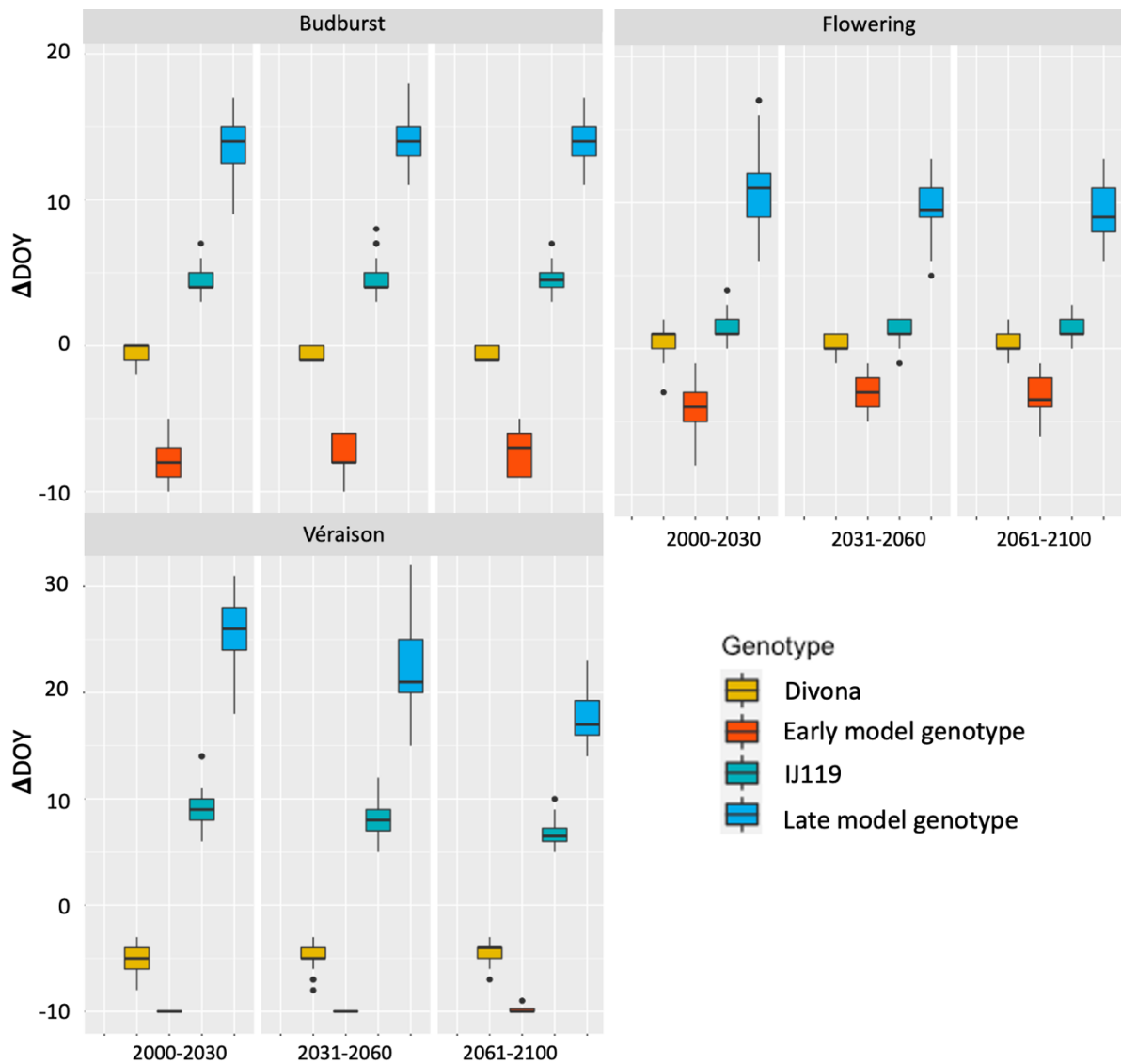


Fig. 4 Difference in budburst, flowering and véraison projected dates over three time periods for Divona, IJ119 and model genotypes compared to Chardonnay variety

Knowing the dates of véraison for each year and each genotype, we calculated the average mean temperatures during the ripening period, estimated to correspond to the 35 days following véraison. With the climatic scenario we used, véraison time of all five genotypes shifts to warmer time, even for the latest genotype, and temperatures after véraison could increase by up to 9°C in the far future (Fig. 5). Even our latest model genotype, ripening under 14°C mean temperature during 35 days post-véraison, will experience a mean temperature of 23°C in future climatic conditions. The early model genotype is not better adapted to future conditions: the mean temperatures during ripening could reach 28°C.

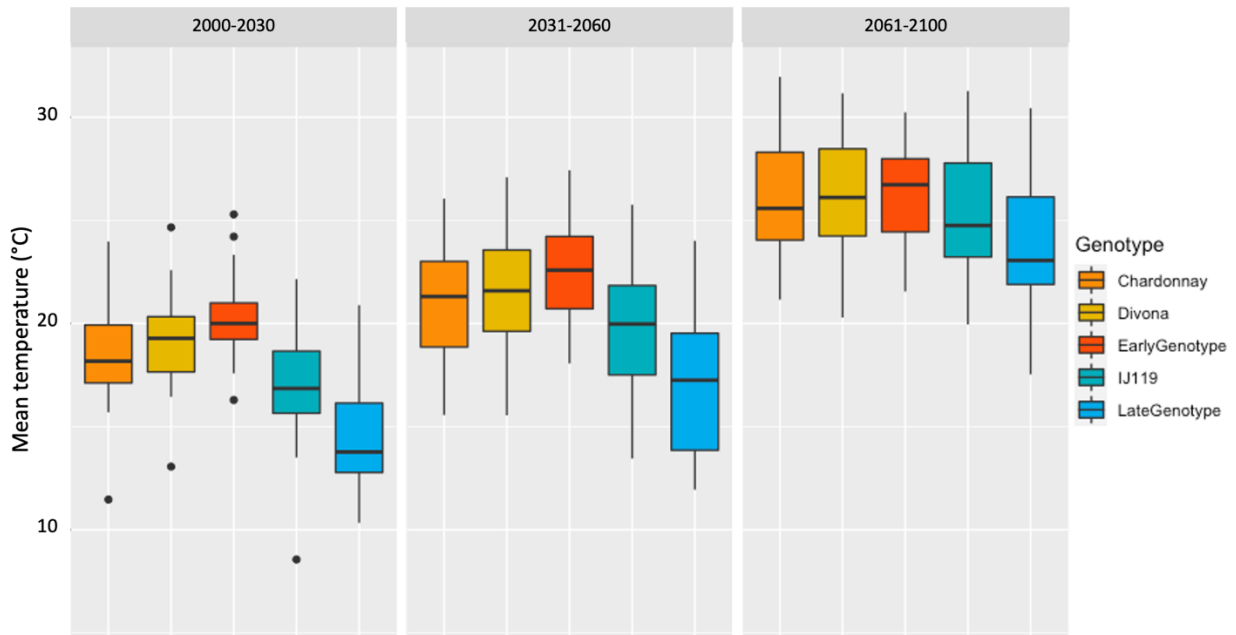


Fig. 5 Estimated mean temperatures 35 days after véraison of Chardonnay variety, IJ119, Divona and the model genotypes on three periods of time

Discussion

In this study, we showed that the integration of genetic values in eco-physiological models allows us to predict the effect of loci in future conditions. We were able to identify the genetic determinism of three phenological stages, and quantify the effect of several alleles in terms of degree.days. Taking into consideration the allelic effects and the linkage between QTL, we created two extreme virtual genotypes that combine all favorable alleles and evaluated their adaptability in near and far future.

The range of dates observed and heat sums required for each stage in the progeny of Divona x IJ119 is quite large. The genetic variability for the budburst, flowering, and véraison dates in our study were 35, 10, and 29 days respectively. The average heritability of HS_B on three seasons was 0.69 and the QTL model explained 66.4% of the phenotypic variance which means that identified genetic factors can explain almost all (96%) of the genetic variance of budburst date. For HS_BF and HS_FV the explained genetic variance was lower with 80% and 66% respectively. These results emphasize the accuracy and the relevance of heat sum system, already proved effective in studying genetic variability of phenology (Duchêne et al. 2010; Duchêne et al. 2012).

Our QTL analysis yielded several QTLs for budburst, budburst-flowering and flowering-véraison periods. Several studies had already identified many QTLs for phenological stages

(Grzeskowiak et al. 2013; Bayo-Canha, 2015; Doligez et al. 2018), we detected six new loci for budburst on LG 5, 6, 9, 11, 15. The QTLs of LG 5 and 6 had the highest effects. More importantly, the results showed that the genetic determinism of three phenological stages is not always independent. We identified in some cases co-localizations of QTLs of different stages and a locus with a pleiotropic effect on different stages (QTL on LG14). This genetic linkage between different QTLs can impact the plant's thermal needs in both ways. For some other crosses, QTLs driving the duration of main phenological periods are independent (Duchêne et al. 2012), which facilitates the pyramiding of relevant loci.

Plants simulation modeling has long been suggested as a powerful tool that can assist in plant breeding programs (Gu, 2022). QTL-based modeling is used to predict phenotypic values in different environment using environmental variables and genetic specific model parameters. This approach was used to study specific crop traits such as leaf elongation rate in maize (Reymond et al. 2003), flowering time (Yin et al. 2005; Uptmoor et al. 2007), and fruit quality and yield (Prudent et al. 2011; Quilot-Turion et al. 2016; Rosen et al. 2018; Muller & Martre, 2019). By providing allelic effects expressed in degree.days, we were able to predict the effect of QTLs under different climatic contexts in a model genotype/ideotype which is key to quantifying the interest of molecular markers used in grapevine breeding programs. Our latest model genotype, accumulating 15 loci, has a current véraison date after mid-September which is equivalent to Muscat of Alexandria, Carignan, and Grenache in Alsace (Duchêne et al. 2010) among the latest ripening varieties in Europe. This virtual late genotype is well adapted to the region of Alsace in France up until 2060 but in the far future, this genotype won't be able to ripen in cool conditions as in the present. The suggested allelic-based modeling approach can be used to quantify the thermal needs of a variety to be well adapted to specific conditions and, thus, better choose the genitors for breeding programs.

Even though we detected several QTL with relatively high effects (QTL 5 & 6 for budburst, QTL of LG14 for flowering time, QTL on LG16 for véraison time) in this population, most of the QTLs have small effects and must be all accumulated in one genotype to have significant adaptative potential in a climate change context. The high polygenic nature of phenology-related traits makes it also hard to breed, with current breeding techniques, a new variety like our ideotypes. Progress in new breeding techniques based on genomic selection using all the genetic information available could help to select relevant genotypes for such multi-loci traits (Brault et al. 2020).

While in this work we focused on this particular population of selection because we think it's important to evaluate the ability of this breeding material to adapt to the future, other

alternatives are also to explore the genetic variability in other late ripening species such as *V. rotundifolia* for example. Major QTLs from *V. rotundifolia* induced lateness in *V. vinifera* x *V. rotundifolia* progeny (Delame 2017).

Analyzing a bi-parental population can be a limiting factor in revealing the existing genetic variability due to limited contrasting alleles. Exploring wider genetic resources, different varieties and species, using Genome Wide Association Studies (GWAS) for example, can be a solution. Conducting a GWAS on unexplored genetic resources offers an opportunity to better reveal new loci that can help orient the future crossings in plant breeding programs. Depending on the ideotype, the latest or earliest, the parents can be chosen based on the QTLs, their effects, association, and linkage in order to optimize the adaptability of the ideotypes to different climatic conditions.

The advancement of phenological stages as a consequence of global warming on grapevine was already described in several studies (Webb et al. 2007; Duchêne et al. 2010; Ferrise et al. 2014; Kartschall et al. 2015; Alikadic et al. 2019). The three studied phenological periods are advancing and shifting to warmer periods in the future. The most prominent shift refers to véraison date that may advance up to 23 days in 2100 for the late genotype while it advances 14 days for Chardonnay variety. In Australia, Webb et al. (2007) expected an advancement of budburst date of 8 days for Chardonnay by 2050. The impact of future climate change on pinot noir varieties is more important. Cuccia et al. (2014) expect an advancement of 3-5 weeks of véraison date in the far future in Burgundy. Smaller advances are shown here in budburst and flowering dates (10 d) when compared to véraison dates (23 d) as previously reported (Cuccia et al. 2014). Our simulations also showed a significant shortening of the phenological cycle in near and far future on real and model-projected genotypes. More importantly, we show that under warmer temperatures, the impact is greater on late genotypes compared to early genotypes.

Projected temperatures and phenological stages show that ripening will occur under higher temperatures in future conditions because of the advancement of véraison date and increase in temperatures. Ripening could occur under 9°C higher temperatures for some genotypes at the end of 2100 which may also have strong adverse effects on final yield and yield quality. Elevated temperatures during ripening affects biochemical and physiological processes like degradation of organic acids or accumulation of anthocyanins thus impacting berry acidity, color and aroma (Droulia & Charalampopoulos, 2021).

The impact of climate change on phenological stages is critical on all perennial plants and not only grapevine. This subject is also a priority in many quantitative trait analyses in *Prunus*

persica (L.) (Fan et al. 2010; Hernandez Mora et al. 2017; Rawandoozi et al. 2021), and *Malus domestica* (Labuschagne, 2002; Van Dyk et al. 2010; Legave et al. 2013), for example. Our method of evaluating the interest of QTL and molecular markers used for breeding programs can be applied to other species that are facing the same challenge.

This study is, to our knowledge, the first one to combine genetic information, allelic effects, and simulations of grapevine phenotypes under climatic conditions different from those where the data were obtained. It opens perspectives for simulating not only phenological stages but also any phenotypic traits depending on climatic conditions where allelic effects can be quantified. This is for example the case for berry acidity parameters (Duchêne et al. 2020), but also responses to water deficit (Marguerit et al. 2012; Coupel-Ledru et al. 2014).

The heat sum model used in this study is quite simple, with a linear response of phenological dates to increasing temperatures. The model proposed by (Morales-Castilla et al. 2020) is likely more relevant since it takes into account the dates of dormancy release and a single curvilinear response to temperatures to calculate forcing units. The availability of only 3 years of data in our case makes however uncertain the parametrization of a dormancy release/budbreak model. Moreover, the shape of the response of forcing units to temperatures, which is likely different among *Vitis vinifera* varieties (de Cortázar-Atauri et al. 2010), should be investigated for the complex hybrids we studied.

Several IPCC scenarios of greenhouse gases emission are available, as well as several downscaling methods, we used here the RCP8.5 IPCC scenario with the Aladin-CNRM method. Our objective was first to show the usefulness of allelic-based modeling and to provide us with orders of magnitude of the challenge to face. Different scenarios/climatic models would have yielded different absolute values for the phenological dates and temperatures during the ripening period, but if a single scenario can predict an increase by 9°C of mean temperatures during ripening, we believe that, whether optimistic or pessimistic, the order of magnitude is challenging enough.

We can analyze our results in two ways, whether we see the bottle half-full or half-empty. On the one hand, we can conclude that a very late ripening variety would buffer the effects of increasing temperatures and ripen "only" under 23°C which is the case for Syrah in the south of France. Providing a change in the wine style, adaptation seems possible.

On the other hand, the warmest the climate, the lowest the range of véraison dates among varieties (Fig. 4) and all varieties tend to start to ripen closer to the peak of temperatures in summer (Gomes et al. 2021). As a consequence, increasing temperatures also tend to reduce the range of temperatures during ripening (Fig. 5). In terms of breeding, considering the high

polymorphic nature of the genetic control of phenology, it is also relevant to breed for the abilities of grapevine varieties to maintain a high acidity under elevated temperatures, through a high tartaric content in the berries for instance (Duchêne et al. 2020) with a low sugar accumulation (Bigard et al. 2022), with an anthocyanin profile less susceptible to elevated temperatures (Gomes et al. 2021).

Statements & Declarations

Acknowledgments

The authors would like to thank the Grand Est region for funding the Ph.D thesis of Elsa Chedid and the "Plant biology and breeding" INRAE department for its financial support. Thanks to the 'Unité Expérimentale Agronomique et Viticole de Colmar' (UEAV) for the technical maintenance of the experiment.

Authors contributions

EC participated in data acquisition and treatment, conducted the genetic analysis, and participated in manuscript writing,
VD set up the experiment in the field and supervised phenotyping activities,
DM supervised the program and helped with manuscript writing,
ED supervised the whole study and participated in manuscript writing.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Data availability

The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Corresponding author

Elsa Chedid

Orcid-ID: 0000-0002-3061-6610

References

- Alikadic A, Pertot I, Eccel E, Dolci C, Zarbo C, Caffarra A, De Filippi R, Furlanello C (2019) The impact of climate change on grapevine phenology and the influence of altitude: A regional study. *Agricultural and Forest Meteorology* 271:73-82
- Bayo-Canha A (2015) Genetic Analysis of Traits of Interest in *Vitis vinifera* using a progeny of wine grapes: Monastrell x Syrah. Dissertation, Universidad Politécnica de Cartagena
- Bigard A, Romieu C, Ojeda H, Torregrosa LJ-M (2022) The sugarless grape trait characterized by single berry phenotyping. bioRxiv
- Brault C, Doligez A, le Cunff L, Coupel-Ledru A, Simonneau T, Chiquet J, This P, Flutre T (2020) Harnessing multivariate, penalized regression methods for genomic prediction and QTL detection to cope with climate change affecting grapevine. bioRxiv
- Catchen J, Hohenlohe PA, Bassham S, Amores A, Cresko WA (2013) Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Mol Ecol* 22:3124-3140
- Costa R, Fraga H, Malheiro AC, Santos JA (2015) Application Of Crop Modelling To Portuguese Viticulture: Implementation And Added-Values For Strategic Planning. *Cienc Tec Vitivinic* 30:29-42
- Costantini L, Battilana J, Lamaj F, Fanizza G, Grando MS (2008) Berry and phenology-related traits in grapevine (*Vitis vinifera* L.): from quantitative trait loci to underlying genes. *BMC Plant Biol* 8:38
- Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Doligez A, Cabrera-Bosquet L, Pechier P, Hamard P, This P, Simonneau T (2014) Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs GrenachexSyrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *J Exp Bot* 65:6205-6218
- Cuccia C, Bois B, Richard Y, Parker AK, Garcia De Cortazar-Atauri I, Vav Leeuwen C, Castel T (2014) Phenological model performance to warmer conditions: application to Pinot Noir in Burgundy. *J Int Sci Vigne Vin*:169-178
- de Cortázar-Atauri IG, Chuine I, Donatelli M, Parker A, Van Leeuwen C (2010) A curvilinear process-based phenological model to study impacts of climatic change on grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Proc Agro* 2010:907-908
- Delame M (2017) Recombinaison génétique et transmission de caractères morphologiques, phénologiques et métaboliques dans les hybrides interspécifiques entre *Vitis vinifera* et *Muscadinia rotundifolia*. Dissertation, University of Strasbourg
- Doligez A, Bertrand Y, Gago P, Grolier M, Berger G, Ballester J, Flutre T, Dias S, This P, Péros J (2018) Twelve new QTLs for phenological traits in *Vitis vinifera* L. 12International Conference on Grapevine Breeding and Genetics. hal-01857674, Montpellier, France.
- Droulia F, Charalampopoulos I (2021) Future Climate Change Impacts on European Viticulture: A Review on Recent Scientific Advances. *Atmosphere* 12
- Duchêne E, Schneider C (2005) Grapevine and climatic changes: a glance at the situation in Alsace. *Agronomy for Sustainable Development* 25:93-99
- Duchêne E, Huard F, Dumas V, Schneider C, Merdinoglu D (2010) The challenge of adapting grapevine varieties to climate change. *Climate Research* 41:193-204
- Duchêne E, Butterlin G, Dumas V, Merdinoglu D (2012) Towards the adaptation of grapevine varieties to climate change: QTLs and candidate genes for developmental stages. *Theor Appl Genet* 124:623-635
- Duchêne E, Dumas V, Jaegli N, Merdinoglu D (2014) Genetic variability of descriptors for grapevine berry acidity in Riesling, Gewürztraminer and their progeny. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 20:91-99
- Duchêne E, Dumas V, Butterlin G, Jaegli N, Rustenholz C, Chauveau A, Berard A, Le Paslier MC, Gaillard I, Merdinoglu D (2020) Genetic variations of acidity in grape berries are controlled by the interplay between organic acids and potassium. *Theor Appl Genet* 133:993-1008

- Fan S, Bielenberg DG, Zhebentyayeva TN, Reighard GL, Okie WR, Holland D, Abbott AG (2010) Mapping quantitative trait loci associated with chilling requirement, heat requirement and bloom date in peach (*Prunus persica*). *New Phytol* 185:917-930
- Fechter I, Hausmann L, Zyprian E, Daum M, Holtgrawe D, Weisshaar B, Topfer R (2014) QTL analysis of flowering time and ripening traits suggests an impact of a genomic region on linkage group 1 in *Vitis*. *Theor Appl Genet* 127:1857-1872
- Ferrise R, Trombi G, Moriondo M, Bindi M (2014) Climate Change and Grapevines: A Simulation Study for the Mediterranean Basin. *Journal of Wine Economics* 11:88-104
- Gomes E, Maillot P, Duchene E (2021) Molecular Tools for Adapting Viticulture to Climate Change. *Front Plant Sci* 12:633846
- Grzeskowiak L, Costantini L, Lorenzi S, Grando MS (2013) Candidate loci for phenology and fruitfulness contributing to the phenotypic variability observed in grapevine. *Theor Appl Genet* 126:2763-2776
- Gu J (2022) Ecophysiological Crop Modelling Combined with Genetic Analysis Is a Powerful Tool for Ideotype Design. *Agronomy* 12
- Hernandez Mora JR, Micheletti D, Bink M, Van de Weg E, Cantin C, Nazzicari N, Caprera A, Dettori MT, Micali S, Banchi E, Campoy JA, Dirlwanger E, Lambert P, Pascal T, Troggio M, Bassi D, Rossini L, Verde I, Quilot-Turion B, Laurens F, Arus P, Aranzana MJ (2017) Integrated QTL detection for key breeding traits in multiple peach progenies. *BMC Genomics* 18:404
- IPCC CC (2021) The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the IPCC Sixth Assessment Report. Cambridge University Press: Cambridge, UK New York, NY, USA
- Kartschall T, Wodinski M, von Bloh W, Oesterle H, Rachimow C, Hoppmann D (2015) Changes in phenology and frost risks of *Vitis vinifera* (cv Riesling). *Meteorologische Zeitschrift* 24:189-200
- Labuschagne IF, Louw J.H., Schmidt Karin and Sadie Annalene. (2002) Genetic variation in chilling requirelent in apple progeny. *AmerSocHortSci* 127:663-672
- Lecourieux F, Kappel C, Lecourieux D, Serrano A, Torres E, Arce-Johnson P, Delrot S (2014) An update on sugar transport and signalling in grapevine. *J Exp Bot* 65:821-832
- Lecourieux F, Kappel C, Pieri P, Charon J, Pillet J, Hilbert G, Renaud C, Gomes E, Delrot S, Lecourieux D (2017) Dissecting the Biochemical and Transcriptomic Effects of a Locally Applied Heat Treatment on Developing Cabernet Sauvignon Grape Berries. *Front Plant Sci* 8:23
- Legave JM, Blanke M, Christen D, Giovannini D, Mathieu V, Oger R (2013) A comprehensive overview of the spatial and temporal variability of apple bud dormancy release and blooming phenology in Western Europe. *Int J Biometeorol* 57:317-331
- Leolini L, Moriondo M, Fila G, Costafreda-Aumedes S, Ferrise R, Bindi M (2018) Late spring frost impacts on future grapevine distribution in Europe. *Field Crops Research* 222:197-208
- Marguerit E, Brendel O, Lebon E, Van Leeuwen C, Ollat N (2012) Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. *New Phytol* 194:416-429
- Menzel A, Yuan Y, Matiu M, Sparks T, Scheifinger H, Gehrig R, Estrella N (2020) Climate change fingerprints in recent European plant phenology. *Glob Chang Biol* 6:2599–2612
- Morales-Castilla I, García de Cortázar-Atauri I, Cook BI, Lacombe T, Parker A, Van Leeuwen C, Nicholas KA, Wolkovich EM (2020) Diversity buffers winegrowing regions from climate change losses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:2864-2869
- Muller B, Martre P (2019) Plant and crop simulation models: powerful tools to link physiology, genetics, and phenomics. *J Exp Bot* 70:2339-2344
- Ouzeau G, Déqué M, Jouini M, Planton S, Vautard R, Jouzel J (2014) Le climat de la France au XXIe siècle - Volume 4 - Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer. Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.

- Parker AK, de Cortázar-Atauri IG, Gény L, Spring J-L, Destrac A, Schultz H, Molitor D, Lacombe T, Graça A, Monamy C (2020) Temperature-based grapevine sugar ripeness modelling for a wide range of *Vitis vinifera* L. cultivars. *Agricultural and Forest Meteorology* 285:107902
- Parker AK, De Cortázar-Atauri IG, Van Leeuwen C, Chuine I (2011) General phenological model to characterise the timing of flowering and veraison of *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 17:206-216
- Peace CP, Luby JJ, van de Weg WE, Bink MCAM, Iezzoni AF (2014) A strategy for developing representative germplasm sets for systematic QTL validation, demonstrated for apple, peach, and sweet cherry. *Tree Genetics & Genomes* 10:1679-1694
- Prudent M, Lecomte A, Bouchet JP, Bertin N, Causse M, Genard M (2011) Combining ecophysiological modelling and quantitative trait locus analysis to identify key elementary processes underlying tomato fruit sugar concentration. *J Exp Bot* 62:907-919
- Quilot-Turion B, Genard M, Valsesia P, Memmah MM (2016) Optimization of Allelic Combinations Controlling Parameters of a Peach Quality Model. *Front Plant Sci* 7:1873
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rawandoozi ZJ, Hartmann TP, Carpenedo S, Gasic K, da Silva Linge C, Cai L, Van de Weg E, Byrne DH (2021) Mapping and characterization QTLs for phenological traits in seven pedigree-connected peach families. *BMC Genomics* 22:187
- Reymond M, Muller B, Leonardi A, Charcosset A, Tardieu F (2003) Combining quantitative trait Loci analysis and an ecophysiological model to analyze the genetic variability of the responses of maize leaf growth to temperature and water deficit. *Plant Physiol* 131:664-675
- Rodrigues P, Pedroso V, Reis S, Yang CY, Santos JA (2022) Climate change impacts on phenology and ripening of cv. Touriga Nacional in the Dao wine region, Portugal. *International Journal of Climatology* 42:7117-7132
- Rosen A, Hasan Y, Briggs W, Uptmoor R (2018) Genome-Based Prediction of Time to Curd Induction in Cauliflower. *Front Plant Sci* 9:78
- RStudio Team (2020) RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>
- Sgubin G, Swingedouw D, Dayon G, de Cortazar-Atauri IG, Ollat N, Page C, van Leeuwen C (2018) The risk of tardive frost damage in French vineyards in a changing climate. *Agricultural and Forest Meteorology* 250:226-242
- Sweetman C, Sadras VO, Hancock RD, Soole KL, Ford CM (2014) Metabolic effects of elevated temperature on organic acid degradation in ripening *Vitis vinifera* fruit. *J Exp Bot* 65:5975-5988
- Uptmoor R, Schrag T, Stützel H, Esch E (2007) Crop model based QTL analysis across environments and QTL based estimation of time to floral induction and flowering in *Brassica oleracea*. *Molecular Breeding* 21:205-216
- Van Dyk MM, Soeker MK, Labuschagne IF, Rees DJG (2010) Identification of a major QTL for time of initial vegetative budbreak in apple (*Malus x domestica* Borkh.). *Tree Genetics & Genomes* 6:489-502
- Velt A (2022) An improved reference of the PN40024 grapevine genome assembly (PN40024.v4) and annotations. V1 edn. Recherche Data Gouv
- Webb LB, Whetton PH, Barlow EWR (2007) Modelled impact of future climate change on the phenology of winegrapes in Australia. *Australian Journal of Grape and Wine Research*:165–175
- Wolkovich EM, García de Cortázar-Atauri IM-C, I., Nicholas KA, Lacombe T (2018) From Pinot to Xinomavro in the world's future wine-growing regions. *Nature Climate Change* 8:29-37
- Yin X, Struik PC, van Eeuwijk FA, Stam P, Tang J (2005) QTL analysis and QTL-based prediction of flowering phenology in recombinant inbred lines of barley. *J Exp Bot* 56:967-976
- Zyprian E, Ochssner I, Schwander F, Simon S, Hausmann L, Bonow-Rex M, Moreno-Sanz P, Grando MS, Wiedemann-Merdinoglu S, Merdinoglu D, Eibach R, Topfer R (2016) Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. *Mol Genet Genomics* 291:1573-1594

3. Colocalisation avec des QTL de résistance

Plusieurs QTL des stades phénologiques sont détectés sur des chromosomes portant des gènes de résistance mais aucun cas de colocalisation entre eux n'est mis en évidence. En plus des colocalisations des différents QTL, nous avons évalué le lien entre les QTL de résistances et les QTL agronomiques sur le même chromosome en calculant la probabilité d'avoir une recombinaison séparant les deux loci ou une probabilité de ségrégation. Sachant que la distance génétique est basée sur le taux de recombinaison des loci [$Y = 25 \cdot \log((1+2 \cdot X)/(1-2 \cdot X))$ avec y la distance génétique en cM et x la fréquence de recombinaison], la fréquence de recombinaison est égale à l'inverse donc $X = 0.5 \cdot (\exp(Y/25) - 1) / (\exp(Y/25) + 1)$. La probabilité que deux loci ségrégent ensemble est égale à $100 -$ la fréquence de recombinaison. Sur LG7, 9 et 17 les QTL de phénologie sont loin des QTL de résistance (M7@37, O7@54, *Rpv10* & O17@30). Seul *Rgb1*, sur LG14, est proche des QTL des trois stades. *Rgb1* est à 3 cM du QTL HS_B, à 4cM du QTL de HS_FV et 15 cM du QTL HS_BF. D'après les distances génétiques, la probabilité que les génotypes ayant *Rgb1* soient plus précoces est d'au moins 86%.

Highlights

- ◆ Une ségrégation transgressive est observée pour les stades phénologiques
- ◆ Dix-huit QTL pour les trois périodes phénologiques sont identifiés dans la population
- ◆ Nous proposons une méthode basée sur la quantification des effets alléliques pour la prédiction des stades phénologiques sous différentes conditions climatiques
- ◆ La variabilité génétique explorée ne suffit pas pour l'adaptation des variétés au climat du futur selon le scénario RCP8.5
- ◆ Les déterminants génétiques de la phénologie ne sont pas liés aux gènes de résistance dans la population étudiée

Chapitre VI :
Étude des composantes du
rendement dans la population
'50025'

VI. Étude des composantes du rendement dans la population '50025'

1. Introduction

La résistance aux maladies est souvent considérée comme ayant un coût pour la plante. En effet, de nombreuses études ont cherché à évaluer la performance des plantes portant des gènes de résistances à des pathogènes en évaluant leur rendement, un indicateur direct de la performance (Brown, 2002). Un effet négatif sur la productivité est associé au gène de résistance à l'oïdium *mlo* chez l'orge alors que d'autres gènes de résistance n'ont montré aucune réduction du rendement (Kolster et al., 1986; Kolster & Stolen, 1987).

L'un des objectifs des programmes d'amélioration génétique de la vigne est de maintenir le potentiel de production des nouvelles variétés résistantes créées. Dans cette étude nous avons cherché à étudier la variabilité génétique des différentes composantes du rendement dans la population '50025', à identifier des régions génomiques impliquées dans cette variabilité et à repérer, s'ils existent, des cas de colocalisation entre les facteurs génétiques liés au rendement et les QTL de résistance aux maladies cryptogamiques existant dans la population.

L'acquisition des données phénotypiques a été réalisée sur 209 génotypes plantés en triplicats au vignoble durant trois saisons : 2019, 2020 et 2021. Plusieurs variables ont été observées pour évaluer la fertilité et le rendement des génotypes. Des échantillons de baies au stade de baie verte et à mi-maturité ont permis de calculer le poids moyen d'une baie aux deux stades. Le stade de mi-maturité est défini sur la base des sommes de températures maximales journalières. Les échantillons sont prélevés à 380 dj après la date de véraison de chaque génotype. La fertilité primaire (Inflorescences primaires/rameaux primaires), la fertilité totale (inflorescences totales /rameaux primaires), le taux de débourrement (bourgeons débourrés/bourgeons totaux) et le taux de rameaux secondaires (rameaux secondaires/rameaux totaux) ont été ensuite calculées. Des observations de la qualité de la nouaison ont été réalisées sur deux saisons selon une échelle de 0 (mauvaise nouaison) à 3 (bonne nouaison). Les BLUP de toutes les variables sont extraits d'une analyse de variance intégrant les effets aléatoires du génotype et de l'année : « Variable » ~ (1 | Génotype) + (1 | Année).

2. Variabilité génétique

Une grande variabilité de la plupart des variables décrivant le rendement dans la population '50025' a été observée. En général, cette population montre une fertilité élevée : les génotypes ont en moyenne une capacité de production d'inflorescences élevée allant jusqu'à 50 inflorescences par pied de vigne. La figure VI.1 montre les histogrammes de fertilité primaire et totale de la population. La fertilité primaire des génotypes varie entre 1.6 et 2.6 avec une moyenne de la population de 2.08. Les parents ont des fertilités plus élevées que celle du Chardonnay sachant que le père Divona est le plus fertile (2.55).

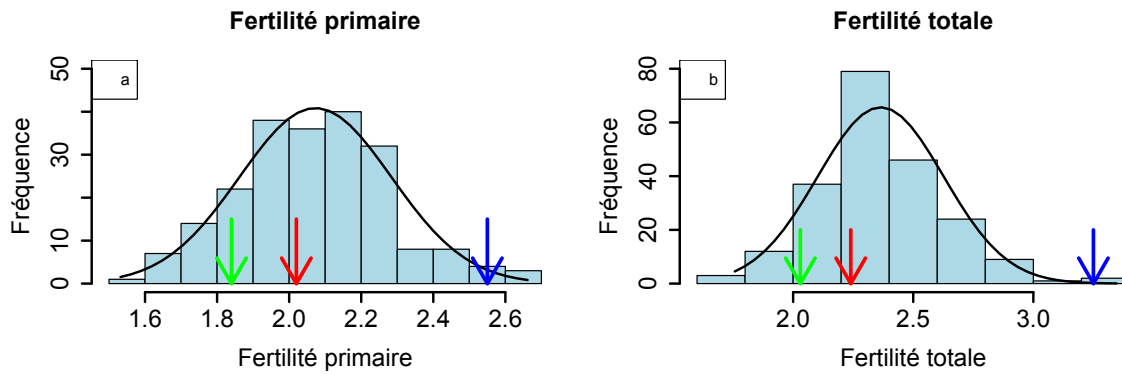


Figure VI.1: Histogrammes de la ségrégation des BLUP des trois saisons de la fertilité primaire (a) et totale (b) dans la population '50025'. La ligne noire représente la courbe de normalité. Flèche rouge pour la mère IJ119. Flèche bleue pour le père Divona. Flèche verte pour le Chardonnay.

Une fertilité élevée conduit à un rendement en conséquence (Figure VI.2). Le nombre de grappes récoltées par pied varie entre 20 et 45 grappes dans la population avec une moyenne de 32.4 grappes, ce qui est proche du témoin. Le poids des grappes récoltées par pied varie entre 2 et 7 kg et une moyenne de la population d'environ 4.3 Kg. Le parent mâle a toujours un nombre de grappes et un rendement plus élevé que le Chardonnay et IJ119. Le Chardonnay a plus de grappes récoltées que IJ119 mais un poids de la récolte plus faible.

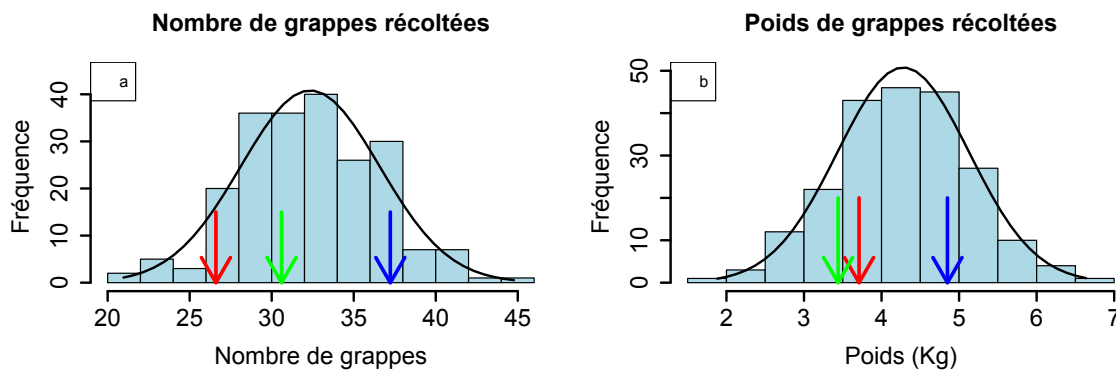


Figure VI.2: Histogrammes de la ségrégation des BLUP des trois saisons du nombre de grappes récoltées par pied (a) et du poids de la récolte par pied en kg (b) dans la population '50025'. La ligne noire représente la courbe de normalité. Flèche rouge pour la mère IJ119. Flèche bleue pour le père Divona. Flèche verte pour le Chardonnay.

Comme tous les autres caractères étudiés, les poids d'une baie au stade de baie verte ou à maturité montrent des variabilités importantes (Figure VI.3). Les moyennes de la population et des parents sont très proches. Les deux parents ont des baies plus petites que celles du Chardonnay.

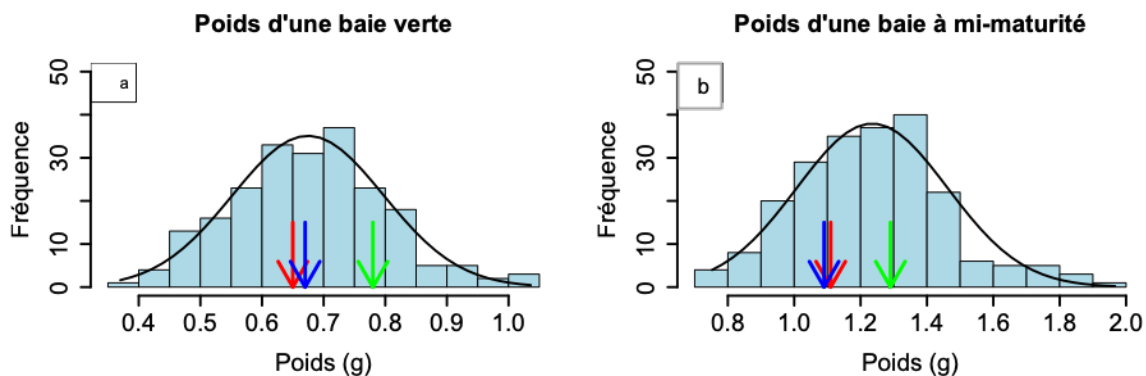


Figure VI.3: Histogrammes de la ségrégation des BLUP des trois saisons du poids moyen d'une baie verte (a) et à mi-maturité (b) dans la population '50025'. La ligne noire représente la courbe de normalité. Flèche rouge pour la mère IJ119. Flèche bleue pour le père Divona. Flèche verte pour le Chardonnay.

La Figure VI.4 montre la distribution de la qualité de nouaison dans la population '50025'. L'échelle de notations allait de 0 (mauvaise nouaison) à 3 (bonne nouaison). La population en moyenne avait une nouaison entre moyenne et bonne, comme les deux parents. Le Chardonnay a une qualité de nouaison un peu meilleure. Cette variable n'ayant pas une distribution normale, une transformation a été appliquée pour pouvoir effectuer ensuite une recherche de QTL. La fonction `bestNormalize` du logiciel R (package `bestNormalize`) permet de trouver la meilleure transformation à appliquer sur les données pour qu'elles suivent une loi normale. Donc la fonction `boxcox` est appliquée sur la qualité de nouaison de la population '50025'. La fonction `boxcox` transforme une variable non normale en variable normale selon les formules suivantes $y(\lambda) = \frac{y^\lambda - 1}{\lambda}$ si $\lambda \neq 0$ et $y(\lambda) = \log y$ si $\lambda = 0$.

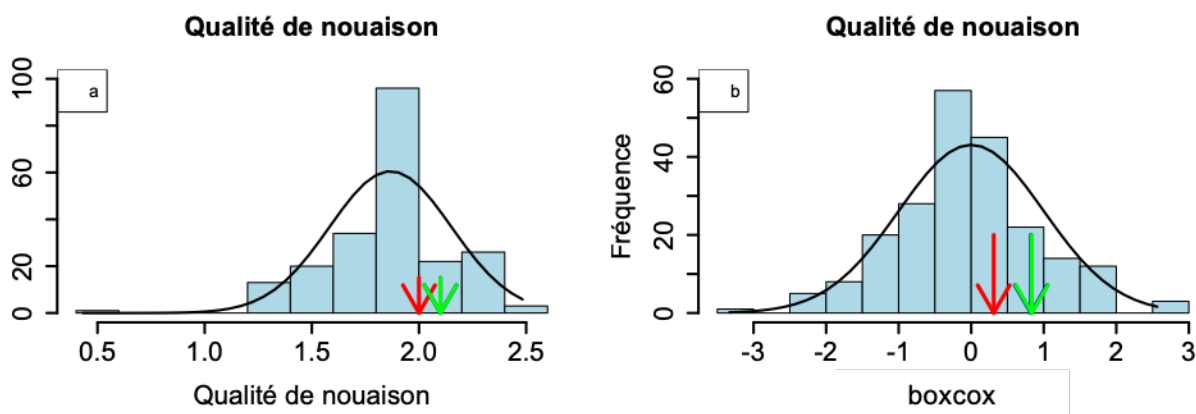


Figure VI.4: Histogrammes de la ségrégation des BLUP des deux saisons de la qualité de nouaison dans la population '50025'. La ligne noire représente la courbe de normalité. Flèche rouge pour la mère IJ119. Flèche bleue pour le père Divona. Flèche verte pour le Chardonnay.

Le taux de rameaux secondaires est un caractère important dans la création variétale et pour l'adaptation des vignes au changement climatique. Un taux de rameaux secondaires élevé peut permettre de compenser une perte de récolte due aux gels printaniers de rameaux primaires. Le Chardonnay et IJ119 ont des taux de rameaux secondaires très faibles, 0.08 et 0.07 respectivement (Figure VI.5). La moyenne de la population était 0.12. Le parent Divona

avait un taux plus élevé que la moyenne de la population, de 0.34. Cette variable n'ayant pas une distribution qui suit la loi normale, une transformation en utilisant la fonction boxcox est appliquée pour pouvoir effectuer ensuite une recherche de QTL.

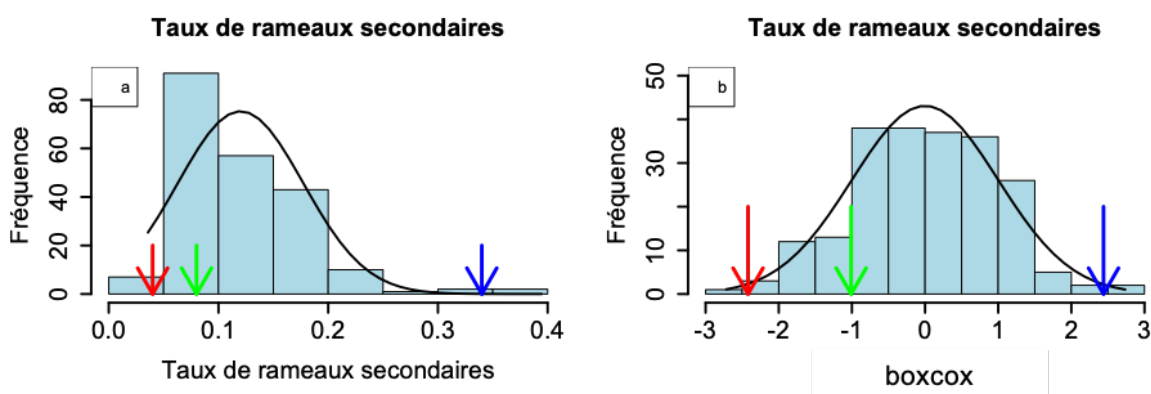


Figure VI.5: Histogrammes de la ségrégation des BLUP des trois saisons du taux de rameaux secondaires dans la population '50025'. La ligne noire représente la courbe de normalité. Flèche rouge pour la mère IJ119. Flèche bleue pour le père Divona. Flèche verte pour le Chardonnay.

Les héritabilités sur 3 saisons ont été calculées avec la formule suivante :

$$H = \frac{\sigma_T^2 - \sigma_E^2}{\sigma_T^2}$$
 où la variance résiduelle est la variance entre les différentes parcelles unitaires du témoin (Chardonnay). Les héritabilités varient entre les différentes variables et d'une saison à l'autre. La fertilité avait des héritabilités plus hautes en 2019 – 2020 qu'en 2021 contrairement au poids d'une baie. En 2019, le poids des grappes avait l'héritabilité la plus forte (0.95). La compacité des grappes et le nombre de grappes avaient les héritabilités les plus faibles. Le taux de débourrement avait des héritabilités négatives sur deux années.

Tableau VI.1: Héritabilités des différentes composantes du rendement dans la population '50025'.

Variable	2019	2020	2021
Fertilité primaire	0.83	0.96	0.67
Fertilité totale	0.86	0.78	0.75
Taux de rameaux secondaires	0.88	0.8	0.67
Nb. de grappes récoltées	0.4	0.4	0.51
Poids de grappes récoltées	0.95	0.62	0.76
Compacité des grappes	NA	NA	0.53
Qualité de nouaison	NA	0.51	0.99
Poids d'une baie verte	NA	0.92	0.89
Poids d'une baie à mi-maturité	0.54	0.68	0.90
Taux de débourrement	0.72	-	-

3. Analyse d'Interval mapping

La recherche de QTL, par Interval Mapping, a été effectuée sur les trois cartes génétiques, IJ119, Divona et consensus, avec les données phénotypiques pour les composantes de rendement sur 4 jeux de données (données annuelles et les BLUP des trois années). Des QTL pour la fertilité, le nombre de grappes à la récolte, le poids d'une baie, le rendement (poids des grappes récoltées en kg) la qualité de la nouaison, le taux de rameaux secondaires et le taux de débourement, significatifs par rapport au LOD seuil à $p=0.2$, ont été détectés sur la carte consensus. Le LOD seuil a été obtenu pour le génome entier avec 1000 permutations. Des modèles additifs des QTL détectés pour chaque variable sur la carte consensus pour la moyenne des variables sur 3 saisons sont présentés dans le tableau VI.2. Les résultats de la recherche des QTL des composantes de rendement sur les cartes parentales sont en annexe.

Tableau VI.2: Caractéristiques des QTL des composantes du rendement détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

Variable	LG	Pos	Lod		% Var	IC à P=0.95	
			à $p=0.05$	à max		cM	Mbp
Fertilité primaire	8	36.95	4.42	5.28	9.15	35.1-53.8	16.5-20.7
	14	30.12	4.42	9.26	16.8	25.7-33.5	12-21.4
Fertilité totale	14	30.12	4.49	7.95	16.4	25.7-35.5	12-22.4
Nb de grappe à la récolte	1	39.96	4.37	6.17	10.99	37.5-48.4	8.6-17.7
	14	46.59	4.37	8.29	15.12	32.7-56.6	21.5-29.2
Rendement	1	61.85	4.32	5.88	9.18	27.1-62.6	5.7-23.6
	17	29.97	4.32	6.70	10.59	17.6-42	6.2-10.5
	18	58.07	4.32	6.95	11.03	54.2-59.8	11.8-13.1
Poids d'une baie verte	1	42.57	4.4	8.08	8.57	39-51.2	9.3-18.8
	8	24.50	4.4	8.95	9.6	13.4-27.5	11.8-14.4
	11	4.42	4.4	7.88	8.34	0-24.3	2.8-7.7
	14	44.18	4.4	8.31	8.85	36.5-54	22.5-28.3
	17	25.35	4.4	12.31	13.73	17.7-28.8	6.2-8
Poids d'une baie à mi-maturité	1	56.43	4.46	5.97	5.63	51.2-60.4	18.8-22.3
	8	19.08	4.46	10.45	10.4	13.2-20.2	11.8-13.4
	11	23.17	4.46	12.69	12.96	20.3-25.3	6.4-7.9
	14	40.17	4.46	10.96	10.97	35.7-52.2	22.5-27.9
	17	15.66	4.46	4.70	4.37	14.4-32.3	5.5-9
Qualité de nouaison	18	62.89	4.46	8.53	8.29	59.8-69	13.1-23.8
	13	10.64	4.38	5.5	11.7	4.21-30	0.5-8
Taux de rameaux secondaires	1	24.90	4.4	13.89	20.55	11.8-32.3	3.08-7.4
	5	43.18	4.4	9.60	13.51	35.1-46.1	11.2-19.4
	6	22.09	4.4	6.07	8.19	12.8-29.32	4.7-8.4
	18	9.24	4.4	4.92	6.56	0-18.4	4.4-5.9
Taux de débourement	1	43.98	4.39	4.50	7.74	2.2-54.6	0.7-20.6
	3	16.47	4.39	6.02	10.53	14.6-19.6	2.7-3.4
	17	10.44	4.39	4.93	8.5	0-25.75	0.07-6.8
	11	16.14	4.3	4.75	8.94	7.6-31	4.9-10

Compacité des grappes	12	16.87	4.3	4.3	8.1	10.5-22.8	6.6-16.3
------------------------------	----	-------	-----	-----	-----	-----------	----------

Le modèle additif des QTL de la fertilité primaire comprend un QTL sur LG8 et un QTL sur LG14 et qui explique environ 25% de la variance phénotypique observée (Figure VI.6). Pour la fertilité totale seul le QTL du LG14 est significatif (Figure VI.7). Les deux QTL détectés proviennent du parent Divona.

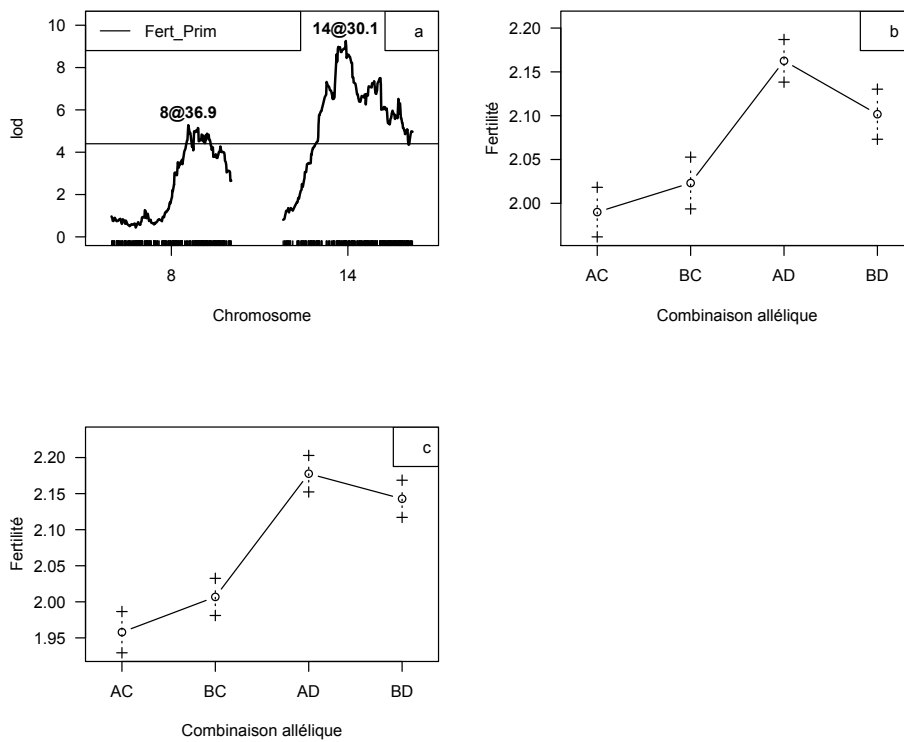


Figure VI.6: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG 8 (b) et LG 14 (c) pour la fertilité primaire sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

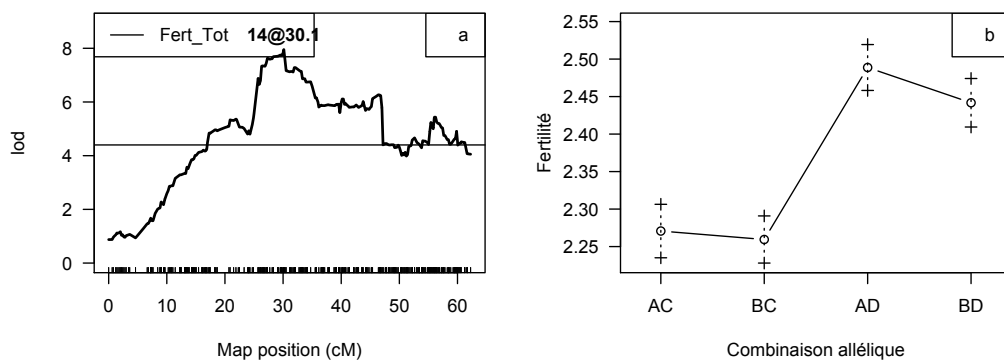


Figure VI.7: Lod scores (a) et les effets alléliques du QTL détecté sur LG 14(b) pour la fertilité totale sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Le modèle additif des QTL du nombre de grappes à la récolte comprenait un QTL sur LG14 provenant de Divona et un QTL sur LG1 qui est le résultat des variations alléliques des deux parents : la combinaison allélique AC, avec A provenant de IJ119 et C de Divona, augmente

significativement le nombre de grappes par souche (Figure VI.8). Le modèle expliquait 26% de la variance observée. Trois QTL sur LG1, 17 et 18 ont été détectés pour le poids des grappes récoltées avec des Lod 5.8, 6.7 et 6.9 respectivement (Figure VI.9). Le modèle explique environ 30% de la variance phénotypique observée. Le QTL du LG 1 provient de Divona alors que les deux autres résultent de la variation allélique des deux parents.

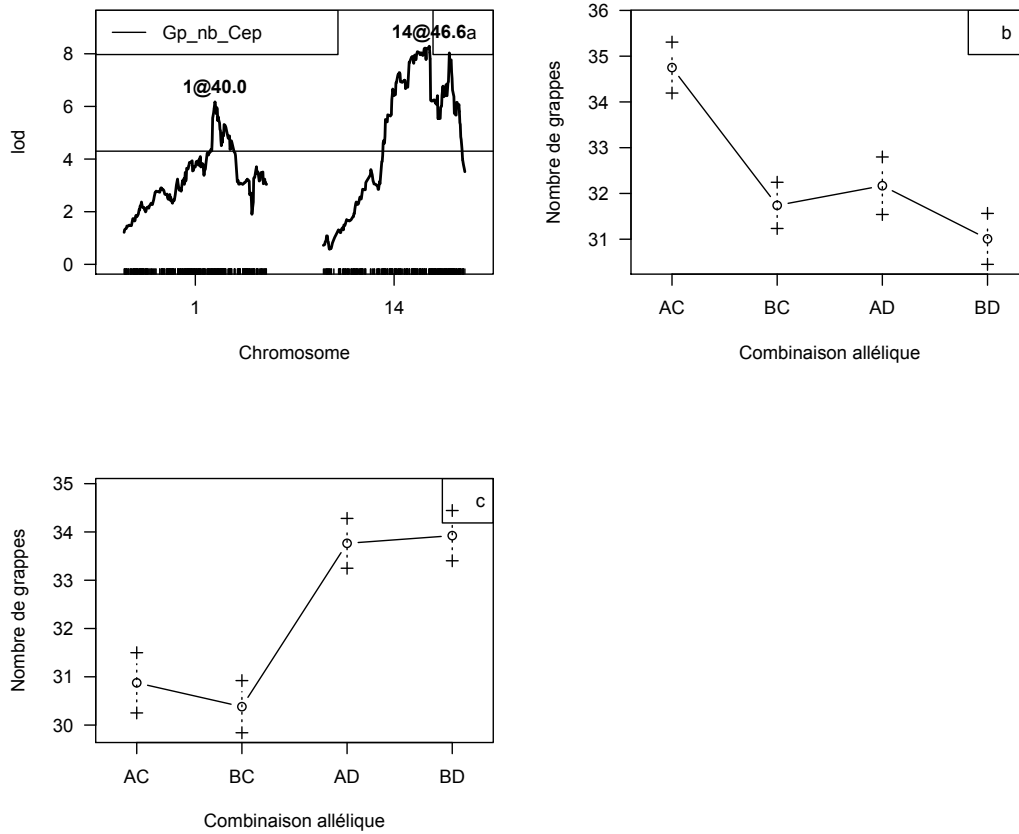


Figure VI.8: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b) et LG14 (c) pour le nombre de grappes récoltées sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

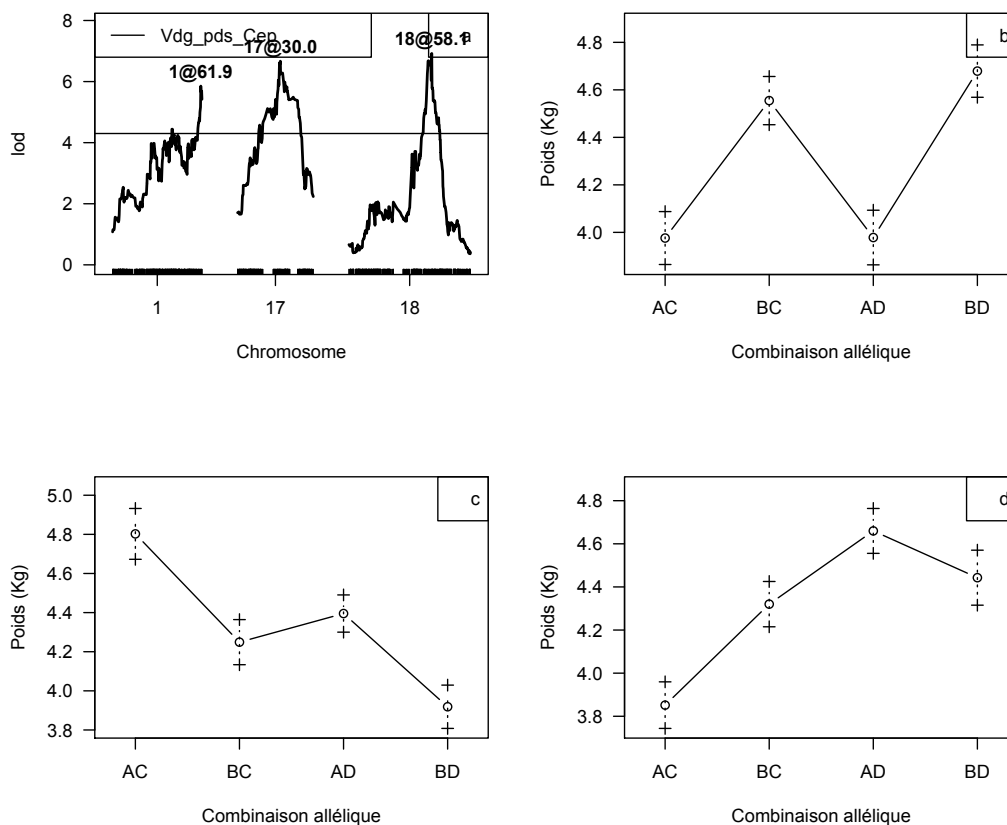


Figure VI.9: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b), LG17 (c) et LG18 (d) pour le poids des grappes récoltées par pieds sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Pour le poids d'une baie verte, cinq QTL expliquant environ 50% de la variance observée, sont détectés sur LG1, 8, 11, 14 et 17. Le QTL du LG17 était le plus fort et expliquait 13% de la variance phénotypique (Figure VI.10). Le QTL du LG 1 provient de IJ119 alors que les QTL des LG 11, 14 et 17 proviennent de Divona. Le QTL du LG8 a été détecté sur la carte consensus et la carte IJ119 mais le graphe des effets alléliques montre un double effet des deux parents : les trois combinaisons AC, BC et AD ont un effet positif.

50% de la variance observée pour le poids d'une baie à mi-maturité dans la population '50025' est expliquée par six QTL détectés sur la carte consensus sur LG1, 8, 11, 14, 17 et 18 (Figure VI.11). Donc en plus des QTL détectés pour le poids d'une baie au stade vert, le QTL du LG18 a un effet sur le poids d'une baie à un stade plus avancé. Ce QTL résulte des variations alléliques des deux parents : seule la combinaison AC n'a pas d'effet sur le poids. De plus, le QTL sur LG18 a un intervalle de confiance de 60 à 69 cM qui chevauche avec l'intervalle de confiance de *Rpv3* : nous avons ici un cas possible de colocalisation avec ce QTL de résistance au mildiou.

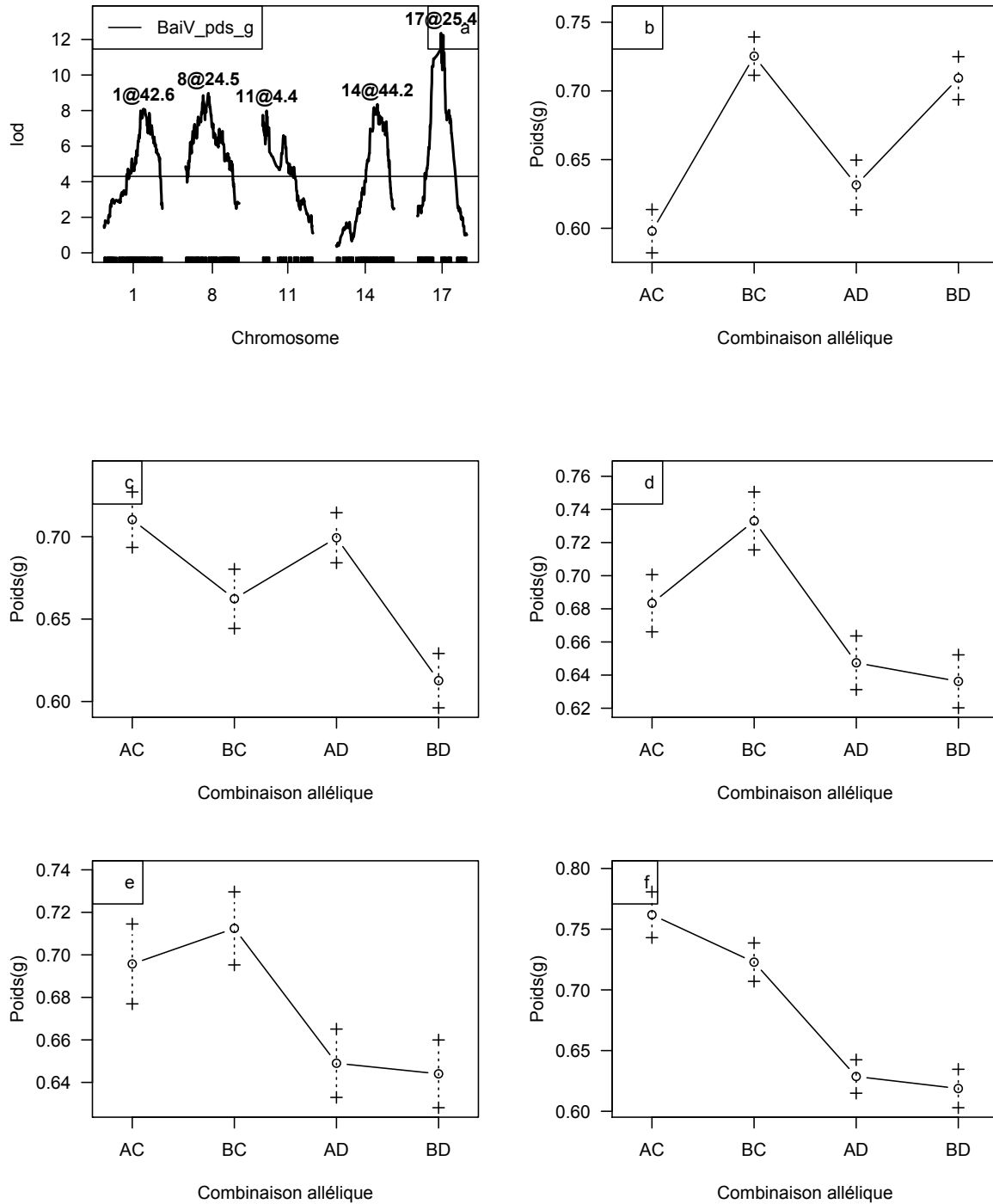


Figure VI.10: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b), LG8 (c), LG11 (d), LG14 (e) et LG17 (f) pour le poids moyen d'une baie verte sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

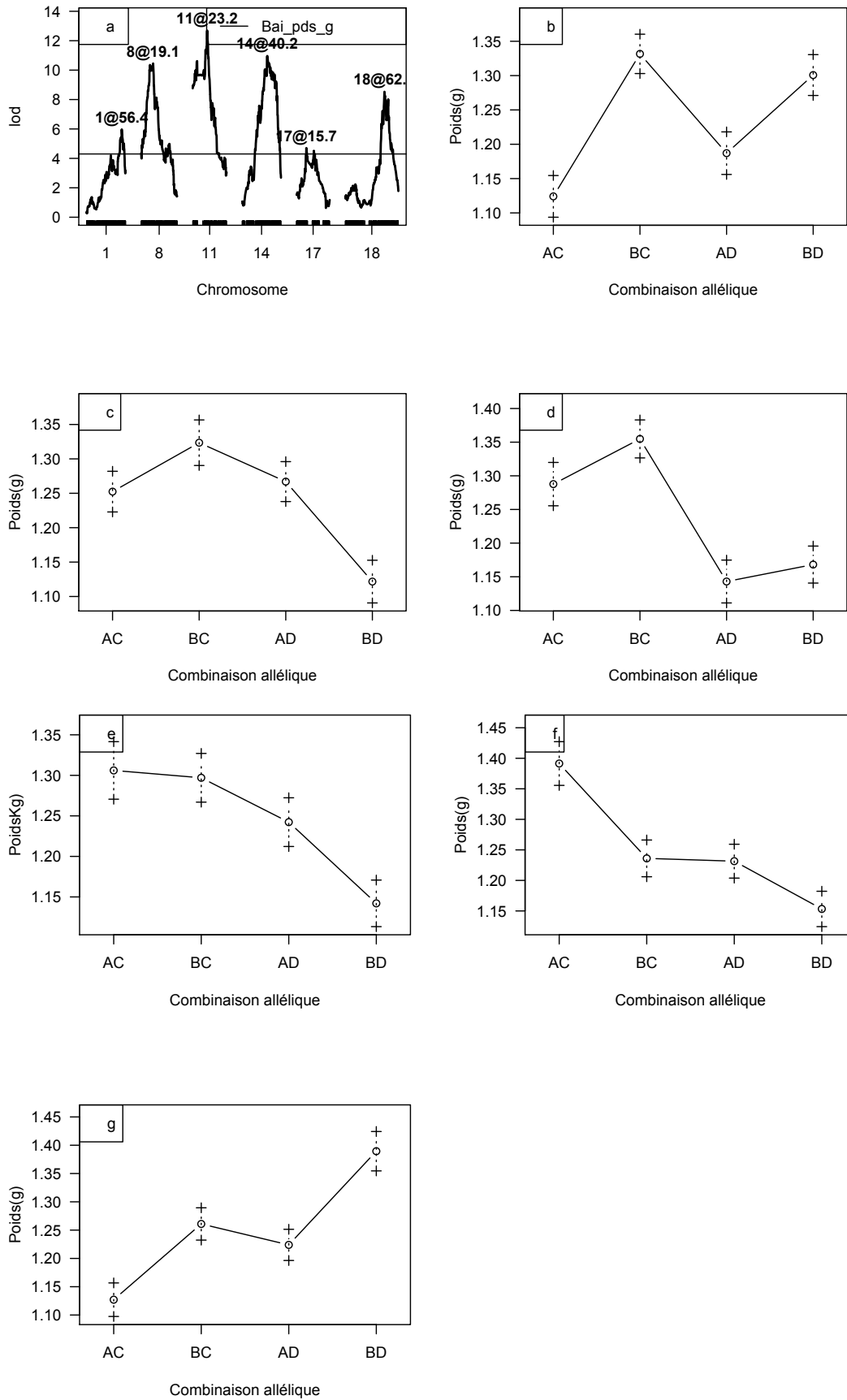


Figure VI.11: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b), LG8 (c), LG11 (d), LG14 (e), LG17 (f) et LG18 (g) pour le poids moyen d'une baie à mi-maturité sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Le modèle additif de la variable taux de rameaux secondaire comprend 4 QTL sur LG 1, 5, 6 et 18 qui expliquent environ 50% de la variance observée (Figure VI.12). Les trois QTL de LG 1, 5 et 18 proviennent de IJ119. La combinaison allélique AC du QTL de LG6 est la seule à avoir un effet significatif. Trois QTL pour le taux de débourrement sur LG 1, 3 et 17 ont été détecté avec des Lod significatifs mais faibles (Figure VI.13). Par conséquent, les intervalles de confiance de ces QTL sont très larges et les positions ne sont pas très précises. Des variations alléliques des deux parents ont conduit aux QTL détectés.

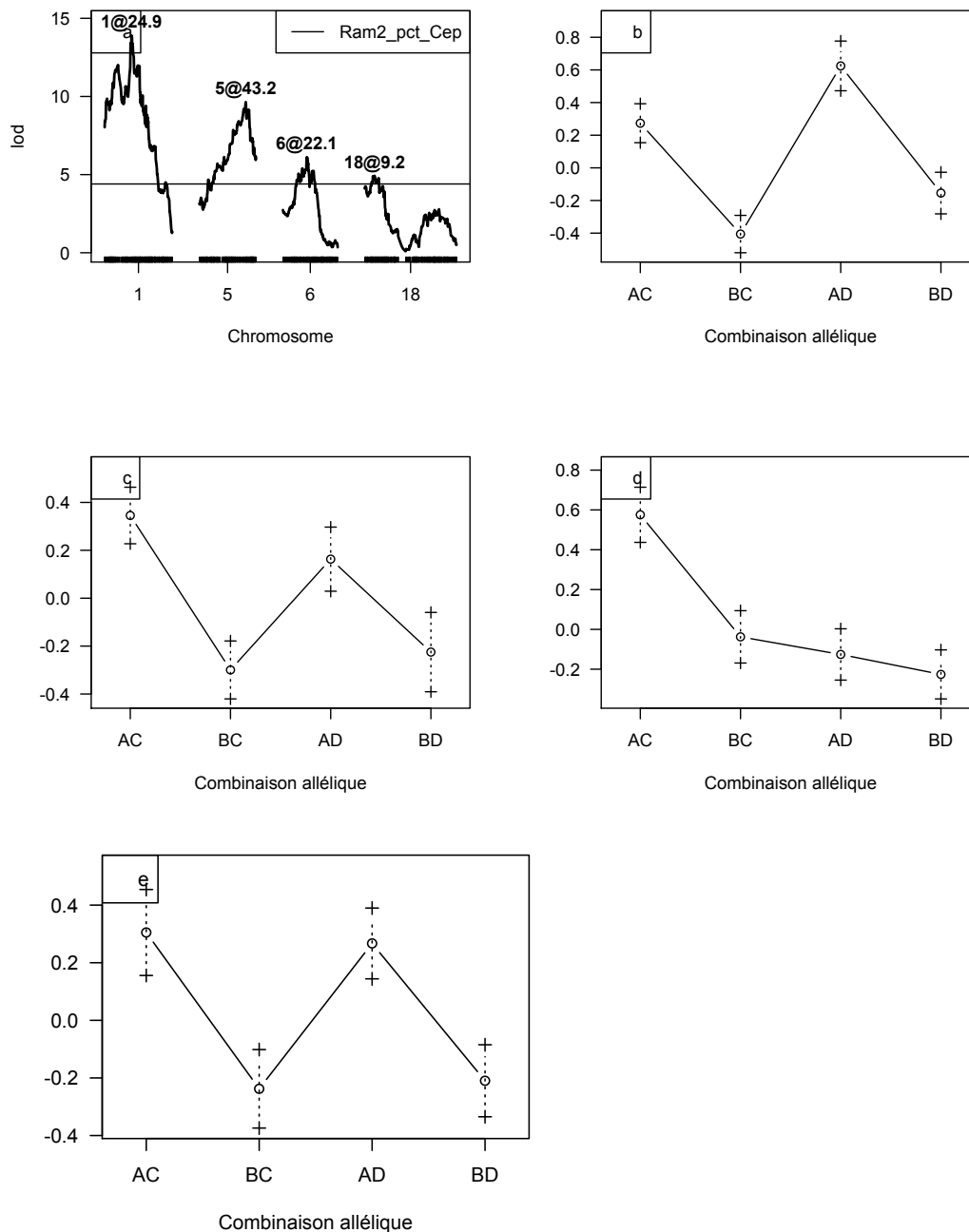


Figure VI.12: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b), LG5 (c), LG6 (d) et LG18 (e) pour le taux de rameaux secondaires (boxcox) sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

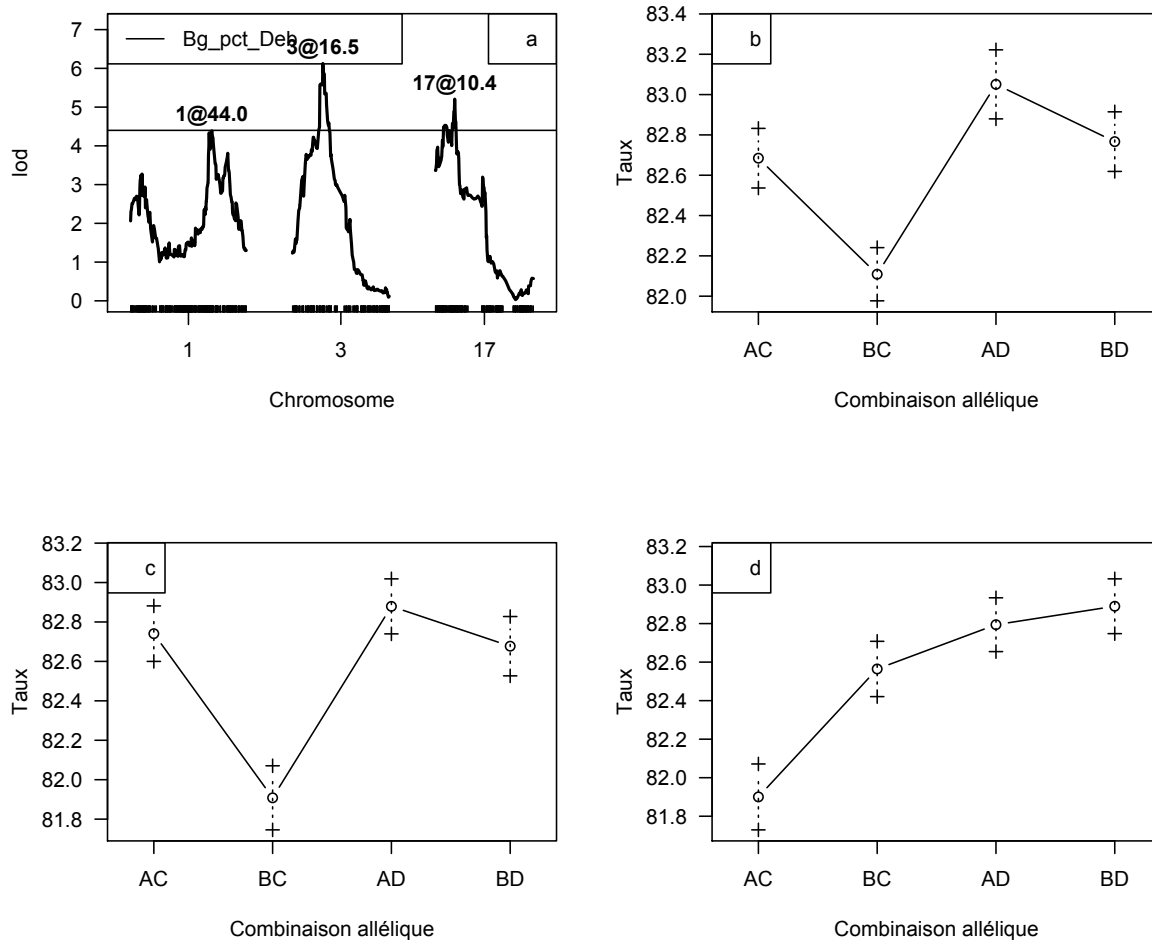


Figure VI.13: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL détectés sur LG1 (b), LG3 (c) et LG17 (d) pour le taux de débourrement sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

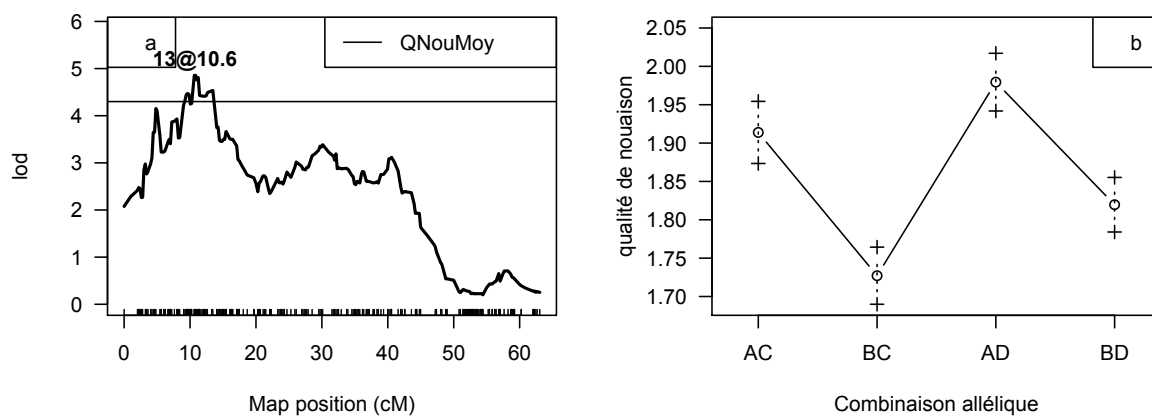


Figure VI.14: Lod score (a) et effets alléliques du QTL détecté sur LG13 (b) pour la qualité de nouaison (boxcox) sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Finalement, la qualité de nouaison a permis de détecter un seul QTL sur LG13, provenant de IJ119, et qui explique 10% de la variance observée (Figure VI.14).

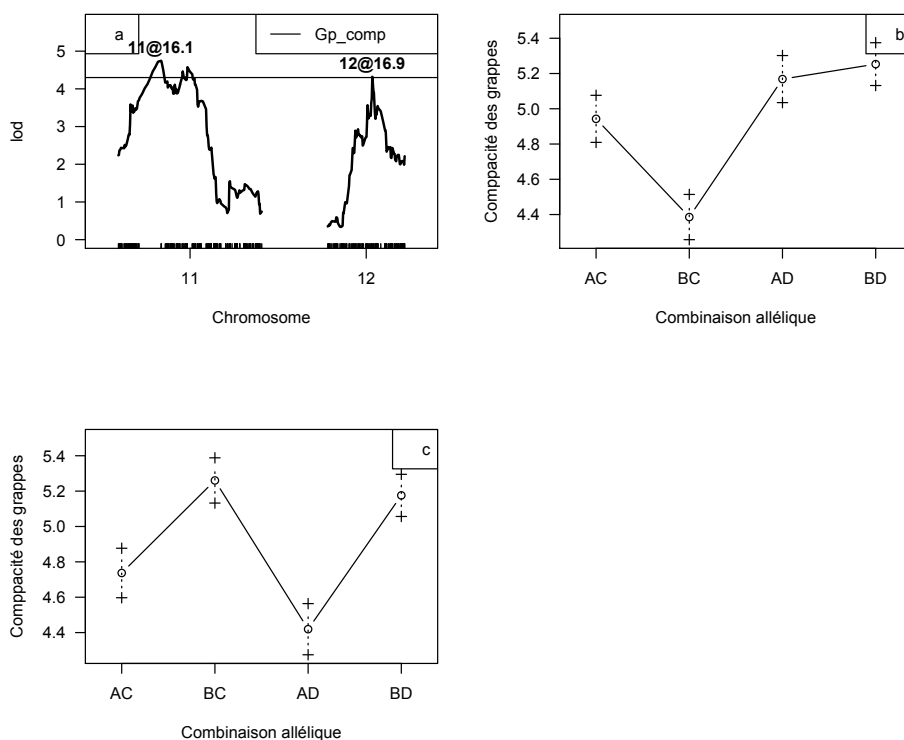


Figure VI.15: Lod score (a) et effets alléliques du QTL détecté sur LG11 (b) et LG12 (c) pour la compacité des grappes sur la carte consensus de la population '50025'. IJ119 (AB) x Divona (CD).

4. Discussion

Une variabilité importante est observée aux niveaux des composantes du rendement dans la population '50025'. Les variables qui ont un lien direct avec le rendement sont évidemment ceux liés aux grappes et aux baies. Un rendement élevé peut être expliqué par un ou plusieurs de ces facteurs.

Bien que le rendement des vignes soit beaucoup influencé par les conditions climatiques et édaphiques, générant ainsi des variations inter-saisonnières, les rendements de cette population étaient au-dessus des moyennes habituellement observées dans le vignoble français, indépendamment de la saison. En moyenne, cette population produit 4.3 Kg de raisins par pied ce qui fait 17.2 tonnes/ha alors que le rendement moyen des vignes de champagne est 7.7 tonnes/ha. Nous sommes sur un cas extrême sur cette population. En observant les composantes du rendement de la population '50025', nous avons remarqué que le poids d'une baie verte ou à mi-maturité ne justifie pas ces rendements élevés puisque la fourchette de variations des poids est bien dans la gamme normale. Aussi, le poids moyen d'une grappe sur les trois saisons est 133 g ce qui correspond à des grappes de taille moyenne mais qui est quand même plus élevé que celui du Chardonnay (110 g). Donc deux facteurs qui font probablement augmenter le rendement dans la population '50025' sont le nombre de baies et le nombre de grappes par pied qui peut atteindre 45 grappes.

Nous avons calculé en plus le nombre de baies par souche et identifié la relation entre le nombre et le poids des baies qui sont liées (Figure VI.16). D'après le graphe ci-dessous, l'augmentation du nombre de baie contribue à une diminution du poids moyen d'une baie ce qui peut être lié aux ressources limitées de la plante. Pour éliminer cet effet et vérifier que les QTL du poids d'une baie ne sont pas biaisés, nous avons calculé le poids moyen d'une baie

selon l'équation linéaire : $y = -0.0002x + 1.7863$. La recherche de QTL avec ces valeurs calculées a permis de détecter deux QTL sur LG8 et 14 qui colocalisent avec les QTL de poids de baies déjà détectés. Donc, deux QTL (LG8 et 14) du poids d'une baie sont expliqués par le nombre de baies par plante et les quatre QTL (LG1, 11, 17 et 18) y sont indépendants.

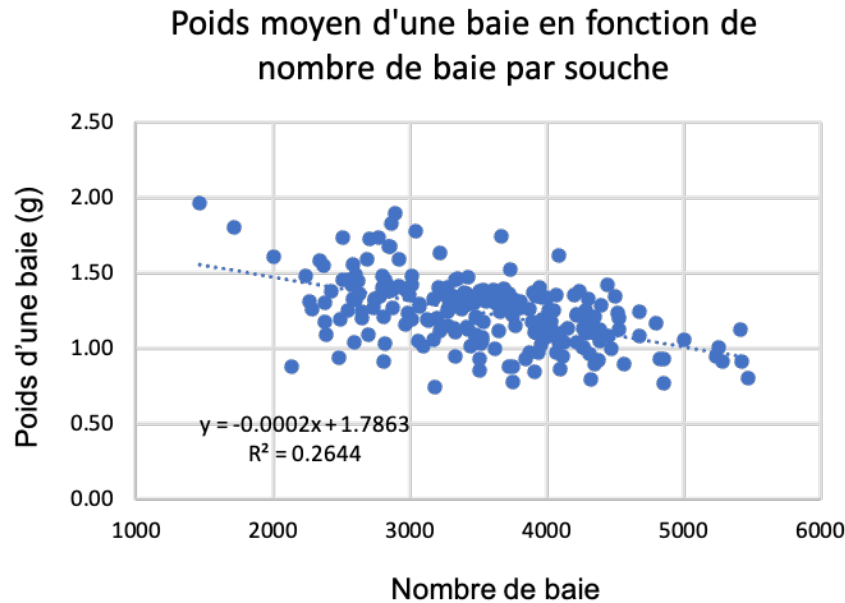


Figure VI.16: Relation entre le poids moyen d'une baie et le nombre de baies par souche.

Plusieurs facteurs génétiques qui déterminent le rendement d'une façon directe ou indirecte ont été identifiés dans cette étude. Sur LG1, quatre QTL ont été détectés dans la même région pour le nombre de grappes, le rendement et le poids d'une baie. L'intervalle de confiance du QTL de rendement chevauche avec celui du QTL de nombre de grappe et du poids d'une baie. La position du QTL de taux de débourrement n'est pas très précise. En observant les effets des différentes combinaisons alléliques des QTL sur LG1, nous avons constaté que les combinaisons alléliques qui augmentent le rendement (allèles AC, BC et BD), augmentent aussi le nombre de grappes et le poids d'une baie. En plus, la combinaison allélique AC augmente le nombre de grappes et diminue le poids d'une baie.

Sur LG14 quatre QTL sont détectés pour le nombre de grappes, la fertilité et le poids d'une baie dans la même région. La relation observée entre les QTL sur LG1 est valide aussi entre les QTL du LG14 ; l'allèle D, augmentant la fertilité et le nombre de grappes, a un effet négatif sur le poids d'une baie verte et à mi-maturité donc quand le nombre de grappes augmentent, le poids des baies va diminuer.

Sur LG17 et 18, les QTL de rendement colocalise avec les QTL du poids d'une baie à mi-maturité et les combinaisons alléliques qui ont un effet positif sur le poids d'une baie augmentent aussi le rendement. Le QTL de rendement et le QTL du poids d'une verte sur LG17 ne vont pas forcément dans le même sens ; l'allèle D provenant de Divona diminue le poids d'une baie alors que la combinaison allélique BD diminue le rendement.

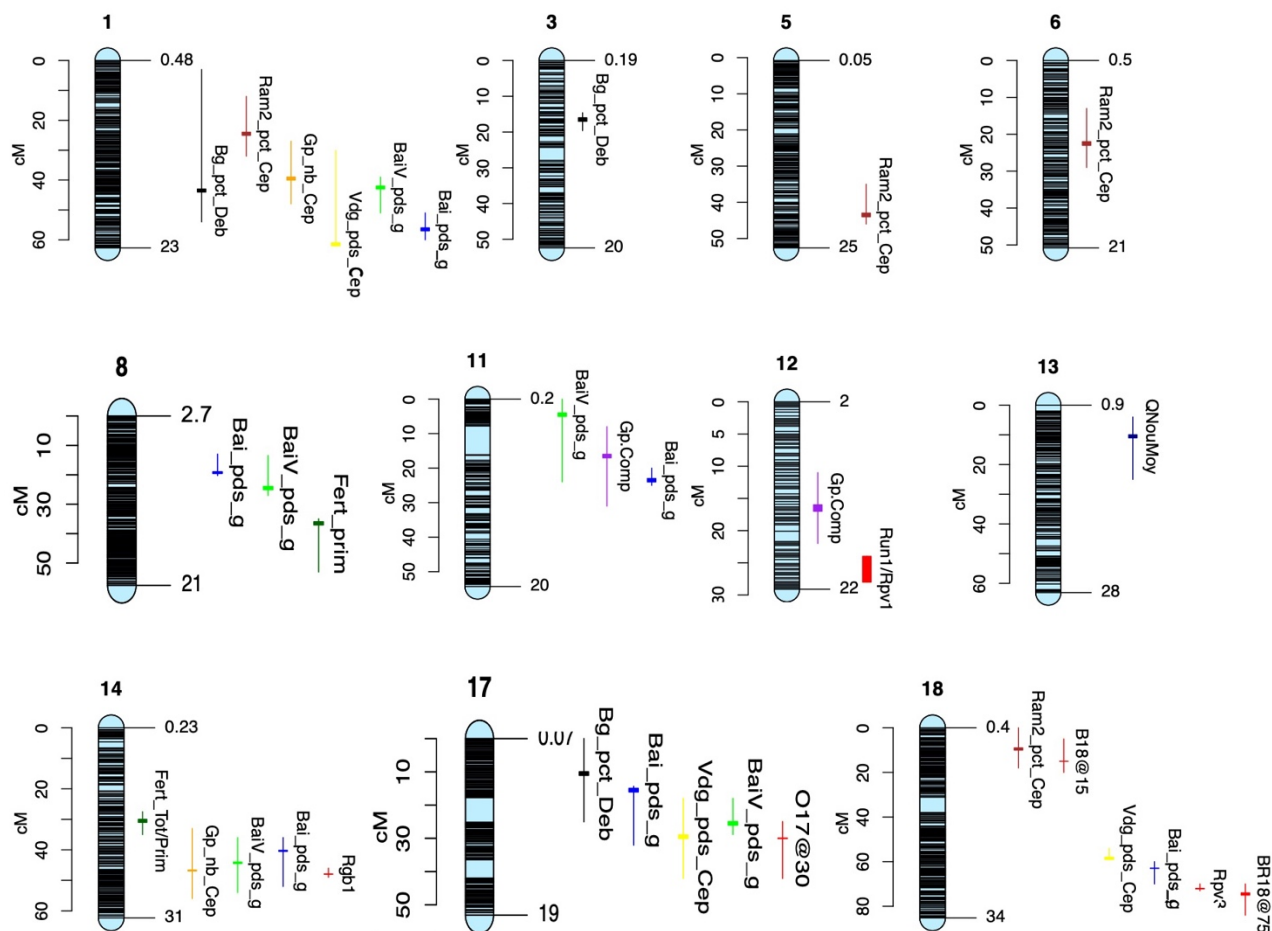


Figure VI.17: QTL des composantes du rendement et de résistance aux maladies sur la carte consensus de la population '50025'.

Plusieurs études ont déjà identifié et publié des QTL liés à la fertilité et au rendement (Tableau VI.3). La variable poids d'une baie semble être le plus polygénique parmi les composantes du rendement, des QTL sur 13 chromosomes sont déjà publiés. Nous n'avons pas effectué la comparaison entre nos QTL et les QTL des autres études car les positions physiques sont issues de versions différentes du génome de référence. Nous avons détecté un nouveau QTL de compacité des grappes sur LG 11 et 12. Un QTL de la qualité de la nouaison sur LG 18 est publié alors que nous avons identifié un nouveau locus sur LG13. À notre connaissance, aucune étude n'a cherché des déterminants génétiques du taux de débourrement. Nous avons identifié trois nouveaux loci sur LG1, 3 et 17.

Tableau VI.3: QTL des composantes du rendement déjà publiés dans différentes études chez la vigne.

Variable	LG	Référence
Fertilité	2	Marguerit et al. (2009)
	3	Grzeskowiak et al. (2013)
	5, 14	Doligez et al. (2010)
Poids d'une baie	1	(Cabezas et al., 2006; Costantini et al., 2008b; Doligez et al., 2013; Houel et al., 2015)

	2	Correa et al. (2015)
	4	(Doligez et al., 2013; Fanizza et al., 2005)
	5	(Doligez et al., 2013; Fanizza et al., 2005; Fischer et al., 2004; Zhao et al., 2015)
	7	(Doligez et al., 2013; Houel et al., 2015)
	8	Doligez et al. (2013)
	9	Cabezas et al. (2006)
	10	Richter et al. (2019)
	11	(Ban et al., 2016; Doligez et al., 2013; Viana et al., 2013)
	12	(Costantini et al., 2008; Doligez et al., 2013)
	13,14	Doligez et al. (2013)
	15	Cabezas et al. (2006)
	17	Doligez et al. (2013)
	18	(Cabezas et al., 2011; Correa et al., 2015; Costantini et al., 2008; Doligez et al., 2013; Doligez et al., 2002; Mejia et al., 2007)
	19	Doligez et al. (2013)
Volume d'une baie	2	Correa et al. (2015)
	6	Marrano et al. (2018)
	12, 17	Richter et al. (2019)
	18	Correa et al. (2015)
Nbr de grappes	2, 7	Houel et al. (2015)
	8	Fanizza et al. (2005)
Poids d'une grappe	5	Fanizza et al. (2005)
	2, 10, 18	Richter et al. (2019)
Compacité d'une grappe	1, 2	Richter et al. (2019)
Qualité de nouaison	18	Zinelabidine et al. (2021)
Rameaux latérales	13	Fischer et al. (2004)

5. Colocalisation avec des QTL de résistance aux maladies

Parmi les QTL détectés pour les composantes de rendement, nous avons identifié 11 loci sur des chromosomes portant des QTL de résistances majeures et mineurs. Deux cas possibles de colocalisation sont mis en évidence. En plus des colocalisations des différents QTL, nous avons évalué le lien entre les QTL de résistances et les QTL agronomiques sur le même chromosome en calculant la probabilité d'avoir une recombinaison séparant les deux loci ou une probabilité de ségrégation.

Sur LG12, un QTL de compacité des grappes (16.9 cM) est détecté à proximité de *Rpv1/Run1* (25.5 cM). Les deux QTL provenant de IJ119 varient dans un sens opposé. Donc, la probabilité que *Rpv1/Run1* et le QTL de compacité des grappes ségrégent ensemble dans cette population est de 84%. Les génotypes résistants auront donc des grappes moins compactes.

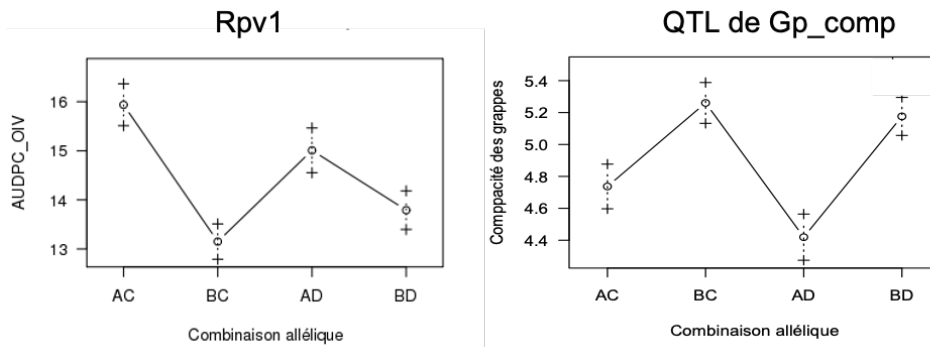


Figure VI.18: Effets alléliques des QTL sur LG12 de la carte consensus.

Dans la région de *Rgb1* sur LG14, cinq QTL ont été détectés. *Rgb1* (47.2 cM) est à 0.6 cM du QTL du nombre de grappe, 3 cM du QTL de *BaiV_pds_g*, 7 cM du QTL de *Bai_pds_g*, et à 17 cM du QTL de *Fert*. Les intervalles de confiance de ces QTL se chevauchent (sauf QTL de *Fert*). *Rgb1* colocalise pratiquement avec le QTL du nombre de grappes. La figure VI.19 montre les effets alléliques de *Rgb1* et des autres QTL. En se basant sur les effets alléliques et les liens entre ces QTL, on constate qu'il y a une probabilité de 98% d'avoir des baies plus petites et 84% une fertilité plus élevée en présence de l'allèle conférant la résistance de *Rgb1*.

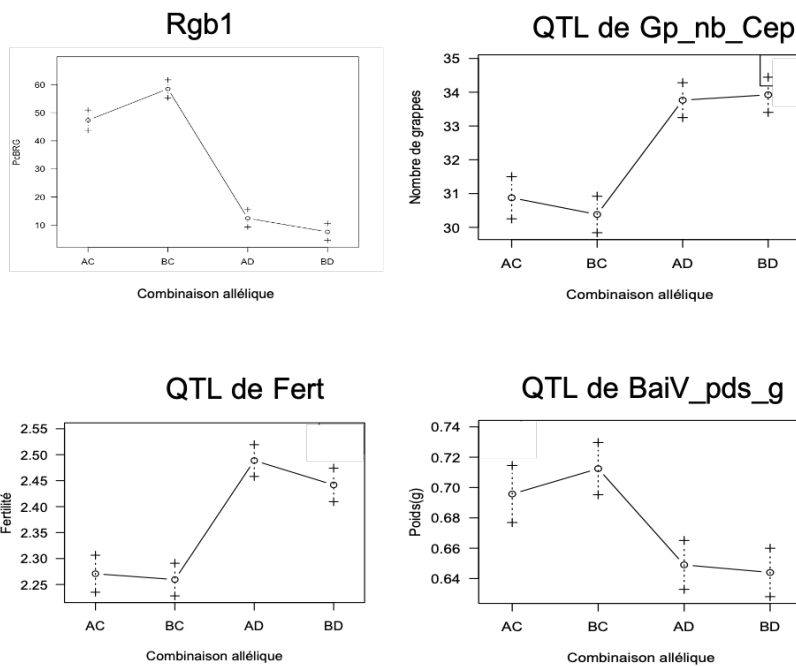


Figure VI.19: Effets alléliques des QTL sur LG14 de la carte consensus.

Sur LG18, un QTL de rendement et de poids d'une baie sont détectés dans la même région que *Rpv3* (75 cM). Bien que l'allèle B de *IJ119* confère la résistance au mildiou, il a un effet positif sur le poids d'une baie et le rendement (Figure VI.20). Dans la population '50025', il y a une probabilité de 88% d'avoir des baies plus grosses et un rendement plus élevé sur les génotypes ayant *Rpv3.1*.

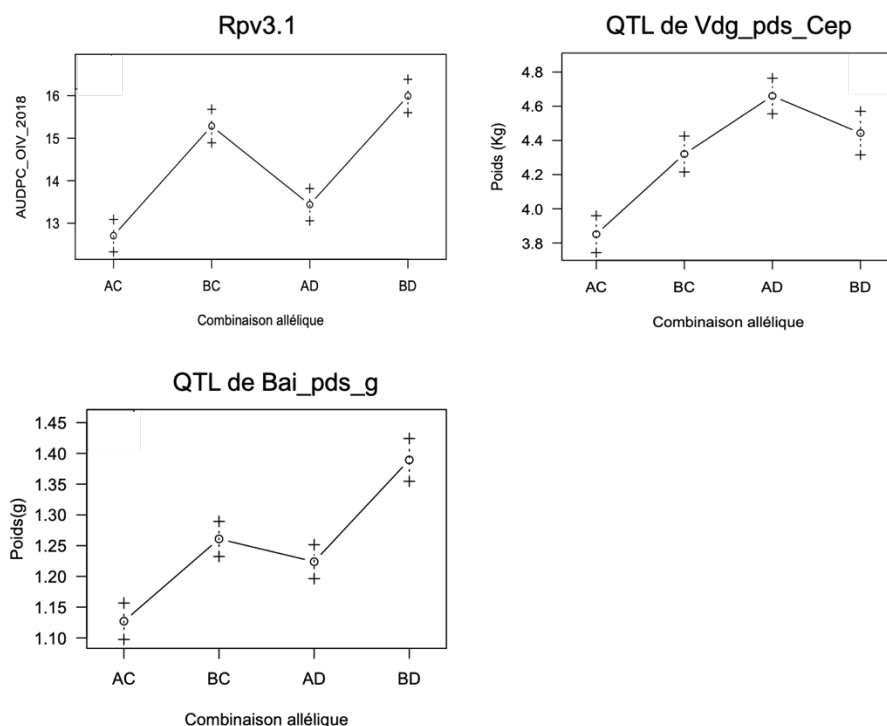


Figure VI.20: Effets alléliques des QTL sur LG18 de la carte consensus.

Des QTL de résistance aux maladies fongiques mineurs sont détectés sur LG7, 17 et 18 dans la population (Chapitre IV). Le QTL de résistance à l'oïdium sur LG17 (position 30 cM) colocalise avec le QTL de rendement. Donc dans la population '50025', un rendement légèrement plus faible est lié au QTL de résistance à l'oïdium O17@30. Le QTL du taux de rameaux secondaires est localisé sur LG18 à 6 cM du facteur de résilience au Botrytis, B18@15. Donc ces deux QTL sont liés avec 94% probabilité de co-ségrégation. Le B18@15 provient des deux parents, le génotype AC est plus sensible au *Botrytis* alors que le QTL du taux de rameaux secondaires provient de IJ119 avec l'allèle A qui augmente le taux de rameaux.

Highlights

- ◆ Le niveau de productivité de la population '50025' est élevé, au-delà du témoin *V. vinifera* cv. Chardonnay. Les variables décrivant les composantes du rendement ségrègent dans la population
- ◆ Les héritabilités des composantes du rendement sont peu stables entre année
- ◆ Au total, 29 QTL sont identifiés pour les composantes du rendement étudiées
- ◆ La résistance au black rot conférée par *Rgb1* est liée à une fertilité plus élevée et à des baies plus petites.
- ◆ La résistance au mildiou conférée par *Rpv3.1* est liée à des baies plus grosses et un rendement légèrement plus élevé.

Chapitre VII :
Étude du développement
végétatif de la population
'50025'

VII. Analyse du développement végétatif de la population '50025'

1. Introduction

La viticulture est exposée de plus en plus à des conditions climatiques contraignantes comme l'augmentation des températures et de la fréquence des événements climatiques extrêmes. Entre l'adaptation au changement climatique et la pression d'avoir des variétés résistantes aux maladies, les programmes de création variétale font face à ce challenge. L'augmentation du nombre de croisements et des génotypes évalués est incontournable pour obtenir une variété la plus proche possible de l'idéotype. Le phénotypage manuel est un facteur limitant dans ce contexte et le besoin d'outils de phénotypage à haut-débit au vignoble augmente. Dans les dernières années, un progrès technique dans le développement des capteurs, l'imagerie et le traitement des données est devenu un appui pour le développement des outils de phénotypage haut-débit chez la vigne (Cadle-Davidson et al., 2019).

L'évaluation de la croissance et la vigueur de la vigne est primordiale pour l'adaptation des vignes au changement climatique. La surface foliaire et le poids de bois de taille sont deux traits importants pour l'évaluation de la vigueur. La surface foliaire détermine la capacité photosynthétique et d'évapotranspiration de la plante et l'équilibre feuilles-fruits est un facteur déterminant de la teneur en sucres des baies, de la date de véraison et de la qualité de la nouaison.

Le LiDAR (Light Imaging Detection and Ranging) est un capteur actif qui génère des données en 3D. Cette technologie est déjà utilisée pour le phénotypage au champ du blé, du maïs et du pommier. Mais il n'y a pas d'exemple d'utilisation du LiDAR pour décrire la variabilité des traits associés à des déterminants génétiques.

Dans cet objectif, nous avons évalué les traits phénotypiques estimés par le LiDAR, monté sur un véhicule agricole, pour identifier les liens phénotype-génotype dans une large descendance d'hybrides interspécifiques de vigne. Nous avons estimé les traits architecturaux liés au volume de la canopée à partir des mesures LiDAR et nous les avons comparés aux données mesurées par les méthodes conventionnelles. L'estimation du volume de bois d'hiver à partir du LiDAR a été validée indirectement par des mesures destructives du poids de la taille. De plus, le volume estimé de la canopée à la véraison à partir du LiDAR a été comparé aux estimations de la surface foliaire exposée, dérivées des images RGB. Les régions génomiques associées à la variabilité génétique des traits étudiés sont détectées par analyse QTL et la capacité de chaque méthode de détecter les QTL associés aux traits de vigueur est évaluée.

2. Electronic phenotyping is effective in describing vine growth and detecting associated genetic loci

short title: LiDAR point clouds and grapevine growth

Elsa Chedid¹, Komlan Avia¹, Vincent Dumas¹, Lionel Ley², Nicolas Reibel², Gisèle Butterlin¹, Maxime Soma³, Raul Lopez-Lozano⁴, Frédéric Baret⁴, Didier Merdinoglu¹, Éric Duchêne^{1*}

¹INRAE, University of Strasbourg, UMR SVQV, 28, rue de Herrlisheim, 68000 Colmar, France

²INRAE, UEAV, 28, rue de Herrlisheim, 68000 Colmar, France

³INRAE, AgroParisTech, Cirad, CNRS, UMR TETIS, 500 Rue Jean-François Breton, 34196 Montpellier, France

⁴INRAE, Avignon Université, UMR EMMAH, UMT CAPTE, 228, route de l'aérodrome, 84914 Avignon, France

*corresponding author Email: eric.duchene@inrae.fr

Abstract

The strong societal demand to reduce pesticide use and adaptation to climate change challenges the phenotyping capabilities of new varieties in the vineyard. High-throughput phenotyping is a way to obtain meaningful and reliable information on hundreds of genotypes in a limited period.

We evaluated traits related to growth in 209 genotypes from an interspecific grapevine cross, both in summer and in winter, using several methods: fresh pruning wood weight, exposed leaf area calculated from digital pictures, chlorophyll concentration in the leaves, and LiDAR-derived apparent volumes. Using high-density genetic information obtained by the Genotyping-By-Sequencing technology (GBS), we detected several regions of the grapevine genome (quantitative trait loci, QTL) associated with the variations of the traits among the progeny.

The detection of significant QTLs, as well as good correlations with traditional methods, show that LiDAR technology is effective in characterizing the growth features of the grapevine. The LiDAR-derived apparent volumes at veraison –total canopy volume– and in winter –pruning wood volume– presented higher heritability and provided better genetic models than the exposed leaf area measured from images and the destructive measurements of the pruning weight. These results highlight the reliability of LiDAR-derived traits for characterizing genetically-induced differences in vine growth. We also report a QTL for the chlorophyll concentration in the leaves.

Our study opens new perspectives for high-throughput phenotyping of grapevines in the vineyard, not only for describing genetic variations, but also the effects of environmental conditions, training systems, or management techniques.

1 Introduction

To meet the challenge of adaptation to climate change and the global demand for grapevine varieties resistant to diseases, the number of grapevine genotypes under evaluation is unprecedented and the need for high-throughput phenotyping methods continuously increases [6].

Estimating growth traits of grapevine plants is mandatory to appropriately describe the effects of training systems [21, 44], management techniques [8, 28, 50], environmental conditions [40], or genotypic effects, both for rootstocks [17, 23, 41] and scions varieties [12].

The leaf area determines the photosynthetic capacities of the plant. A reduced leaf-to-sink ratio can reduce the sugar concentration in berries at harvest [20, 33], delay the dates of véraison [32] and impair fruit set and the number of berries per shoot [13]. Leaf area is also a variable requested for estimating the plants' evaporative demand [26]. Canopy density can also help to describe the microclimate around the clusters and the possible impact of fungal diseases [2, 21], and more recently to adjust the dose of pesticides to use [38].

Several methods were proposed to estimate leaf area for the grapevine [45] but they are usually time-consuming and difficult to use when a lot of factor levels are to be compared. Measuring pruning weight is a popular method to assess grapevine growth capacities because it is the simplest and fastest. However, it remains time-consuming when hundreds of genotypes are to be characterized.

Multi-spectral and hyperspectral cameras onboard UAVs and satellites enabled the estimation of vineyards' architectural parameters [48], leaf area index [24], or leaf biochemical constituents [49]. Additionally, *in situ* optical systems –mainly RGB cameras and multispectral and hyperspectral sensors– were also developed to retrieve different phenotypic traits with a high degree of detail. At the canopy scale, Diago *et al.* [11] developed an automatic method to classify horizontal RGB images of vines predicting plant leaf area and fruit load. At the leaf scale, different empirical approaches were proposed, relating spectral indices with traits associated to plant water status [43, 47] or biotic stress [30]. More recently, computer vision techniques have been successfully applied to detect disease symptoms on vine leaves [14, 29].

The use of LiDAR (Light imaging detection and ranging) optical devices has progressively gained attraction in close-range phenotyping during the last decade [18]. LiDAR are active sensors providing an explicit 3D description of the canopy observed. This technology is highly relevant in the case of vineyards where an accurate description of the actual 3D architecture is necessary to estimate light interception and other downstream eco-physiological processes such as canopy-level photosynthesis or evapotranspiration [25]. The work conducted by Arnó *et al.* [1] was one of the first studies to use a ground LiDAR to estimate architectural traits in vineyards. In such a study, different canopy architectural indicators obtained from LiDAR point clouds such as height, cross-sectional area, canopy volume, and tree area were used to derive a leaf area index with satisfactory results. Later studies have explored as well the use of LiDAR to estimate plant architectural traits, such as leaf inclination or orientation [3], to provide an indirect assessment of winter pruning weight [39, 40] or even retrieving phenological stages from vine volume [37].

LiDAR technology has been already applied to identify the genotype-phenotype relationships for canopy height response to temperature in wheat [22], to identify QTLs explaining canopy height in maize [16], and more recently for apple tree architecture [9]. However, the use of LiDAR to describe the variability of plant vigor associated with genetic factors has never been exploited for vineyards.

The main goal of the present study was to evaluate the performance of phenotypic traits estimated from ground LiDAR to unravel phenotype-genotype associations in a large progeny. We estimated architectural traits related to volume canopy from the LiDAR measurements and compared them against reference manual and indirect indicators of plant vigor. The estimation of winter wood volume from LiDAR was validated indirectly against destructive measurements of pruning weight. Moreover, estimated canopy volume at véraison from LiDAR was compared against estimates of exposed leaf area, derived from RGB images. Quantitative trait loci (QTL) detection was carried out to identify genomic regions associated with the genetic variability of

the destructive –pruning weight– and non-destructive observations of canopy volume, exposed leaf area, and leaf chlorophyll content and, then, assess the ability of each variable to detect genetic factors associated to plant vigor.

2 Material and methods

The experimental and technical design of the study is presented in Figure 1.

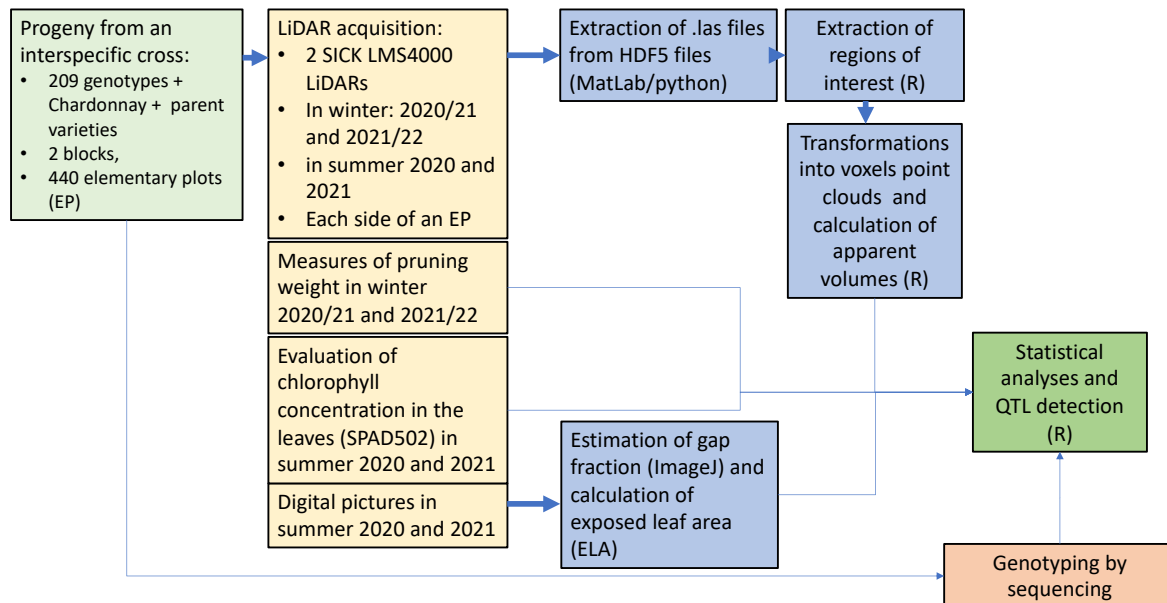


FIGURE 1: Overview of the experimental and technical design of the study.

2.1 Plant material and experimental design

Progeny from a cross between two grapevine interspecific hybrids, IJ119 and Divona was cultivated in the INRAE vineyard in Colmar, France. The female parent IJ119 carries two known downy mildew resistance loci, *Rpv1* and *Rpv3.1*, and two known powdery mildew resistance loci *Run1* and *Ren3*. Divona is a white grape variety from Agroscope (Switzerland) carrying two known downy mildew resistance loci, *Rpv10* and *Rpv3.3*, and the powdery mildew resistance locus *Ren3*.

Vines were grafted on SO4 rootstock in 2015, planted in the field in 2016, and trained with a double Guyot system on a vertical shoot positioning system at a planting density of 4200 plants per ha. The plants were distributed in 11 rows, with 1.7m spacing between rows and 1.4m between plants. A set of 209 genotypes, the parents, and the control variety *Vitis vinifera* cv. Chardonnay were planted according to a randomized complete two-block design. Each genotype was represented by one elementary plot of three plants per block. The control variety, Chardonnay, was represented by six elementary plots of three plants per block.

The soil, deeper than 90 cm, is classified by WRB as "Calcaric Cambisol (arenic, clayic, loamic)" with a loamy texture (>67%).

2.2 Measurements of winter pruning weight

The fresh weight of pruning wood per elementary plot was measured in the field for block 1 and block 2 on February 18, 2021, and only on block 1 on February 9, 2022. Block 2 did not receive any phytosanitary protection during the 2021 growing season to evaluate the field disease resistance. As a result, susceptible genotypes were severely affected, and measuring their pruning weight was meaningless. For the statistical analysis and QTL detection, only the genotypes with at least two adult productive plants in each of the two blocks were considered. The results are expressed as pruning fresh weight per plant ($\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$).

2.3 Retrieval of exposed leaf area from RGB images

The method used was already described [12]. In brief, digital pictures were taken manually by a pedestrian with a Canon 700D camera fitted with a Sigma 12 mm focal lens using a blue curtain as a background. In 2019, only the central plant of each elementary plot in block 1 was photographed. In 2020 and 2021, all the plants in block 1 were photographed. An ImageJ script was then used to calculate the ratio between “green” and “non-green” pixels for each picture. The final score was the percentage of foliage covering the area analyzed (FC). Figure 2a shows an example of images taken on a 3-plant plot of Chardonnay.

Exposed leaf area (ELA), expressed in m^2 per plant, was then calculated according to Carbonneau [5] as $\text{ELA} = 1.40 \times \text{FC} \times S$, where S is a constant calculated with the parameters of canopy geometry; $S = 2.05$ with our training system. Pictures were taken on August 2, 2019, August 4, 2020, and July 22, 2021.

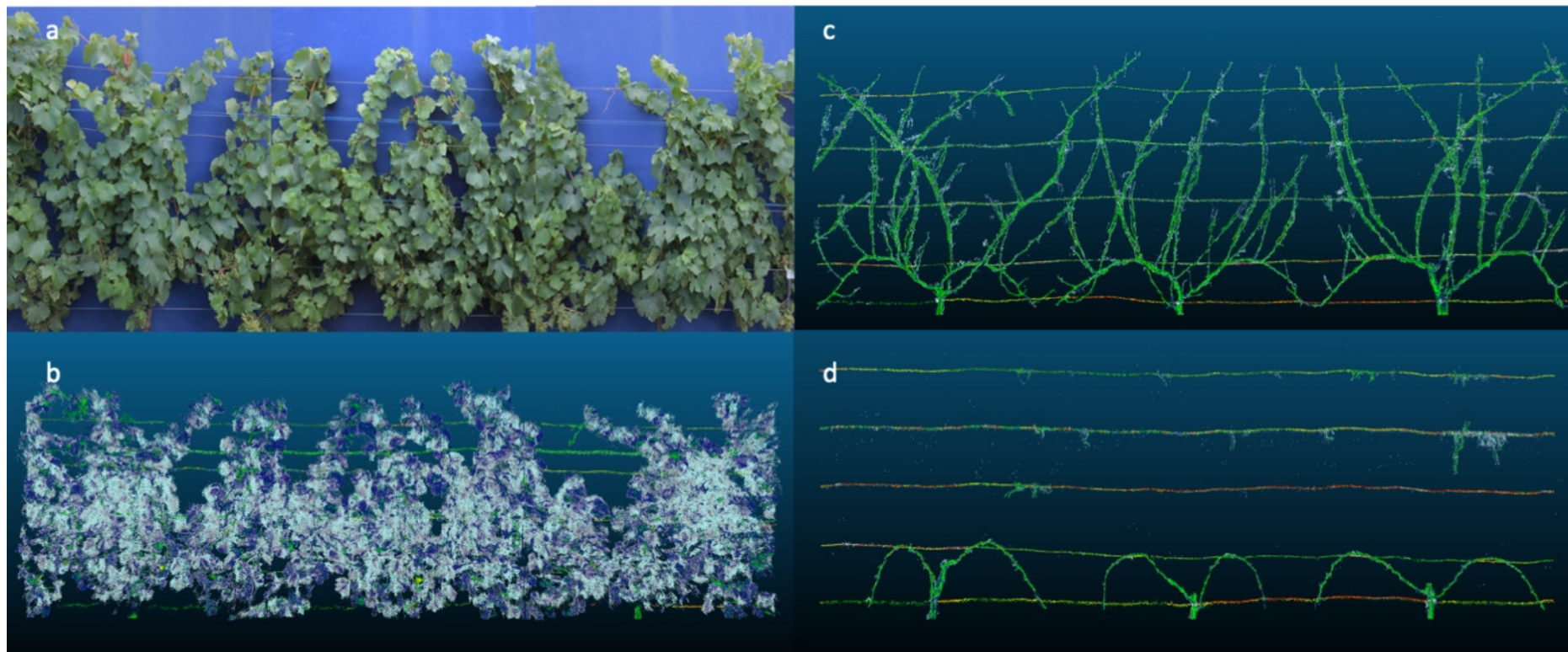


FIGURE 2: Images and point clouds for an elementary plot of Chardonnay. a: assembly of 3 photos taken on August 4, 2020. b: point cloud reconstructed from LiDAR data on August 5, 2020 (véraison) c: point cloud before pruning (February 9, 2021) d: point cloud after pruning (March 17, 2021).

2.4 Indirect estimation of apparent canopy and wood volume from LiDAR point clouds

2.4.1 LiDAR data acquisition

Point clouds of grapevine plants were obtained using the "Light imaging detection and ranging"(LiDAR) technology. Two SICK LMS4000 LiDAR sensors were installed on a frame mounted on a wine tractor (Figure 3). The vertical distance between the two LiDAR sensors was 0.7 m to sample the canopy from the ground to the top. The SICK LMS4000 LiDAR can retrieve information from 0.7 to 3m, has an angular scanning range of 70°, and a scanning frequency of 600 Hz. The angular resolution is 0.0833°. The tractor was traveling at a speed of about 2 km.h⁻¹ The start and stop of LiDAR acquisitions were automatically set at the beginning and the end of each of the 440 elementary plots thanks to the positions recorded by the RTK GPS. Data were obtained for the two sides of each row.

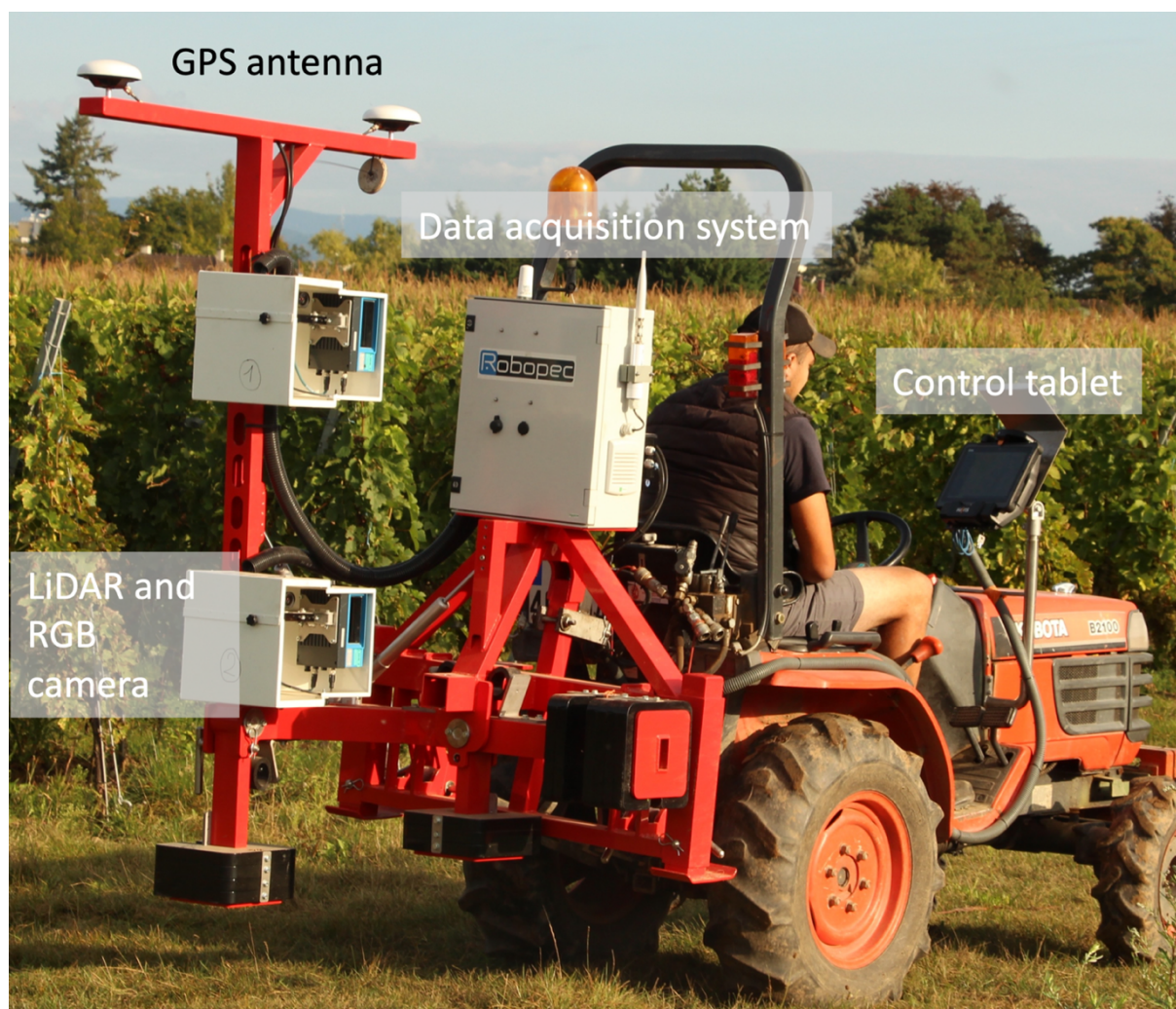


FIGURE 3: Overview of the LiDAR and image acquisition system (RGB images for this study were obtained manually)

Several campaigns were performed: on August 5, 2020, around véraison time (block 1 only), on February 9, 2021 (before pruning), on March 17, 2021 (after pruning), around véraison in 2021 (August 30) and before (February 8) and after (March 8) pruning in 2022. An example of point clouds collected from LiDAR in summer and winter (before and after pruning) is given in Figure 2b-c-d.

2.4.2 Computing apparent volumes from 3D point clouds

Point clouds were generated from the GPS coordinates, the known distance between the GPS antenna and the two LiDARs, and the sensor-target distance measured by the LiDAR, all contained in an HDF5 file for each elementary plot. Point clouds were then converted to a ".las" format and visualized with the CloudCompare software version 2.11.1 (www.cloudcompare.org) when necessary.

LiDAR point clouds were then processed to remove the soil and background impacts as well as the overlapping area covered by the two LiDAR instruments. The 3D point cloud scenes were divided either into 10 mm voxels for canopy data and 5 mm for pruning wood data. This size was chosen to minimize the volumes of the files while keeping a resolution adapted to the size of the organs to characterize (leaves and shoots). Those voxels containing at least one beam impact were then classified as 'vine', whereas those voxels not containing any impact were considered empty. The classified voxel scenes were then split into three equal zones corresponding, respectively, to the three vines present in each elementary plot (example in Figure 4).

Only elementary plots with at least two productive adult plants were kept for statistical analyses. Four values for the number of voxels classified as 'vine' were available per plant: for the upper and the lower LiDAR, and each side of the plant (North and South). Values for the upper and lower LiDAR were added to obtain a single value for each side of the row.

The apparent volume for each plant for each side of the row was then computed as:

$$V_i = N_{v,i} * s$$

where V_i is the apparent volume for plant i (expressed in $L \cdot \text{plant}^{-1}$), $N_{v,i}$ is the number of voxels classified as 'vine' in the area occupied by plant i , and s is the voxel size, in L . In the LiDAR acquisitions taken at veraison, the apparent volume corresponds to the total canopy volume (including leaves and woody parts). The pruning wood volume was calculated as the difference between the wood volume retrieved from the acquisitions in winter before and after pruning: only some small portions of wires visible after pruning were masked by the shoots before pruning (Figure 2c-d). In both cases, the possible occlusion of pixels within an organ was neglected. All the volumes calculated following this approach are probably slightly overestimating the actual canopy volumes as a voxel is considered full when containing a single impact. Moreover, the contribution of metallic wires to LiDAR impacts was considered negligible in summer (Figure 2b) and neutralized by the subtraction approach used for winter data. For these reasons, we prefer to use the term 'apparent volume' to name LiDAR-derived volumes. Anyhow, we assume that all possible biases are the same for all the genotypes and, therefore, that the apparent volumes describe realistically the phenotypic differences.

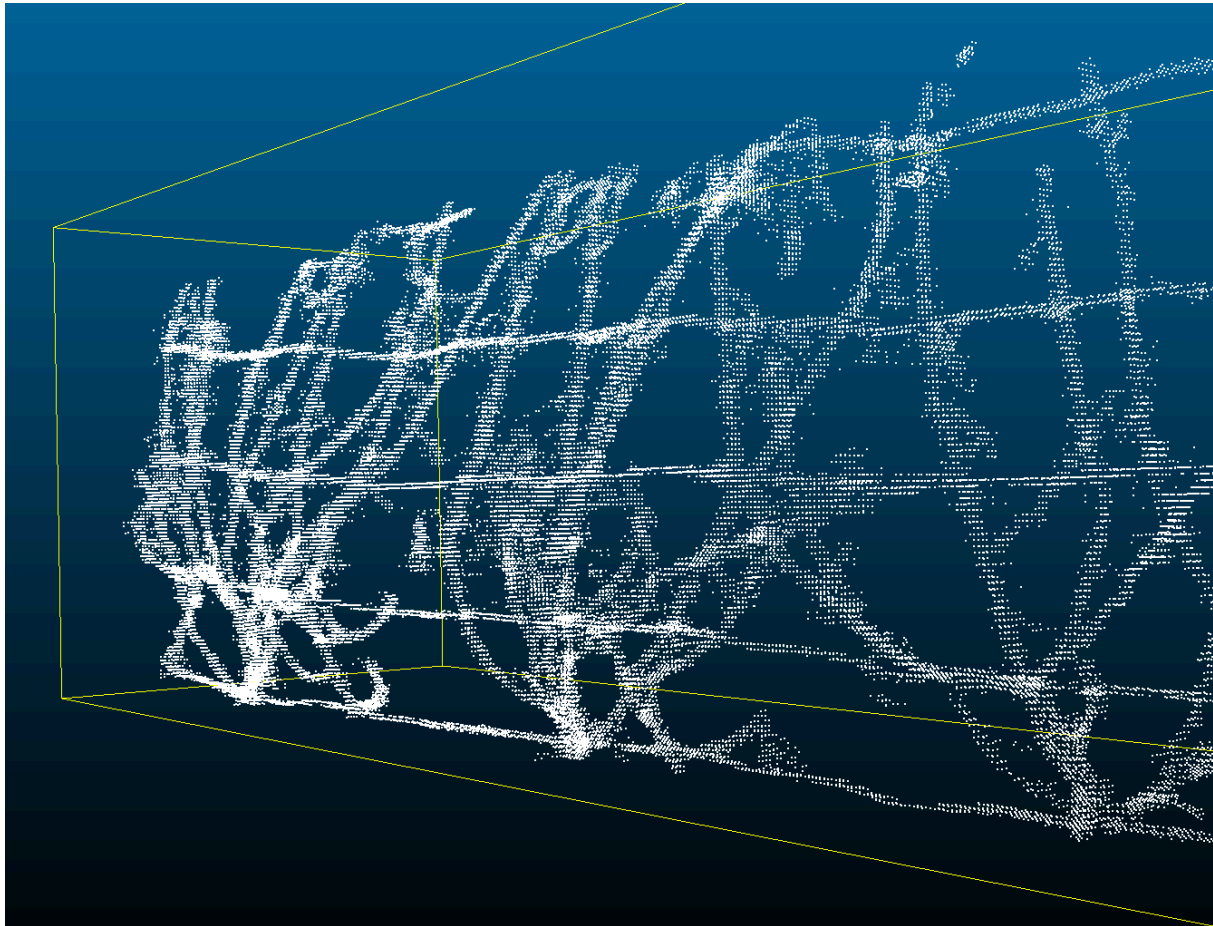


FIGURE 4: Example of a voxelized point cloud. Elementary plot 32305, genotype 1424S, bottom LiDAR, North side of the row, before pruning. 2020/21 winter.

2.5 Indirect leaf chlorophyll content measurement

The chlorophyll content of the leaves was assessed with a KONICA MINOLTA SPAD-502 Chlorophyll Meter (KONICA MINOLTA, INC., Tokyo, Japan). Three consecutive sets of five measures were taken per plant on leaves midway up the canopy. Only the mean of the three measures per plant was used for statistical analysis. Measures were performed on June 4, 2020, and August 25, 2021.

2.6 Statistical analyses and heritabilities

Statistical analyses were performed with R version 4.1.0 [35]. Heritabilities of the means can be defined as $H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)$, where σ_g^2 is the genetic variance and σ_e^2 the environmental variance. When data were obtained on two blocks (pruning weight, LiDAR in February and March 2021), σ_g^2 and σ_e^2 were directly extracted from analyses of variance (anova). Nevertheless, to allow meaningful comparisons among all the datasets, we chose to calculate the heritabilities only on block 1 using the six reference plots of Chardonnay planted across this block. If σ_t^2 is the variance observed over all the genotypes from the progeny in block 1 and σ_e^2 the variance among the 6 plots of Chardonnay, we calculated broad-sense heritabilities as $H^2 = (\sigma_t^2 - \sigma_e^2) / \sigma_t^2$. If applicable, the best linear unbiased predictors (BLUP) were extracted from anovas during the process.

2.7 Genotyping and genetic map construction

Genomic DNA was extracted from young expanding leaves of 249 genotypes using the Qiagen DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen S.A., Courtaboeuf, France) as described by the supplier. Following quality control, DNA samples were analyzed with Genotyping-By-Sequencing (GBS), a method used to unravel Single Nucleotide Polymorphisms (SNP). DNA from each genotype was digested by the ApeKI restriction enzyme to obtain DNA fragments of 100 bp. After the ligation of PCR adapters and barcodes, DNA fragments from 96 genotypes were pooled together to form GBS banks that were sequenced on an Illumina HiSeq4000 platform (paired-end, 2x 100 bp).

The reads were aligned on the *V.vinifera* ‘PN40024.v4’ reference genome [46] using BWA. SNP calling was performed using the `gstacks` command of Stacks v2 pipeline [7]. The output file in Joinmap format was filtered to only keep the most informative and reliable markers. SNPs with more than 10% missing data, with non-Mendelian segregation (χ^2 test, $P < 0.05$) or not consistent with the genotype of the parents, were discarded.

Parental and average genetic maps were constructed using Lep-Map3 [36]. The `ParentCall2` module of Lep-Map3 was used to call parental genotypes, the `SeparateChromosomes2` module was used to split the markers into 19 linkage groups and the `OrderMarkers2` module was used to order the markers within each linkage group using 30 iterations per group, and finally computing genetic distances. The phased output data were converted into R/qtl format (4way-cross) for R software [4].

2.8 Quantitative trait loci detection

Quantitative trait loci (QTL) detection was performed on the consensus map with the R/qtl software [4] using the multiple imputation method (“draws”=64) and the one-dimension scan command `scanone`. LOD (logarithm of odds, that evaluates the likelihood of the presence of a QTL) significances were ensured with permutation tests (1000 permutations). QTL models were constructed step-by-step after the refinement of the QTL position (`refineqtl`), and the search for supplementary QTLs (`addqtl`). The LOD score and the percentage of variance explained by a QTL in a QTL model were assessed with analyses of variance using type III sums of squares (`fitqtl`). Confidence intervals were calculated as Bayesian credible intervals (`bayesesint`) with a probability of coverage of 0.95. As the position of markers is included in the names of the markers, using the “expand to marker = true” option allowed direct access to the physical positions of the confidence intervals in the PN40024.v4 reference genome [46]. The LinkageMapView package [31] was used for drawing QTL positions on the consensus genetic map.

3 Results

3.1 Validation of LiDAR-derived canopy and wood volumes to assess vine growth

The relationships between LiDAR-derived canopy volumes against ELA and pruning weight for the 2020/2021 growing season are presented in Figure 5. The apparent canopy volume at veraison is strongly correlated with the ELA measured from digital photographs ($R^2=0.79$), which is considered the reference methodology to measure this trait in the field. In the 2021/2022 growing season, the correlation is also high ($R^2=0.69$, Figure 6) but analyses of covariance show that the mathematical relationships between LiDAR-derived canopy volumes

and ELA are not the same for the two growing seasons (data not shown). The better correlation between years between LiDAR data than with digital pictures (0.52 vs. 0.42; Figure 6) suggests that image analysis is less reproducible, presumably due to uncontrolled lighting conditions, and could explain this observation.

Similarly, apparent pruning wood volume derived from LiDAR point clouds is positively correlated with destructive measurements of pruning fresh weight ($R^2=0.59$ and 0.46 in 2020/2021 and 2021/2022, respectively, Figure 5b and Figure 6). However, the relationship between the pruning wood volume estimated with LiDAR data and the weight tends to be weaker as the values increase. The linear model describing this relationship is different in the years 2020 and 2021. A variation from year to year of the density of the pruning wood could explain this result. Figure 6 also shows that the correlations between apparent canopy and wood volume, both derived from LiDAR, are stronger ($0.43 < R^2 < 0.59$) than the ones observed between ELA and pruning weight ($0.24 < R^2 < 0.27$). A weak but significant opposition between the chlorophyll content and the exposed leaf area was observed in 2020 (Supp Table S1).

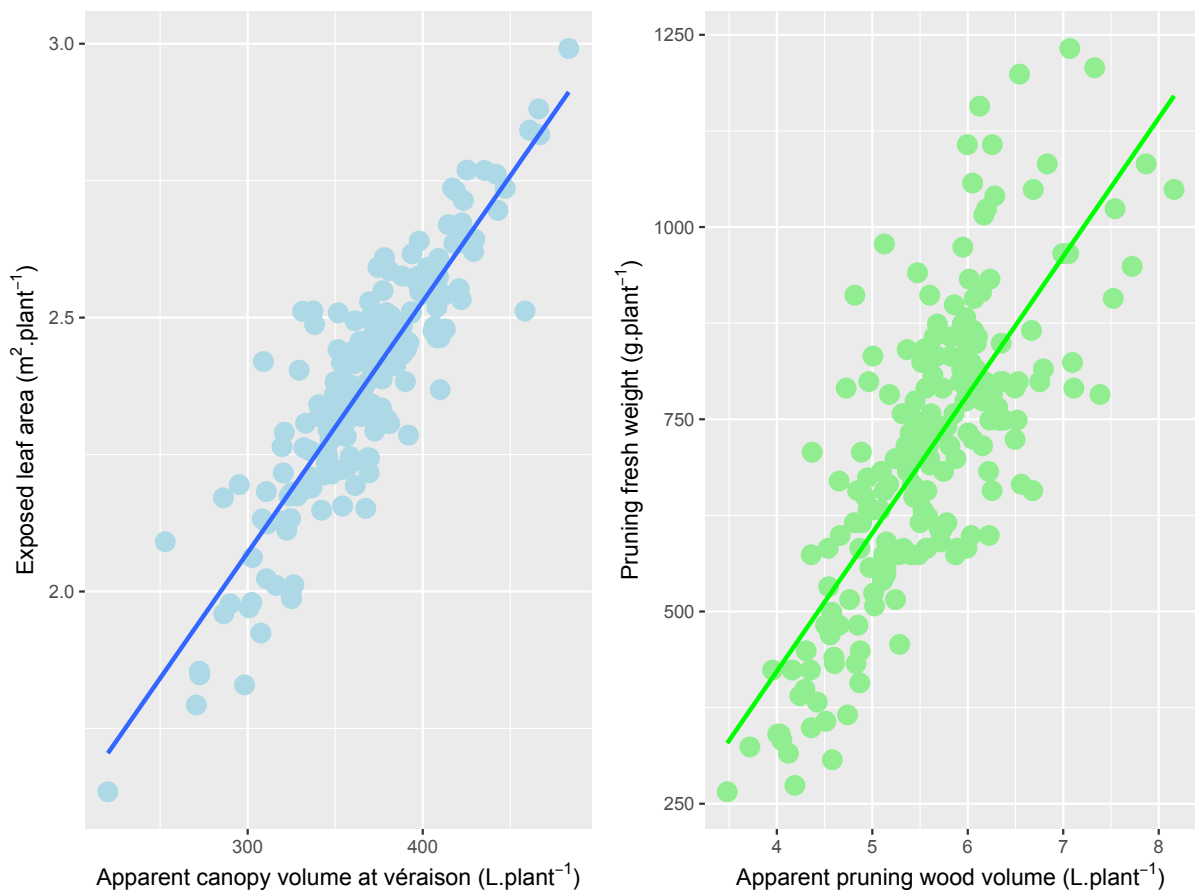


FIGURE 5: Relationships between apparent volumes calculated with LiDAR data and exposed leaf area (a), pruning fresh weight (b) for the 2020/2021 growing season.

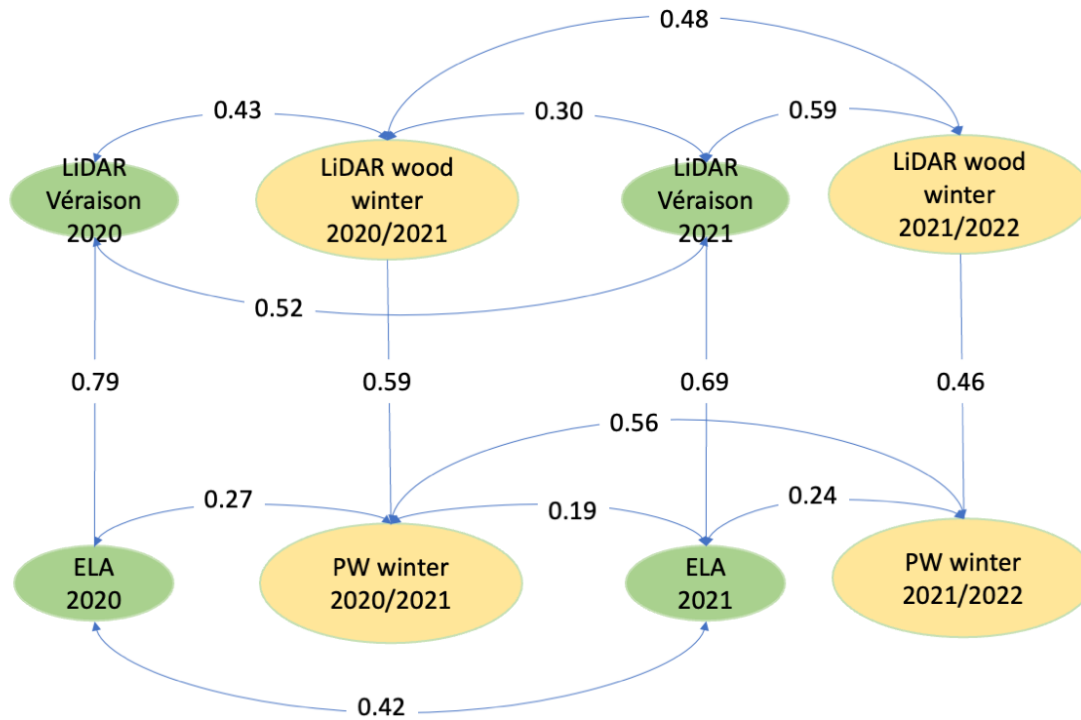


FIGURE 6: Diagram showing the coefficients of determination R^2 between relevant variables. All the relationships were statistically significant at least at $p < 10^{-9}$. PW = pruning weight. ELA : Exposed Leaf Area. In green: variables for the canopy in summer. In yellow: variables for the dormant tissues in winter.

3.2 Heritability of direct and indirect measurements of vine growth and chlorophyll content

All the traits, except ELA 2019 and 2021 did satisfy the criteria of normality according to a Shapiro-Wilk test (Figure 7, Supp Table S2). The statistics for all the direct and indirect measurements (ELA, pruning weight, canopy and wood apparent volumes) for the Chardonnay cultivar in block 1, the parent genotypes, and the progeny are presented in Table 1.

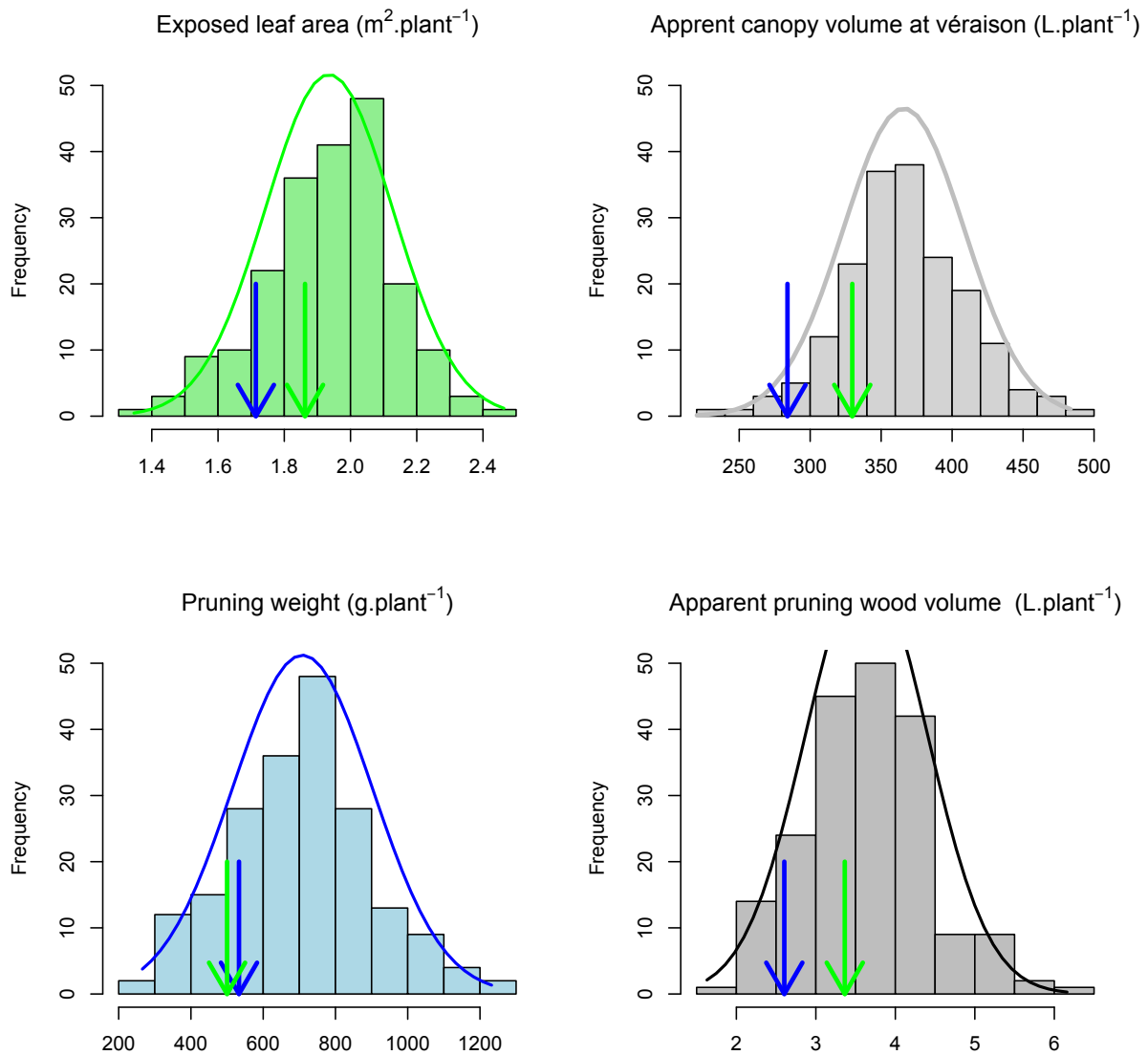


FIGURE 7: Segregations observed for four traits for the 2020/2021 growing season. Blue arrow = IJ119. Green arrow = Divona. All these segregations did not diverge significantly (p -value > 0.05) from a normal distribution according to a Shapiro-Wilk test (see Supp Table S2).

TABLE 1: Descriptive statistics, heritabilities of the traits and differences between the two parents

Trait	Vintage	Progeny					Chardonnay		H ²	Divona	IJ119	P-value‡
		n	Min	Mean	Max	Var	Mean	Var		mean	mean	
Exposed leaf area (m ² plant ⁻¹)	2019	177	0.99	1.96	2.59	0.12	1.70	0.02	0.84	2.56	1.47	NA
	2020	204	1.35	1.93	2.46	0.04	1.94	0.02	0.44	1.86	1.71	0.51
	2021	206	1.57	2.14	2.57	0.05	2.04	0.04	0.16	2.33	1.84	<0.001
Chlorophyll content (unit less)	2020	204	242.0	316.8	403.8	854.5	298.4	268.3	0.69	281.7	293.0	0.60
	2021	208	233.9	320.7	375.2	713.1	327.3	51.3	0.93	280.8	268.3	0.62
Apparent canopy volume at véraison (l.plant ⁻¹)	2020	184	220.2	365.6	483.4	1850.8	345.8	393.3	0.79	329.7	284.0	0.03
	2021	172	214.4	305.4	390.7	1334.1	269.9	455.9	0.66	305.9	298.3	0.85
Apparent pruning wood volume (l.plant ⁻¹)	2020	197	1.54	3.59	5.75	0.727	3.04	0.122	0.83	3.36	2.60	0.001
	2021	199	2.15	4.96	8.15	1.13	3.51	0.113	0.79	3.37	2.68	NA
Pruning fresh weight (g.plant ⁻¹)	2020	197	200	709	1466	44316	700	29777	0.33	500	533	0.73
	2021	201	240	677	1390	41879	523	4426	0.89	341	345	NA

‡ for the difference between the two parents. *, **, ***: <0.05, 0.01, 0.001, respectively, NA: data on one block only

The parents were significantly different for at least one year for all the traits, except for chlorophyll content. Divona was more vigorous than IJ119 for the canopy parameters.

Overall, LiDAR-derived traits on canopy growth presented the highest heritability (Table 1) in both the 2020 and 2021 years. Heritability was above 0.79 for the apparent pruning wood volume, and above 0.66 for the total canopy volume at veraison. The ELA presented a high heritability only in 2019 (0.84), but it was substantially lower in the years 2020 and 2021 (0.44 and 0.16, respectively). Similarly, the heritability of the actual pruning weight was quite variable depending on the year: 0.33 in 2020 and 0.89 in 2021.

The heritability of leaf chlorophyll content was also high (0.69 in 2020 and 0.93 in 2021) comparable, in terms of genetic variance explained, to the apparent volume of pruning wood.

3.3 Genetic maps and detection of QTLs for canopy volume and pruning wood

Genetic information from 249 genotypes of the population was used for the construction of two parental maps and one consensus map which all display 19 linkage groups (LG) and a high marker density of 0.1 cM between markers, on average. The consensus map, with a total length of 1017.3 cM, contains 28 207 SNP. The female map has 19 930 SNP with a total genetic length of 1105.3 cM and the male map has 20 093 SNP covering 1100 cM. Genetic and physical distances of markers in the maps are highly correlated ($r > 0.97$, Spearman correlation test). Detailed information is presented as Supplementary Table S3 and Figure S1.

QTLs detected with canopy features were highly significant (Table 2, Figure 8). For the ELA estimated on digital images (ELA), only a QTL on chromosome 1 was significant for the three growing seasons. QTLs on chromosomes 3, 10, and 19 were detected for only a single year. In comparison, with LiDAR data, QTLs on chromosomes 1 and 10 were detected both in 2020 and 2021, had higher LOD scores and the complete QTL models explained approximately 28% and 44% of the total variance in 2020 and 2021, respectively, which was higher than with digital pictures (Table 4). The QTLs for the chlorophyll content on chromosomes 7 and 13 did not colocalize with QTLs for the canopy volume, suggesting that the genetic factors controlling the chlorophyll content of the leaves are independent of genetic factors controlling growth capacities.

TABLE 2: QTLs detected for the canopy

Variable	Vintage	Chrom.	Marker inf.	Borne inf (cM)	Borne inf (bp)	Marker max.	Pos. max (cM)	Pos. max (bp)	Marker sup	Borne sup (cM)	Borne sup (bp)	LOD threshold at p = 0.05	LOD Max	%Var
Exposed leaf area	2019	1	chr1_3090257	11.3	3090257	chr1_9317790	40.0	9317790	chr1_10780610	43.0	10780610	4.50	5.09	12.4
	2020	1	chr1_3080452	11.9	3080452	chr1_9345396	39.0	9345396	chr1_10780610	43.0	10780610	4.27	5.53	10.4
		10	chr10_18027354	37.4	18027354	chr10_23741952	39.6	23741952	chr10_23582004	39.6	23582004	4.27	6.95	13.3
	2021	1	chr1_1513051	5.4	1513051	chr1_3080452	11.8	3080452	chr1_7439817	32.3	7439817	4.32	6.71	11.9
		3	chr3_144244	1.2	144244	chr3_3305060	18.3	3305060	chr3_4629328	30.5	4629328	4.32	4.77	8.3
		19	chr19_18046877	36.0	18046877	chr19_22101414	42.2	22101414	chr19_23554673	46.2	23554673	4.32	4.63	8.0
Apparent canopy volume at véraison	2020	1	chr1_3090257	11.3	3090257	chr1_9345396	39.0	9345396	chr1_9705116	41.0	9705116	4.39	7.93	16.29
		10	chr10_17185371	36.3	17185371	chr10_22825196	38.6	22825196	chr10_23582004	39.6	23582004	4.39	6.68	13.5
	2021	1	chr1_3080452	11.8	3080452	chr1_3740718	16.7	3740718	chr1_9217371	39.0	9217371	4.45	9.30	15.7
		10	chr10_10672133	29.5	10672133	chr10_22058347	38.2	22058347	chr10_23582004	39.6	23582004	4.45	6.24	10.1
		9	chr9_3328455	1.2	3328455	chr9_6306135	10.2	6306135	chr9_9235678	15.1	9235678	4.45	6.01	9.7
		5	chr5_4706286	15.3	4706286	chr5_6248776	23.9	6248776	chr5_11731166	34.9	11731166	4.45	5.10	8.1
Chlorophyll content	2020	7	chr7_23198477	63.7	23198477	chr7_23715663	66.5	23715663	chr7_27803890	75.7	27803890	4.26	7.93	14.2
		7	chr7_228009	0.4	228009	chr7_1603588	7.6	1603588	chr7_9546705	34.1	9546705	4.26	4.50	7.7
		13	chr13_669746	5.4	669746	chr13_2875318	10.6	2875318	chr13_6773780	26.1	6773780	4.26	5.25	9.1
	2021	7	chr7_2533757	70.7	25337572	chr7_26876058	74.5	26876058	chr7_27803890	75.7	27803890	4.50	5.06	10.6

TABLE 3: QTLs detected during winter

Variable	Vintage	Chrom.	Marker inf.	Borne inf (cM)	Borne inf (bp)	Marker max	Position Max (cM)	Position Max (bp)	Marker sup	Borne sup (cM)	Borne sup (bp)	LOD threshold at $p = 0.05$	LOD Max	%Var
Apparent pruning wood volume	2020	1	chr1_2543463	9.4	2543463	chr1_4109564	19.3	4109564	chr1_4313647	21.1	4313647	4.3	12.3	17.4
		3	chr3_1124937	5	1124937	chr3_1766835	8.8	1766835	chr3_2612920	15.3	2612920	4.3	6.1	8
		5	chr5_4445752	12.7	4445752	chr5_5617437	19.5	5617437	chr5_9669620	32.5	9669620	4.3	4.8	6.2
		18	chr18_10151265	46.2	10151265	chr18_11270002	52	11270002	chr18_13475622	60.3	13475622	4.3	6.1	8.1
		19	chr19_8878385	25.1	8878385	chr19_9478850	28.5	9478850	chr19_9766230	30.1	9766230	4.3	9	12.2
	2021	1	chr1_3099564	11.85	3099564	chr1_3783694	17.27	3783694	chr1_8029908	34.34	8029908	4.4	5.31	9.3
		9	chr9_3076366	0.6	3076366	chr9_3659812	2.2	3659812	chr9_6058593	10.04	6058593	4.4	5.11	8.9
		10	chr10_13160924	33.93	13160924	chr10_22762697	38.59	22762697	chr10_23601946	39.56	23601946	4.4	6.09	10.8
Pruning weight	2020	1	chr1_2479357	8.8	2479357	chr1_4109564	19.3	4109564	chr1_5293722	25.7	5293722	4.33	7.47	12
		5	chr5_5088536	16.3	5088536	chr5_5571412	19.3	5571412	chr5_9669620	32.5	9669620	4.33	6.48	10.3
		8	chr8_2739496	0	2739496	chr8_13490375	20.9	3490375	chr8_14001221	25.3	14001221	4.33	5.59	8.8
		18	chr18_11386757	52.5	11386757	chr18_13155251	59.9	13155251	chr18_18446488	64.1	18446488	4.33	6.31	10
	2021	1	chr1_3080452	11.84	3080452	chr1_4341347	20.88	4341347	chr1_5506983	26.3	5506983	4.39	4.81	8.3
		9	chr9_3091124	0.4	3091124	chr9_3328455	1.21	3328455	chr9_5448053	7.43	5448053	4.39	5.09	8.8
		18	chr18_11454398	52.85	11454398	chr18_12942084	59.08	12942084	chr18_25595240	70.72	25595240	4.39	6.27	9.9

TABLE 4: Summary of QTL models

Season	Vintage	Trait	Chromosomes	Overall LOD	%Var
Summer	2020	Exposed leaf area	1,10	10.91	21.8
		Apparent canopy volume at véraison	1,10	12.3	27.8
		Chlorophyll content	7,7,13	14.31	27.6
	2021	Exposed leaf area	1,3,19	14.04	27.0
		Apparent canopy volume at véraison	1,10,9,5	21.86	44.3
		Chlorophyll content	7	5.06	10.6
Winter	2020	Pruning weight	1,5,8,18	19.79	37.0
		Apparent pruning wood volume	1,3,5,18,19	27.66	47.6
	2021	Pruning weight	1,9,18	14.75	28.8
		Apparent pruning wood volume	1,9,10	14.54	28.6

In 2021 (2020 growing season), apparent wood volumes estimated with LiDAR data and actual pruning wood weights were under the control of common QTLs on chromosomes 1, 5, and 18 (Table 3, Figure 8). Additional QTLs for apparent wood volume were detected on chromosomes 3 and 19 and an additional QTL for pruning weight on chromosome 8 (Table 3, Figure 8).

The overall variance explained by these QTLs reached 48% for the apparent volume and 37% for the pruning weight, which is in both cases very satisfactory (Table 4).

In 2022 (2021 growing season), the total percentages explained by the QTLs, both for apparent volume and pruning weight, were lower than in 2021, around 29%. Two QTLs for pruning weight, on chromosomes 1 and 18 were already detected in 2021 but this was the case only for the QTL on chromosome 1 for the apparent wood volume.

Only the QTL on chromosome 1 is stable, detected in two growing seasons, in winter and in summer, whatever the method used.

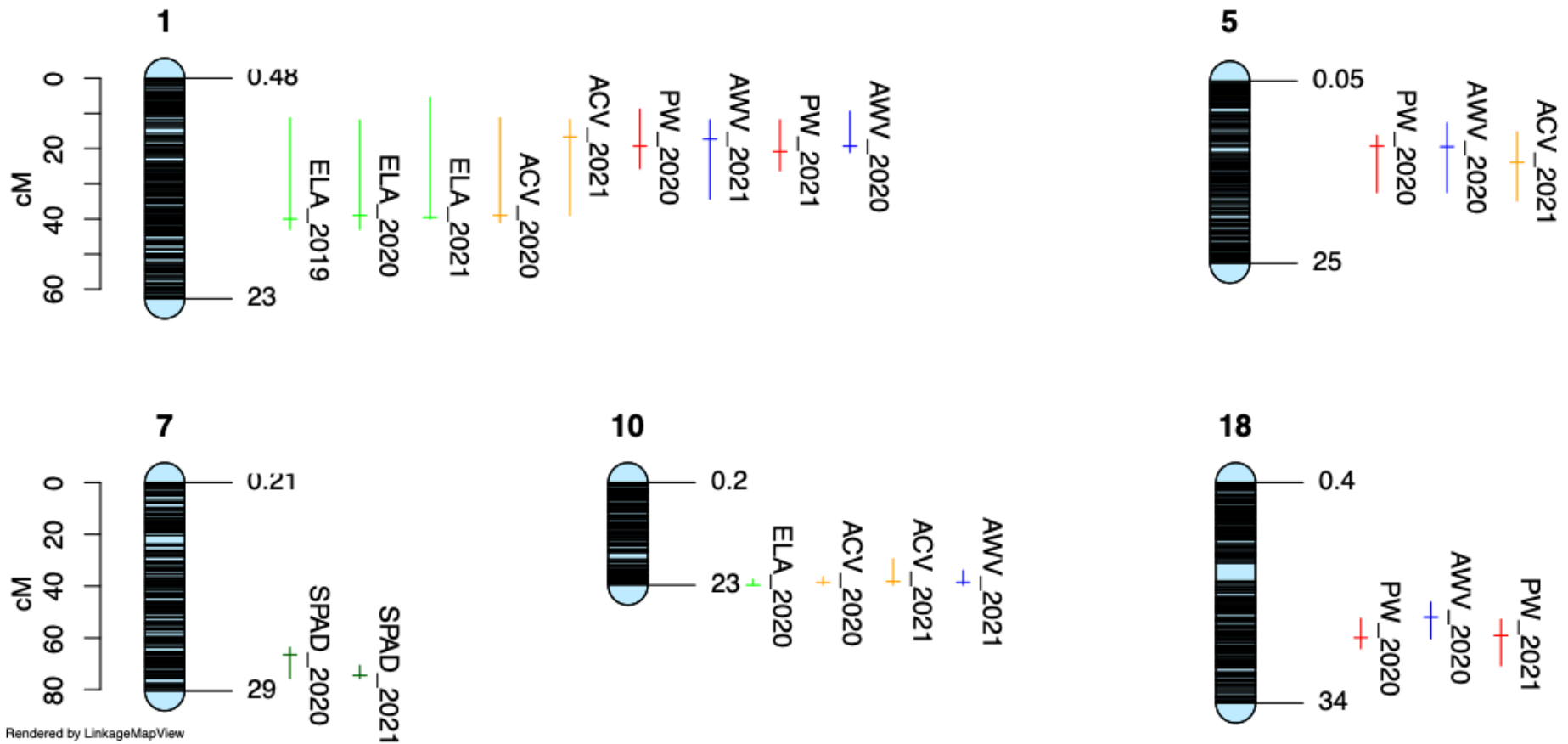


FIGURE 8: Positions of the main QTL detected on the consensus map. Only QTL detected for at least two years are presented. Vertical lines: Bayesian credible interval with 0.95 probability of coverage. Horizontal line: position of the LOD peak. ELA = Exposed leaf area, PW = pruning weight, SPAD = Chlorophyll content measured with a Konica-Minolta SPAD 502, ACV = Apparent canopy volume, AWV = Apparent wood volume

4 Discussion

4.1 Reliability of LiDAR-derived volume indicators to identify genetic differences in vine growth

The reliability of LiDAR-derived apparent volumes to characterize vine vigor is demonstrated by the significant correlations with traditional indicators such as ELA or pruning weight (Figure 5), strengthened by their high heritability. As shown in Table 1, the apparent pruning wood volume estimated by LiDAR presents a consistently high heritability ($H^2 \approx 0.8$) in both in 2020 and 2021 years. Similarly, the heritabilities of the apparent canopy volume at veraison are relatively high and consistent among the years ($H^2 = 0.79$ in 2020, $H^2 = 0.66$ in 2021). These results suggest that both LiDAR-derived indicators are more reliable to characterize genetic differences in vine growth than ELA and destructive pruning weight where heritability is low (below 0.4) at least in one of the seasons. Although leaf chlorophyll content measurements have also a high heritability in both seasons ($H^2 = 0.69$ in 2020, $H^2 = 0.93$ in 2021) it is poorly correlated with ELA (Supp Table S1), which indicates that chlorophyll content, as estimated with the Konica-Minolta SPAD 502 chlorophyll meter, is here not related with vegetative growth, but is probably the expression of a different functional trait (see Section 4.2).

The higher reliability of the apparent canopy volume compared to ELA to explain genetic differences in growth can be explained by two factors. The first one is that the LiDAR system provides a proxy to the actual canopy volume through the identification of 3D voxels containing leaves and stems, whereas the ELA from RGB images is based on an estimation of row porosity. Information from 3D data is likely to be more powerful in highlighting genotypic differences than 2D data. Of course, canopy sampling by LiDAR beams may be also subjected to occlusions and overlap between plant organs [34] that may bias the retrieval of the true canopy volume. But, in our experimental plan, the LiDAR acquisitions were conducted on both sides of the rows, which should have minimized this effect. Moreover, due to the length of the process, estimations of porosity by digital pictures were obtained on one side of the rows only, reducing the accuracy of the estimates. The second factor is that the segmentation of RGB images is influenced by illumination conditions, which may vary between the start and end of the hundreds of shots. Therefore, the thresholds used during the segmentation process may not provide the same results depending on the skylight. This could explain why the heritability of ELA was low (0.16) in 2021, mainly because of a higher variance of Chardonnay data than in the previous seasons. By contrast, LiDAR is an active sensor and the influence of natural illumination conditions in the resulting point clouds is small. Moreover, the LiDAR processing requires only a minimum parametrization –the voxel size and the number of impacts to classify a voxel as canopy– to compute the apparent volumes, which guarantees the repeatability of the observations, across dates and years.

For the dormant tissues, the higher heritability of apparent pruning wood volume compared to the pruning weight can be attributed to differences in the dry matter content of shoots, probably explained by both genetic and environmental factors. This would explain the differences in the correlations between wood volume and weight in 2020 and 2021 presented in Figure 5. The low heritability of pruning weight in 2020 ($H^2 = 0.33$, Table 1), when compared to that of the apparent pruning wood volume ($H^2 = 0.83$), could be partially explained by differences in the dry matter content. Siebers *et al.* [39] showed a high correlation ($R^2 > 0.92$) between voxel numbers and pruning weight –higher than in the present study– but only for a single variety. These results indicate, anyhow, that dormant tissue volumes are better descriptors of the genetic differences in vigor than weights, which may be more influenced by

the environment. The observed reliability of LiDAR-derived volumes to characterize vine vigor are in line with the results of previous studies [27, 40].

The apparent volumes extracted from LiDAR data rely on relatively simple methods. We consider such methodology sufficient if the goal is describing the variability of growth over a genotypes panel in relative terms. However, to compute absolute volumes [19] or to derive plant leaf area, either physical methods based on the analysis of canopy transmittance from LiDAR beams [34] or empirical models [1] should be applied.

Future studies should evaluate the suitability of more advanced methods to analyze LiDAR point clouds for the segmentation of individual shoots on the plants and the computation of traits at the shoot scale such as the shoot diameter or inclination angle, which can provide a deeper insight into the genetic determinants of grapevine vigor and plant architecture.

4.2 Identifying QTL associated with vigor in a vine progeny using non-destructive canopy measurements

The progeny used in this work proved very well adapted to seek the genetic determinants of grapevine vigor. Indeed, all the traits under study segregated in this progeny and we identified loci in the grapevine genome associated with these variations in both growing seasons: a QTL on chromosome 1, for all the traits, an additional QTL on chromosome 10 for the apparent canopy volume, a QTL for pruning wood weight on chromosome 18 and a QTL for chlorophyll content on chromosome 7. Several other loci, on chromosomes 3, 5, 8, 9, 13 and 19, had less reproducible effects. We provide here new insights into the genetic determinism of grapevine vigor.

A significant QTL for pruning weight of five *V. vinifera* varieties used as scions grafted on the progeny of a cross between *V. vinifera* cv. Cabernet Sauvignon × *V. riparia* cv. Gloire de Montpellier used as rootstocks was reported on chromosome 3, together with weaker QTL on chromosomes 5, 10, and 13 [41]. We also found QTLs on chromosomes 5 and 10 but the comparison is questionable because we used a single rootstock.

For scion varieties, a QTL for pruning weight was detected in a Riesling x Gewurztraminer progeny on chromosome 1 [10]. Colocalization with the QTL detected on the same chromosome for all the traits in the present study (Figure 1) is to be confirmed as the reference genome was different between the two studies.

Using the same population as Tandonnet et al. [41], but cultivated in pots, Guillaumie et al. [15] identified QTL for cane pruning weight on chromosomes 7 and 18. The position of the QTL on chromosome 7 for chlorophyll content in the present study (Figure 8) is consistent with their results, but this is not likely for the QTL on chromosome 18.

To our knowledge, we report here the first QTL for chlorophyll content for the grapevine. SPAD-502 measurements are well correlated to the level of nitrogen nutrition, and growth parameters, when considering one variety [42]. However, the relationship between SPAD-502 measurements and nitrogen concentrations in the leaves depends on the variety, whereas the relationship between SPAD-502 measurements and actual measurements of chlorophyll concentration in the leaves may be unique [42]. The absence of colocalization of QTL for SPAD-502 measurements with the other growth-related traits may indicate that chlorophyll concentration in the leaves, despite its variability, never limited the growth capacities, regardless of the genotype. Indirectly, this also suggests that nitrogen nutrition was not a limiting factor in our study. Data acquisition with the Konica-Minolta SPAD-502 was performed manually, but the evidence of genetic variations of chlorophyll concentrations, and associated loci, is a positive signal for developing a high-throughput multispectral image acquisition system, which could provide us with estimates of chlorophyll concentrations in the leaves.

Only the QTL on chromosome 1 was found whatever the growing season, the method used, or the period of measurement (summer or winter). Differences in QTL detection between winter and summer data were expected: genetic variations of internode length [15] can induce variations in the number of leaves, and of leaf area, for the same shoot length. Differences between growing seasons can also result from a limiting factor, like water availability, more or less revealing the genotypic susceptibility. A deeper analysis of the genes in the confidence intervals of the QTL will be conducted to propose candidate genes that could explain the genetic variations of the traits.

An important question is whether monitoring vine vigor in winter is necessary to describe genetic variations of vine growth. Pruning weight was an indicator traditionally used as it is simple to measure. However, the traits to be considered in priority in genetic studies are those describing the ability of the foliage to synthesize sugars, and those related to the light environment and microclimate around the grapes. Describing the canopy in summer using traditional indirect measurements is time-consuming and was rarely performed on collections of genetic variants [12]. With high-throughput methods like automatic LiDAR acquisition, the kinetics of foliage evolution between flowering and harvest are accessible. Besides the interest in QTL detection, the dynamics of light interception from indirect, high-throughput methods could be introduced in biomass production models. Ultimately, integration in berry sugar concentration models can help to decipher the genetic origins of variations of berry sugar content. Meanwhile, the data obtained in this work will be integrated into the analysis of the genetic variations of sugar accumulation observed in this progeny.

One of the main outcomes of the study is that LiDAR data are more powerful for deciphering the genetic determinism of grapevine growth parameters than reference methods.

For the canopy, the LOD scores for apparent volumes were higher both in 2020 and 2021, but, more importantly, the total percentage of variance explained by the models was between 21.8 and 27.0 % for ELA, in 2020 and 2021, respectively, whereas it reached 27.8% and 44.3% in 2020 and 2021, respectively, for apparent volumes calculated from point clouds (Table 4). The same conclusion can be drawn from the pruning wood QTL (Table 3), with up to 47.6% of the variance explained by LiDAR technology vs. 37.0% for pruning weight in 2020.

Acknowledgments

Author contributions: G.B performed the GBS experiment. K.A. supervised the construction of the genetic maps and participated in manuscript writing. E.C. participated in data acquisition and treatment, conducted the genetic analysis, and participated in manuscript writing. V.D. set up the experiment in the field and supervised all phenotyping activities. L.L. was in charge of implementing the high-throughput phenotyping system in the vineyard. N.R. performed LiDAR acquisition in the field. M.S. provided the Matlab script that generates the point clouds and participated in manuscript writing. R.L.L provided expertise in LiDAR analysis and actively participated in writing the manuscript. F.B. provided not only access to tools in the world of high-throughput phenotyping but also its expertise and helped with the manuscript review. D.M. supervised the program and helped with manuscript writing. E.D. supervised the whole study and wrote the first draft of the manuscript.

Funding: The authors would like to thank the Grand Est region for funding the purchase of the high-throughput phenotyping system and the Ph.D. thesis of Elsa Chedid, and the " Plant biology and breeding" INRAE department for its financial support.

1. **Competing interests:** The authors declare that there is no conflict of interest regarding the publication of this article.

General: The authors would like to thank the University of Strasbourg for access to the "High-Performance Computing Center".

References

- [1.] J. Arnó *et al.*, « Leaf area index estimation in vineyards using a ground-based LiDAR scanner ». *Precis Agric* **14**, 290-306 (2012). 10.1007/s11119-012-9295-0
- [2.] C. N. Austin, G. G. Grove, J. M. Meyers, W. F. Wilcox, « Powdery Mildew Severity as a Function of Canopy Density: Associated Impacts on Sunlight Penetration and Spray Coverage ». *Am. J. Enol. Vitic.* **62**, 23-31 (2011).
- [3.] B. N. Bailey, W. F. Mahaffee, « Rapid measurement of the three-dimensional distribution of leaf orientation and the leaf angle probability density function using terrestrial LiDAR scanning ». *Remote Sensing of Environment* **194**, 63-76 (2017). 10.1016/j.rse.2017.03.011
- [4.] K. W. Broman, H. Wu, S. Sen, G. A. Churchill, « R/qtl: QTL mapping in experimental crosses ». *Bioinformat.* **19**, 889-890 (2003).
- [5.] A. Carbonneau, in *Systèmes de conduite de la vigne et mécanisation*. (OIVV, Paris, 1989), pp. 13-33.
- [6.] L. C. Carvalho, E. F. Goncalves, J. M. da Silva, J. M. Costa, « Potential Phenotyping Methodologies to Assess Inter- and Intravarietal Variability and to Select Grapevine Genotypes Tolerant to Abiotic Stress ». *Front Plant Sci* **12**, (2021). 10.3389/fpls.2021.718202
- [7.] J. Catchen, P. A. Hohenlohe, S. Bassham, A. Amores, W. A. Cresko, « Stacks: an analysis tool set for population genomics ». *Molecular Ecology* **22**, 3124-3140 (2013). 10.1111/mec.12354
- [8.] A. Cocco *et al.*, « Multiple Effects of Nitrogen Fertilization on Grape Vegetative Growth, Berry Quality and Pest Development in Mediterranean Vineyards ». *Horticulturae* **7**, (2021). 10.3390/horticulturae7120530
- [9.] A. Coupel-Ledru *et al.*, « Tree architecture, light interception and water-use related traits are controlled by different genomic regions in an apple tree core collection ». *New Phytol* **234**, 209-226 (2022). 10.1111/nph.17960
- [10.] X. de Badts *et al.*, « Integrating spatial variations in the vineyard to enhance quantitative trait locus (QTL) detection ». *Acta Hort.* **1248**, 215-220 (2019). 10.17660/ActaHortic.2019.1248.31
- [11.] M.-P. Diago *et al.*, « Grapevine Yield and Leaf Area Estimation Using Supervised Classification Methodology on RGB Images Taken under Field Conditions ». *Sensors* **12**, 16988-17006 (2012). 10.3390/s121216988
- [12.] E. Duchêne, V. Dumas, N. Jaegli, D. Merdinoglu, « Deciphering the ability of different grapevine genotypes to accumulate sugar in berries ». *Aust. J. Grape Wine Res.* **18**, 319-328 (2012). 10.1111/j.1755-0238.2012.00194.x
- [13.] T. Frioni *et al.*, « Whole-Canopy Source-Sink Balance at Bloom Dictates Fruit Set in cv. Pinot noir Subjected to Early Leaf Removal ». *Am. J. Enol. Vitic.* **70**, 411-419 (2019). 10.5344/ajev.2019.19004
- [14.] H. Gangl, M. Tiefenbrunner, G. Leitner, I. Tiefenbrunner, W. Tiefenbrunner, « The use of drones to detect and quantify grapevine diseases (bacterioses and viroses) in the vineyard ». *Mitteilungen Klosterneuburg* **71**, 1-17 (2021).
- [15.] S. Guillaumie *et al.*, « Dissecting the control of shoot development in grapevine: genetics and genomics identify potential regulators ». *BMC Plant Biol* **20**, (2020). 10.1186/s12870-020-2258-0
- [16.] J. T. Heun *et al.*, « Deployment of Lidar from a Ground Platform: Customizing a Low-Cost, Information-Rich and User-Friendly Application for Field Phenomics Research ». *Sensors* **19**, (2019). 10.3390/s19245358

- [17.] I. P. Hugalde *et al.*, « Modeling vegetative vigour in grapevine: unraveling underlying mechanisms ». *Heliyon* **6**, (2020). 10.1016/j.heliyon.2020.e05708
- [18.] S. Jin *et al.*, « Lidar sheds new light on plant phenomics for plant breeding and management: Recent advances and future prospects ». *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* **171**, 202-223 (2021). 10.1016/j.isprsjprs.2020.11.006
- [19.] K. E. Keightley, G. W. Bawden, « 3D volumetric modeling of grapevine biomass using Tripod LiDAR ». *Computers and Electronics in Agriculture* **74**, 305-312 (2010). 10.1016/j.compag.2010.09.005
- [20.] W. M. Kliewer, N. K. Dokoozlian, « Leaf area/crop weight ratios of grapevines: Influence on fruit composition and wine quality ». *Am. J. Enol. Vitic.* **56**, 170-181 (2005).
- [21.] C. Kraus *et al.*, « Effects of canopy architecture and microclimate on grapevine health in two training systems ». *Vitis* **57**, 53-60 (2018). 10.5073/vitis.2018.57.53-60
- [22.] L. Kronenberg *et al.*, « Temperature response of wheat affects final height and the timing of stem elongation under field conditions ». *J. Exp. Bot.* **72**, 700-717 (2021). 10.1093/jxb/eraa471
- [23.] M. M. Li *et al.*, « Rootstock influence on vegetative growth, yield, and fruit quality of 'Petit Verdot' ». *European Journal of Horticultural Science* **84**, 343-349 (2019). 10.17660/eJHS.2019/84.6.3
- [24.] R. López-Lozano, « Tecnologías de Información Geográfica En La Cartografía de Parámetros Biofísicos de Parcelas de Maíz y Viña Para Agricultura de Precisión », PhD thesis, Universidad de Zaragoza, (2008).
- [25.] R. Lopez-Lozano, F. Baret, I. Garcia de Cortazar Aauri, E. Lebon, B. Tisseyre, « 2D approximation of realistic 3D vineyard row canopy representation for light interception (fIPAR) and light intensity distribution on leaves (LIDIL) ». *Eur. J. Agron.* **35**, 171-183 (2011). 10.1016/j.eja.2011.06.005
- [26.] R. Lopez-Urrea, A. Montoro, F. Manas, P. Lopez-Fuster, E. Fereres, « Evapotranspiration and crop coefficients from lysimeter measurements of mature 'Tempranillo' wine grapes ». *Agricultural Water Management* **112**, 13-20 (2012). 10.1016/j.agwat.2012.05.009
- [27.] H. Moreno *et al.*, « On-Ground Vineyard Reconstruction Using a LiDAR-Based Automated System ». *Sensors* **20**, (2020). 10.3390/s20041102
- [28.] S. Munitz, A. Schwartz, Y. Netzer, « Effect of timing of irrigation initiation on vegetative growth, physiology and yield parameters in Cabernet Sauvignon grapevines ». *Aust. J. Grape Wine Res.* **26**, 220-232 (2020). 10.1111/ajgw.12435
- [29.] R. Nagi, S. S. Tripathy, « Severity Estimation of Grapevine Diseases from Leaf Images Using Fuzzy Inference System ». *Agricultural Research* **11**, 112-122 (2021). 10.1007/s40003-021-00540-4
- [30.] E. C. Oerke, K. Herzog, R. Toepfer, « Hyperspectral phenotyping of the reaction of grapevine genotypes to *Plasmopara viticola* ». *J Exp Bot* **67**, 5529-5543 (2016). 10.1093/jxb/erw318
- [31.] L. A. Ouellette, R. W. Reid, S. G. Blanchard, C. R. Brouwer, « LinkageMapView—rendering high-resolution linkage and QTL maps ». *Bioinformat.* **34**, 306-307 (2017). 10.1093/bioinformatics/btx576
- [32.] A. K. Parker, R. W. Hofmann, C. van Leeuwen, A. R. G. McLachlan, M. C. T. Trought, « Leaf area to fruit mass ratio determines the time of veraison in Sauvignon Blanc and Pinot Noir grapevines ». *Aust. J. Grape Wine Res.* **20**, 422-431 (2014). 10.1111/ajgw.12092

- [33.] A. K. Parker *et al.*, « Reduced grapevine canopy size post-flowering via mechanical trimming alters ripening and yield of 'Pinot noir' ». *Vitis* **55**, 1-9 (2016). 10.5073/vitis.2016.55.1-9
- [34.] F. Pimont, M. Soma, J.-L. Dupuy, « Accounting for Wood, Foliage Properties, and Laser Effective Footprint in Estimations of Leaf Area Density from Multiview-LiDAR Data ». *Remote Sensing* **11**, 1580 (2019).
- [35.] R Core Team. (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria., 2021).
- [36.] P. Rastas, « Lep-MAP3: robust linkage mapping even for low-coverage whole genome sequencing data ». *Bioinformat.* **33**, 3726-3732 (2017). 10.1093/bioinformatics/btx494
- [37.] M. F. Rinaldi, J. Llorens, E. Gil, « Electronic characterization of the phenological stages of grapevine using a LIDAR sensor ». *Precis Agric*, 603-609 (2013). 10.3920/978-90-8686-778-3_74
- [38.] C. Roman *et al.*, « Pesticide dose adjustment in fruit and grapevine orchards by DOSA3D: Fundamentals of the system and on-farm validation ». *Science of the Total Environment* **808**, (2022). 10.1016/j.scitotenv.2021.152158
- [39.] M. H. Siebers *et al.*, « Fast Phenomics in Vineyards: Development of GRover, the Grapevine Rover, and LiDAR for Assessing Grapevine Traits in the Field ». *Sensors* **18**, (2018). 10.3390/s18092924
- [40.] A. C. Tagarakis, S. Koundouras, S. Fountas, T. Gemtos, « Evaluation of the use of LIDAR laser scanner to map pruning wood in vineyards and its potential for management zones delineation ». *Precis Agric* **19**, 334-347 (2018). 10.1007/s11119-017-9519-4
- [41.] J. P. Tandonnet, E. Marguerit, S. J. Cookson, N. Ollat, « Genetic architecture of aerial and root traits in field-grown grafted grapevines is largely independent ». *Theor Appl Genet* **131**, 903-915 (2018). 10.1007/s00122-017-3046-6
- [42.] D. G. Taskos *et al.*, « Using active canopy sensors and chlorophyll meters to estimate grapevine nitrogen status and productivity ». *Precis Agric* **16**, 77-98 (2015). 10.1007/s11119-014-9363-8
- [43.] R. Tosin, I. pöças, I. Gonçalves, M. Cunha, « Estimation of grapevine predawn leaf water potential based on hyperspectral reflectance data in Douro wine region ». *Vitis* **59**, 9-18 (2020). 10.5073/vitis.2020.59.9-18
- [44.] H. Valdés-Gómez, C. Gary, P. Cartolaro, M. Lolas-Caneo, A. Calonnec, « Powdery mildew development is positively influenced by grapevine vegetative growth induced by different soil management strategies ». *Cop protection* **30**, 1168-1177 (2011). 10.1016/j.cropro.2011.05.014
- [45.] S. Vélez, C. Poblete-Echeverría, J. A. Rubio, R. vacas, E. Barajas, « Estimation of Leaf Area Index in vineyards by analysing projected shadows using UAV imagery ». *OENO One* **55**, 159-180 (2021). 10.20870/oenone.2021.55.4.4639
- [46.] A. Velt *et al.*, « When PN becomes an Helf, an improved reference of the PN40024 grapevine genome. ». (2022). doi.org/10.57745/F9N2FZ
- [47.] H. E. Wei, M. Grafton, M. Bretherton, M. Irwin, E. Sandoval, « Evaluation of Point Hyperspectral Reflectance and Multivariate Regression Models for Grapevine Water Status Estimation ». *Remote Sensing* **13**, (2021). 10.3390/rs13163198
- [48.] M. Weiss, F. Baret, « Using 3D Point Clouds Derived from UAV RGB Imagery to Describe Vineyard 3D Macro-Structure ». *Remote Sensing* **9**, 111 (2017). 10.3390/rs9020111

- [49.] P. J. Zarco-Tejada *et al.*, « Assessing vineyard condition with hyperspectral indices: Leaf and canopy reflectance simulation in a row-structured discontinuous canopy ». *Remote Sensing of Environment* **99**, 271-287 (2005). 10.1016/j.rse.2005.09.002
- [50.] V. Zufferey *et al.*, « Carbohydrate reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L. 'Chasselas'): the influence of the leaf to fruit ratio ». *Vitis* **51**, 103-110 (2012). 10.5073/vitis.2015.54.183-188

3. Analyses additionnelles

En plus de la surface foliaire et le poids de bois de taille, nous avons étudié la variabilité des teneurs en quelques éléments minéraux dans la population '50025' afin de chercher des éventuelles liaisons entre la résistance aux maladies et des carences nutritionnelles.

3.1. Nutrition minérale

En plus des variables de vigueur, nous avons évalué trois traits représentant la nutrition minérale dans la population en étude. Des échantillons de pétiole ont été prélevés au moment de la véraison et des analyses de potassium et magnésium pétiolaires ont été réalisées. Les résultats sont présentés en pourcentage de matière sèche. Nous avons étudié aussi le rapport entre les deux éléments puisque l'équilibre entre les deux peut avoir un effet sur l'état de la plante. Finalement, une notation de décoloration et de jaunissement des feuilles a été réalisée sur toute la population après la véraison afin d'identifier des facteurs génétiques qui pourraient être à l'origine de carences nutritionnelles. Les observations sont notées suivant une échelle allant de 1 (pas de jaunissement) jusqu'au 9 (jaunissement et nécrose totale).

Une grande variabilité est observée pour les quatre traits présentés dans la figure VII.1. La teneur en potassium varie entre 0.9 et 4%. La moyenne du Chardonnay et la moyenne de la population sont très proches, 1.8% et 2% respectivement. Pour le magnésium, les variations sont moins importantes, l'écart dans la population est de 0.5%. Les moyennes de la population et du Chardonnay sont aussi égales (0.47%). Divona a une teneur (0.35 %) bien plus faible que le Chardonnay et IJ119. La majorité des génotypes dans la population étudiée ne montrent pas de problèmes de décoloration du feuillage mais on trouve aussi des génotypes comme IJ119 qui ont un problème de décoloration et de nécrose. Peu de décoloration est observée chez Divona et le Chardonnay n'a aucun problème.

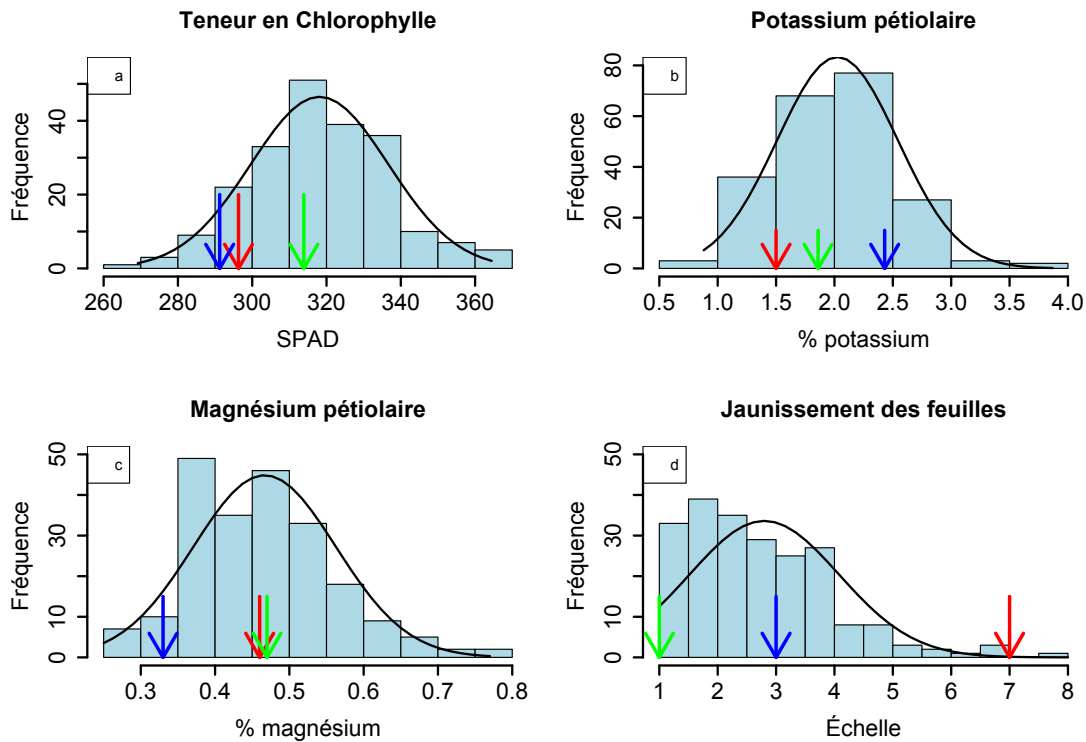


Figure VII.1: Histogrammes de la ségrégation des BLUP de deux saisons de la teneur en chlorophylle(a), de la teneur en potassium pétioleaire (b), de la teneur en magnésium pétioleaire (c) et du jaunissement des feuilles (d) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour le Chardonnay.

3.2. Analyse d'Interval mapping

Le pourcentage de variance phénotypique expliquée des QTL détectés sur la carte consensus pour la moyenne des variables sur 2 ou 3 saisons sont présentés dans le tableau VII.1. Ces pourcentages sont issus des modèles additifs.

Tableau VII.1: Caractéristiques des modèles additifs des QTL des BLUP du développement végétatif et de la nutrition minérale, détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

Variable	LG	Position (cM)	Lod à p=0.05	Lod max	% Var	IC à P=0.95	
						cM	Mbp
ELA	1	19.88	4.513	4.76	9.06	11.8-41.2	3.09-10.1
	10	39.56	4.513	5.62	10.8	38.4-39.6	22.7-23.7
Teneur en chlorophylle	7	73.71	4.45	7.60	14.26	71.5-77.72	25.8-28.1
	13	23.70	4.45	5.15	9.40	5.42-41.57	0.6-16
Poids de bois de taille	1	19.48	4.57	4.94	8.5	7.43-25.7	2.03-5.3
	9	1.21	4.57	5.55	9.6	0.4-7.03	2.93-4.98
	18	59.08	4.57	6.03	10.45	52-65.1	11.3-25.5

Volume du feuillage (LiDAR)	1	38.96	4.35	9.17	15.94	7.43-41.57	2-10.2
	3	7.43	4.35	4.64	7.62	0-16.27	0.19-2.9
	10	38.56	4.35	8.97	15.56	36.95-39.56	17.8-23.7
Volume apparent du bois (LiDAR)	1	32.53	4.33	6.03	10.37	11.85-36.55	3.09-8.4
	9	2.21	4.33	4.32	7.28	0.8-10.04	3.13-6.05
	10	38.56	4.33	8.01	14.08	34.74-39.56	14.7-23.58
K pétiole	6	20.28	4.46	5.37	9.6	12.45-31.73	4.7-10.8
	7	68.49	4.46	6.68	12.1	63.67-73.31	23.1-26.5
Mg pétiole	18	17.2	4.44	4.66	9.8	6.23-26.31	0.93-7.5
Rapport K/Mg	6	28.9	4.38	5.98	11.25	25.3-32.13	7.35-10.79
	7	68.8	4.38	4.1	7.53	65.67-77.52	23.6-28.08
Décoloration des feuilles	10	37.35	4.46	7.09	10.9	33.54-38.36	12.77-22.77
	16	27.04	4.46	4.60	7.9	4.22-32.46	12.93-21.82
	18	58.87	4.46	5.64	8.7	24.70-66.31	7.28-22.95

Un seul QTL a été détecté pour le magnésium pétiole sur LG18 et explique environ 10% de la variance observée. L'allèle B provenant de IJ119 augmente la teneur en magnésium dans les pétioles (Figure VII.2). Trois QTL de magnésium sur LG11, 14 et 16 sont détectés pour les deux années sur la carte IJ119 uniquement (Données en annexe). Leurs faibles effets sont probablement dilués sur la carte consensus ce qui n'a pas permis leur détection. Deux QTL supplémentaires 10@6 et 14@25, détectés sur I119 ont un effet sur le rapport K/Mg (Tableau VII.2).

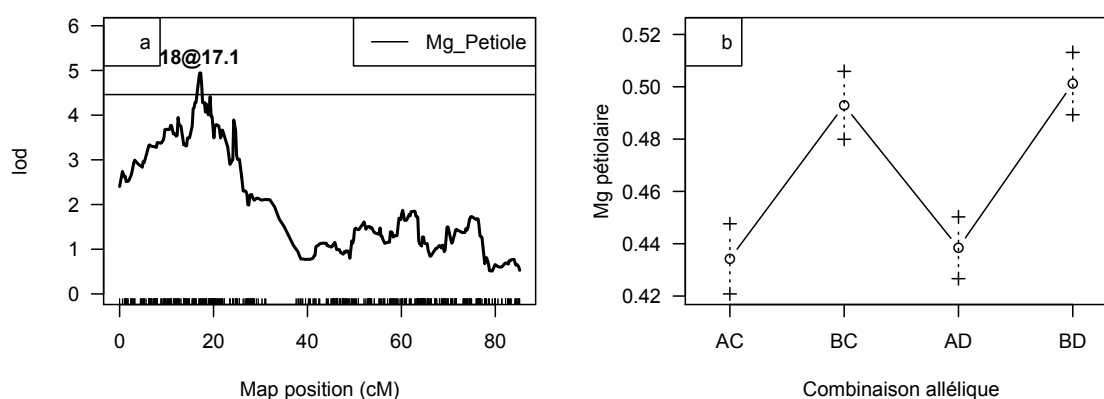


Figure VII.2: Lod scores (a) et effets alléliques 18@17 (b) sur la teneur en magnésium pétiole détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

Tableau VII.2: Caractéristiques des modèles additifs des QTL du rapport potassium-magnésium détectés sur la carte IJ119.

Variable	LG	Lod à $p=0.05$	Lod max	Position (cM)	IC à $P=0.95$		% Var
					cM	Mbp	
K/Mg_2020	6	2.88	5.92	20.08	4.82-24.1	4.84-11.56	11.14
	10	2.88	3.20	6.02	2.81-12.05	9.92-14.71	5.85
	11	2.88	3.14	33.48	6.43-62.41	2.07-19.22	5.73
K/Mg_2021	6	2.97	6.26	22.90	12.85-33.34	6.05-21.27	10.92
	10	2.97	3.44	6.02	0.8-12.05	9.1-14.71	5.81
	14	2.97	3.57	31.34	0-37.36	0.25-22.33	6.05
	19	2.97	3.10	55.04	38.97-58.25	19.54-24.28	5.22
K/Mg_2Y	6	2.84	6.11	21.69	4.82-26.11	4.84-15.43	11.33
	10	2.84	3.98	6.02	2.81-12.04	9.92-14.71	7.20
	14	2.84	3.29	25.31	9.65-37.36	0.98-22.33	5.91

Le modèle additif des QTL du potassium pétiolaire comprend deux QTL sur LG 6 et 7 qui expliquent environ 22% de la variance phénotypique (Figure VII.3). Les variations alléliques des deux parents sont à l'origine du QTL 6@20. Alors que 7@68 provient de Divona puisque l'allèle D a un effet positif.

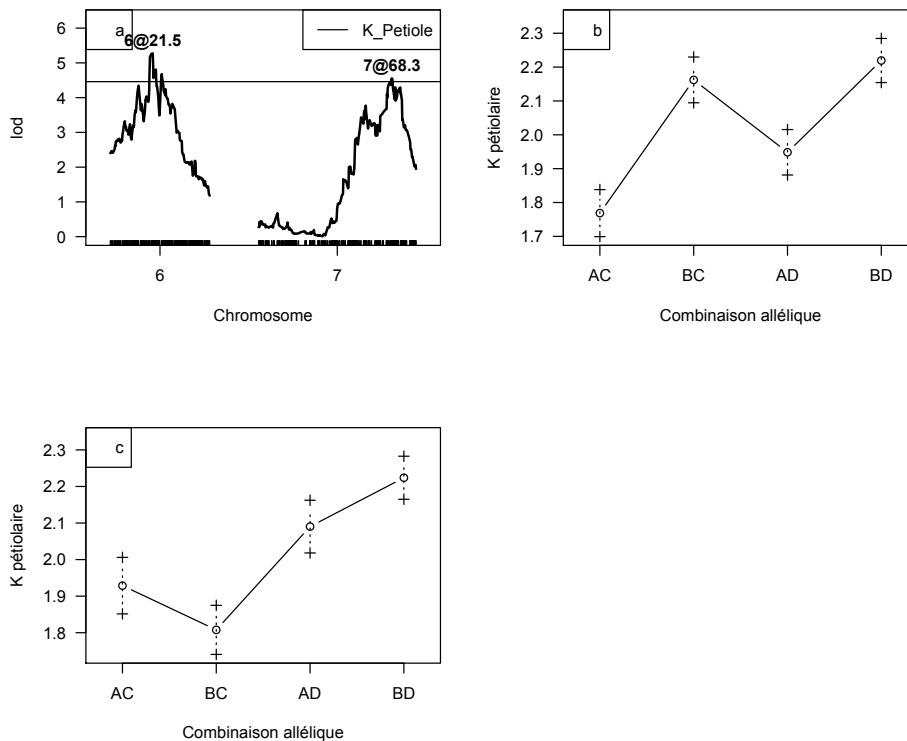


Figure VII.3: Lod scores (a) et effets alléliques de 6@21(b) et 7@68 (c) sur la teneur en potassium pétiolaire détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

La recherche de QTL sur la moyenne des notations de jaunissement des deux saisons a permis de détecter trois QTL sur LG 10, 16 et 18. Ils expliquent 26% de la variance phénotypique

observée. Sachant que le QTL 16@27 est un QTL de véraison, il y a peut-être un biais dû à la date de véraison.

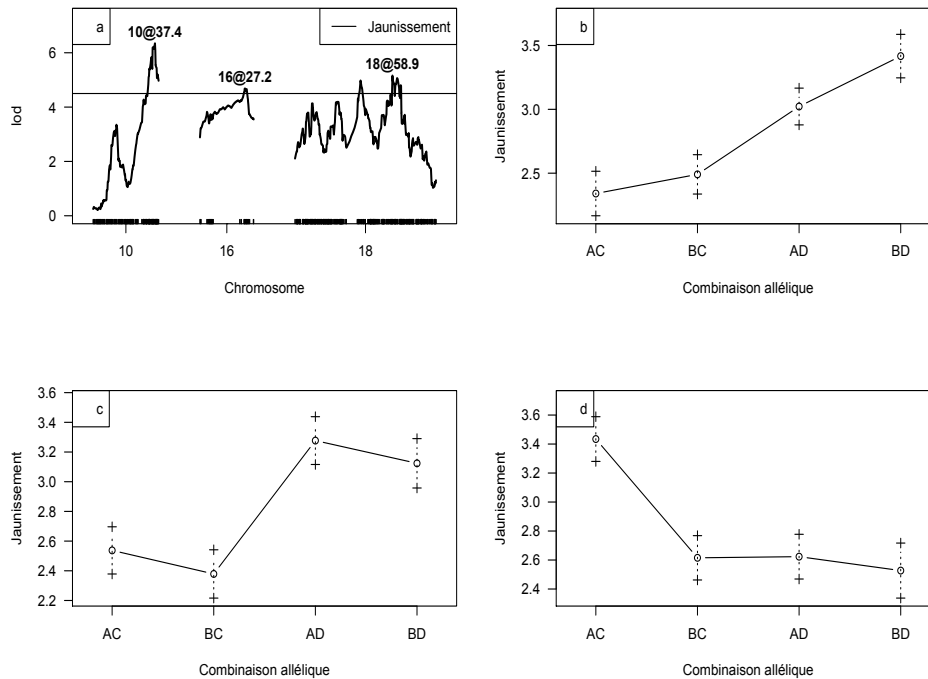


Figure VII.4: Lod scores (a) et effets alléliques de 10@37(b), 16@27 (c) et 18@58 (d) sur la décoloration du feuillage détectés sur la carte consensus de la population '50025'.

Pour récapituler, un cluster de QTL de vigueur est identifié sur LG1. Ce QTL est le résultat des variations alléliques des deux parents avec un effet majeur de IJ119. La présence de deux pics, une plus significative par la méthode conventionnelle/manuelle et l'autre par la méthode de phénotypage haut-débit (Figure VII.5). Trois QTL de nutrition minérale sont détectés pour les teneurs en potassium et en magnésium sur la carte consensus. Des QTL à faible effet sont détectés en plus sur la carte maternelle IJ119 pour le magnésium. Les QTL détectés sur la carte consensus pour le rapport K/Mg sont en même temps des QTL de teneur en potassium. Sachant que les QTL mineurs de magnésium ne sont pas détectables sur la carte consensus, nous avons effectué la recherche de QTL de K/Mg aussi sur la carte IJ119. Les résultats obtenus montrent que le rapport K/Mg est principalement contrôlé par des facteurs génétiques de potassium mais aussi des facteurs génétiques faibles du magnésium sur LG10 et 14.

Aucun QTL en commun n'est détecté entre les variables de croissance et la nutrition minérale ce qui nous empêche de trouver un lien génétique directe entre les deux. Le lien entre la teneur en chlorophylle et le potassium mis en relief sur LG7 pourrait être expliqué par le fait que le potassium joue un rôle majeur dans le renforcement des parois cellulaires des plantes et augmente ainsi la teneur en chlorophylle des feuilles (Zhao et al., 2001). Dans nos résultats, aucun lien n'est mis en évidence entre le jaunissement des feuilles et les carences en K et Mg ou un déséquilibre entre les deux.

Sur LG10, les QTL de surface foliaire, de décoloration des feuilles et du rapport K/Mg se trouvent dans la même région chromosomique sans avoir un lien direct et clair. Les QTL de K/Mg et de décoloration ont des origines parentales différentes. Le QTL de surface foliaire est apporté par les deux parents (allèles A et C).

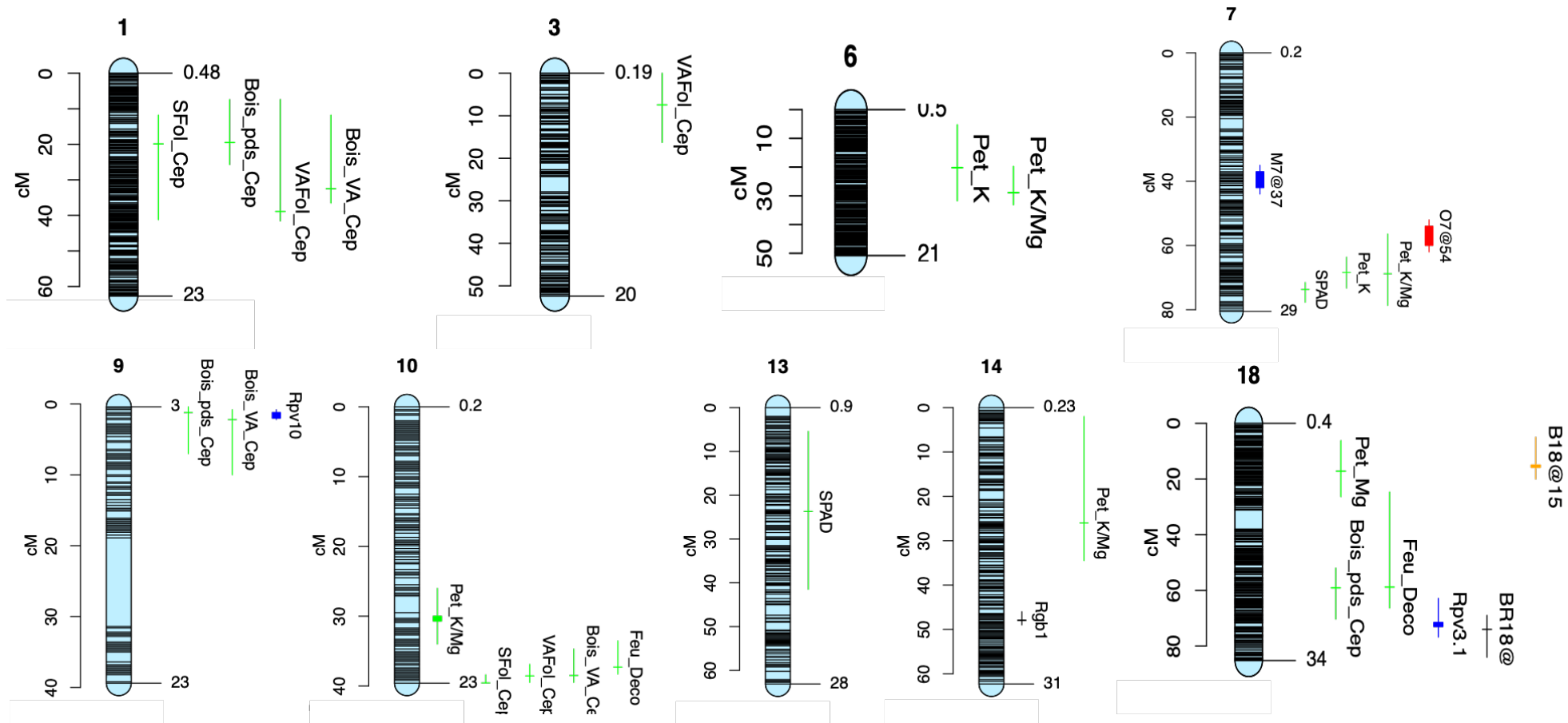


Figure VII.5: Positions des QTL de vigueur et nutrition minérales et de résistance aux maladies sur la carte consensus de la population '50025'.

3.3. Colocalisation avec des QTL de résistance aux maladies

Plusieurs QTL de vigueur sont détectés sur des chromosomes portant des gènes de résistance. Un cas de colocalisation est clair entre *Rpv10* et le QTL de poids de bois de taille. Les deux QTL sont détectés sur la même position et ont la même origine parentale (Figure VII.6). Donc, la résistance au mildiou conférée par *Rpv10* apparaît liée à une vigueur plus élevée chez la vigne.

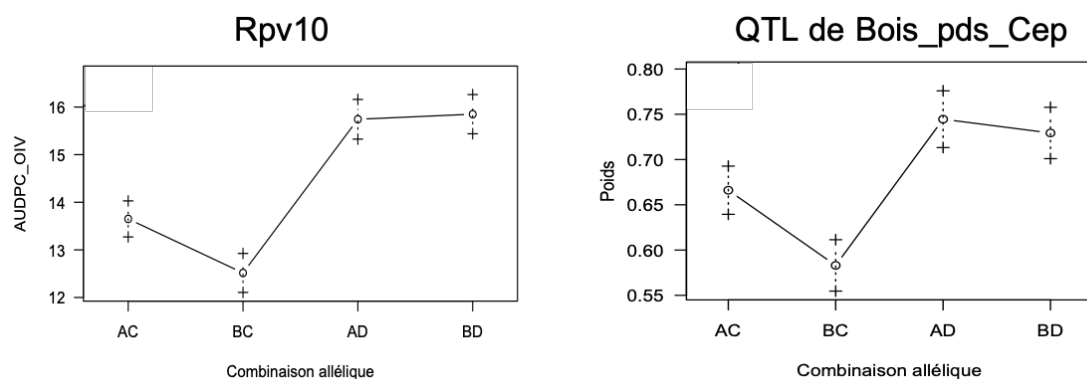


Figure VII.6: Effets alléliques de *Rpv10* et le QTL de poids de bois de taille sur LG9 dans la population '50025'.

Sur LG18, deux QTL de poids de bois de taille par souche (Bois_pds_Cep) et de jaunissement des feuilles (Feu_Deco) sont détectés dans la même région que *Rpv3* (18@73). Les intervalles de confiance de ces QTL ne chevauchent pas mais il y a 14 cM entre le pic de *Rpv3* et ceux des QTL de vigueur donc il y a 84% probabilité que les trois QTL ségrégent ensemble et les génotypes résistants soient légèrement plus vigoureux (Figure VII.7).

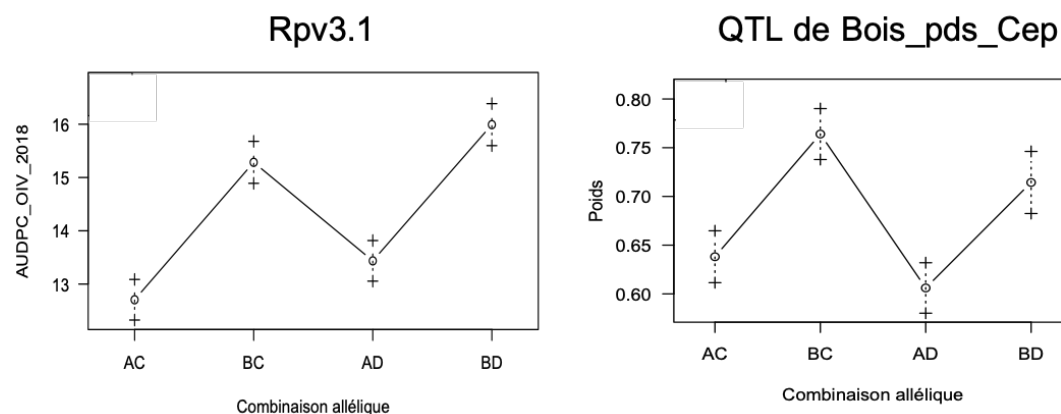


Figure VII.7: Effets alléliques de *Rpv3.1* et le QTL de poids de bois de taille sur LG9 dans la population '50025'.

Le QTL de résistance à l'oïdium O7@54 est à 8 cM du QTL Pet_K sur LG7 (68 cM). Divona est à l'origine des deux QTL. En s'appuyant sur le lien génétique, on peut constater qu'un taux de potassium plus élevé dans les pétioles est lié à la résistance à l'oïdium. Il y a une probabilité de 92% que les deux loci ségrégent ensemble. Le QTL de magnésium 18@17 et le QTL de *Botrytis* B18@15 sont clairement liés aussi sur LG18. Les deux QTL sont dans la même région chromosomique, leurs intervalles de confiance chevauchent. Le B18@15 est dû aux variations alléliques des deux parents : les allèles B de IJ119 et D de Divona apportent de la résistance

aux botrytis. Alors que l'allèle B de 18@17, apporté par IJ119, augmente la teneur en Mg. Donc une teneur en magnésium élevée peut-être liée à une meilleure résistance contre le *Botrytis*.

Highlights

- ◆ Le phénotypage électronique haut-débit au vignoble est un outil robuste et efficace pour décrire la vigueur des plantes
- ◆ Cette méthode permet d'identifier les déterminants génétiques de la vigueur aussi bien que les méthodes conventionnelles
- ◆ La résistance au mildiou conféré par *Rpv10* est liée à une augmentation de la vigueur
- ◆ *Rpv3* et un QTL de poids de bois de taille sont fortement liés sur LG18

Chapitre VIII :
Étude de la composition des
raisins dans la population
'50025'

VIII. Étude de la composition des raisins dans la population '50025'

1. Introduction

La composition de baie en sucres, acides organiques et acides aminés est un critère primordial de qualité qui exerce une grande influence sur la qualité du vin produit. Malgré la complexité de ces traits, il est nécessaire de mieux comprendre la contribution génétique et environnementale sur leur expression phénotypique dans le but de mieux évaluer l'adaptation des nouvelles variétés non seulement aux vignobles actuels, mais aussi au changement climatique. Dans cette partie, nous avons étudié le déterminisme génétique de plusieurs facteurs de qualité des baies comme leur teneur en sucres et leur acidité dans le but d'identifier les liens entre la résistance aux maladies et la qualité des goûts. J'ai commencé par un suivi de la cinétique de maturation du Chardonnay afin de valider notre méthode de prélèvements, nos analyses et nos résultats puis j'ai entamé les analyses de qualité des baies dans la population d'étude.

2. Échantillonnage

Des échantillons de baies au stade 2 (baie verte) et 4 (baie à mi-maturité) ont été prélevés pour tous les génotypes de la population au vignoble, les parents et le Chardonnay. Des échantillons du stade 2 ont été pris au moment de la véraison, quand environ 20% des baies sur la parcelle unitaire commençaient à se ramollir. Une date de prélèvement a été déterminée sur la base des sommes de températures maximales journalières. Les échantillons ont été prélevés à 380 (dj) (base 10°C) après la date de mi-véraison pour chaque génotype (Stade 4). L'échantillonnage au stade 4 permet la comparaison des teneurs en sucre et d'acidité des différents génotypes indépendamment de la date de véraison. En plus, la somme de température 380 dj est choisie pour être sûre de réaliser les prélèvements quand les baies sont encore dans une phase active d'accumulation de sucre/dégradation des acides avant d'atteindre une certaine reproductibilité. Après broyage des baies, le pH et l'IR (Indice Réfractométrie) du jus ont été mesurés. Après centrifugation l'AT (Acidité Titrable) a été mesurée sur jus clair. Des échantillons de jus de chaque prélèvement ont été utilisés ensuite pour mesurer les teneurs en acide malique, tartrique et en potassium. Les BLUP de toutes les variables sont extraits d'une analyse de variance intégrant les effets aléatoires du génotype et de l'année : « Variable » ~ (1 | Génotype) + (1 | Année).

3. Cinétique d'évolution des paramètres de composition du Chardonnay

Une cinétique d'évolution des paramètres de la composition des raisins a été obtenue sur trois parcelles unitaires de Chardonnay au vignoble sur trois saisons consécutives. Un prélèvement de baies en bouquet a été réalisé une fois par semaine pour chaque parcelle. L'évolution des paramètres étudiés est exprimée en fonction de la somme des températures maximales journalières en dj à partir de la véraison. La quantité d'acide tartrique par baie est stable au cours de la maturation des baies. Par contre, sa concentration diminue avec l'augmentation du volume des baies (Figure VIII.1a). Dans la figure VIII.1b, la concentration

d'acide malique diminue au cours de la maturation et à partir de 600 dj, la concentration d'acide malique devient stable et atteint un plateau. Le comportement de l'acidité totale est semblable au comportement de l'acide malique : une diminution au cours de la croissance des baies est observée (Figure VIII.1c). En parallèle, le pH devient plus élevé au cours de la maturation et augmente de 2 à 3.1 (Figure VIII.1d).

La figure VIII.2 montre l'accumulation du sucre au cours de la maturation des baies. Au moment de la véraison, les raisins ont environ 5g/L de sucre alors qu'à la récolte ils ont environ 200g/L de sucre.

La figure VIII.3 montre l'évolution de la quantité de potassium dans une baie du Chardonnay sur les trois années de suivis. Le comportement en 2019 et 2021 est bien similaire, la quantité de potassium à 600 dj post-véraison atteint 50 μmol . Alors qu'en 2020, la quantité maximale atteinte est plus faible et à partir de 500 dj la quantité de potassium se stabilise à 30 μmol .

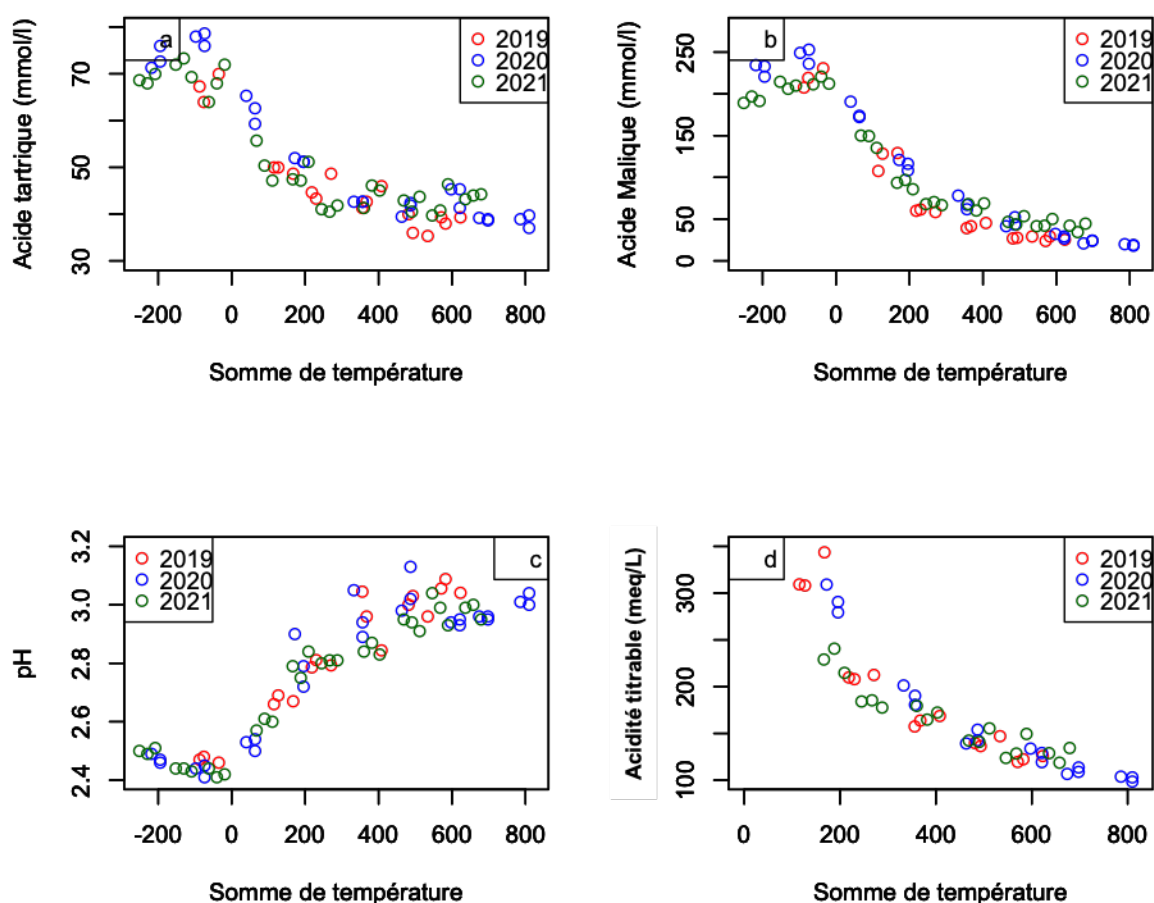


Figure VIII.1: Évolution de la concentration en acide tartrique (a), acide malique (b), pH (c) et acidité titrable (d) en fonction des sommes de températures maximales (base 10°C) depuis la mi-véraison du Chardonnay sur trois années consécutives.

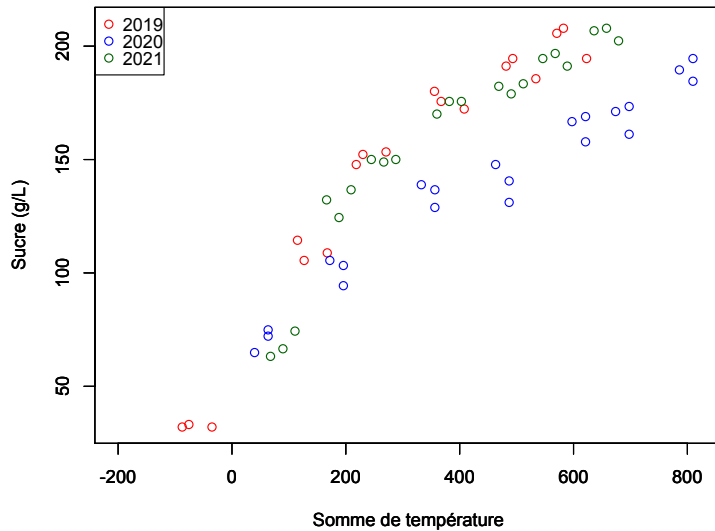


Figure VIII.2: Évolution de la concentration du sucre soluble en fonction de la somme des températures à partir de la véraison du Chardonnay sur trois années consécutives.

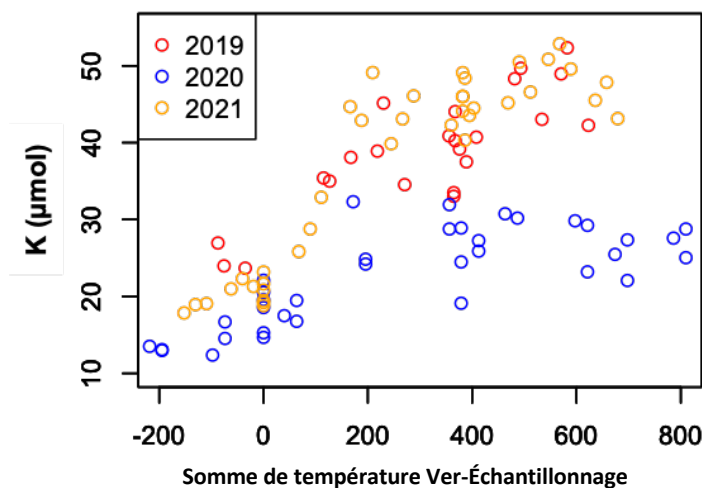


Figure VIII.3: Évolution de la quantité de potassium dans une baie en fonction de la somme des températures du Chardonnay sur trois années consécutives.

4. Contrôle de la cohérence des données

Nous avons ensuite fait des contrôles supplémentaires qui permettent de vérifier la cohérence des résultats obtenues. Un test de corrélation est réalisé entre le pH mesuré et le pH calculé (Figure VIII.4). Le pH calculé est une estimation d'un pH théorique à l'aide d'un script R (Duchêne et al., 2014), qui prend comme données les concentrations en acide malique, acide tartrique et le potassium et calcule le pH d'une solution en tenant compte des pKa des acides et l'équilibre électrique et ionique de la solution. De même pour l'AT, la corrélation est vérifiée entre l'AT mesurée et l'AT calculée selon la formule de Boulton (1980) : $AT = 2 * ([Malique] + [Tartrique]) - [Potassium]$ (Boulton, 1980).

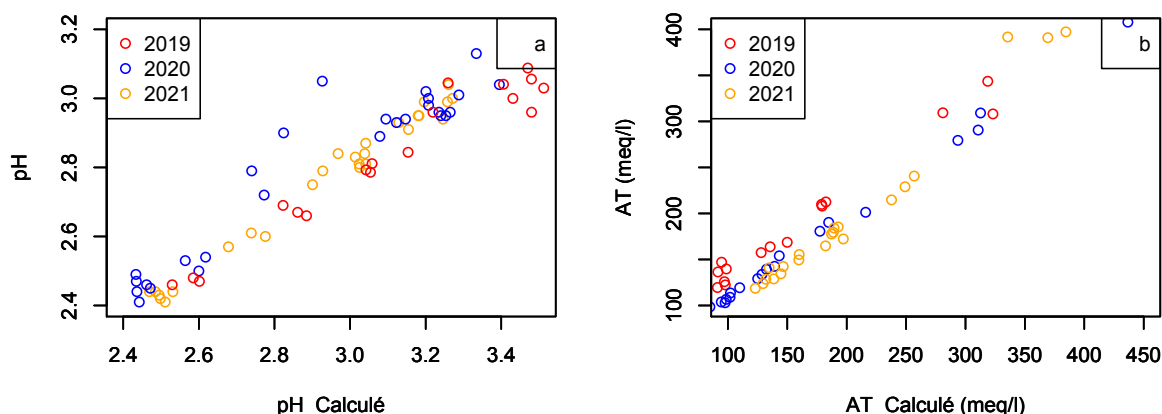


Figure VIII.4: Relation pH mesuré-pH calculé (a) et AT mesurée -AT calculée (b) du Chardonnay sur trois années consécutives.

4.1. Vérification des prélèvements de stade 4 de la population '50025' par rapport à la cinétique du Chardonnay

La cinétique du Chardonnay nous a permis de déterminer la stade 4 où nous pouvons prendre des échantillons de baies qui sont encore dans la phase active, avant d'atteindre le plateau de l'accumulation des sucres ou de la dégradation des acides. Les encadrés colorés dans la figure ci-dessous montrent les bornes des prélèvements stade 4 dans la population sur les trois saisons.

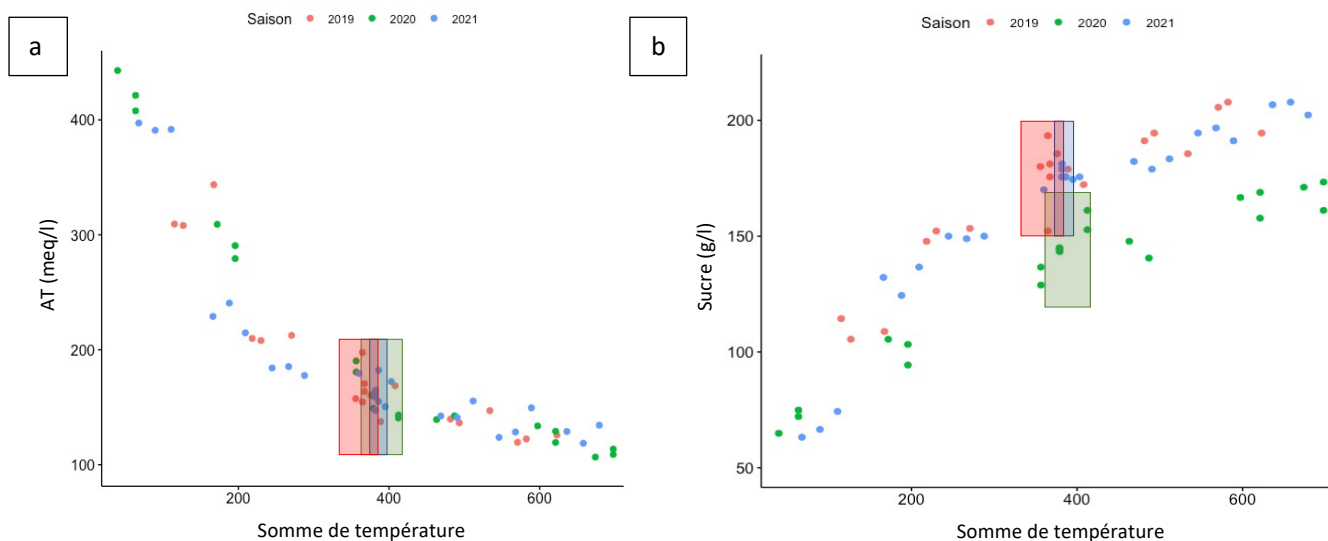


Figure VIII.5: Fourchettes d'échantillonnage des baies au stade 4 des génotypes de la population '50025' par rapport à la dégradation des acides (a) et l'accumulation du sucre (b) du Chardonnay.

Les résultats observés sur la cinétique du Chardonnay permettent de valider les méthodes d'analyse utilisées. En effet, la dégradation de l'acide malique, la stabilité de l'acide tartrique, l'accumulation du sucre et du potassium sont conformes aux attentes. Une bonne corrélation est observée entre les pH, AT mesurés et pH, AT calculés. Finalement la fourchette

des prélèvements stade 4 des génotypes de la population '50025' est bien située dans la phase active de l'accumulation du sucre/l'augmentation du pH, ce qui valide la procédure d'échantillonnage sur la population d'étude.

5. La teneur en sucres des raisins de la population '50025'

Une grande variabilité peut être observée quand on compare la teneur en sucres des différents génotypes à une date donnée. Cette variabilité dépend des conditions climatiques après la véraison et du rapport feuille/fruit des plantes. Le déterminisme génétique associé à la capacité des plantes à accumuler des sucres n'est pas encore explorée suffisamment. Les mesures de l'IR sur le jus des raisins au stade 4 (Bai_IR) et à la récolte (Bai_IR_R) dans la population étudiée ont permis de calculer la teneur en sucres en g/L qui ont montré une variabilité importante illustrée dans les histogrammes ci-dessous. Les teneurs en sucre au stade 4 ont varié entre 140 et 184 g/L. La moyenne des trois saisons de la population est 162.8 g/L. la teneur en sucres de la population à la récolte, à une date fixe pour tous les génotypes montre une variabilité plus grande que celle observée au stade 4. La différence entre la teneur en sucres des deux parents au stade 4 est d'environ 2 g/L et le Chardonnay dépasse les deux parents de plus que 10g/L alors qu'à la récolte le parent Divona a accumulé beaucoup plus de sucre qu'IJ119 et le Chardonnay jusqu'à atteindre 217 g/L. Le calcul de la vitesse d'accumulation de sucre entre la véraison et stade 4 n'explique pas l'écart observé au moment de la récolte puisque les deux parents ont des vitesses semblables. La grande différence entre les dates de véraison des parents peut être un facteur qui influence l'accumulation des sucres des deux génotypes.

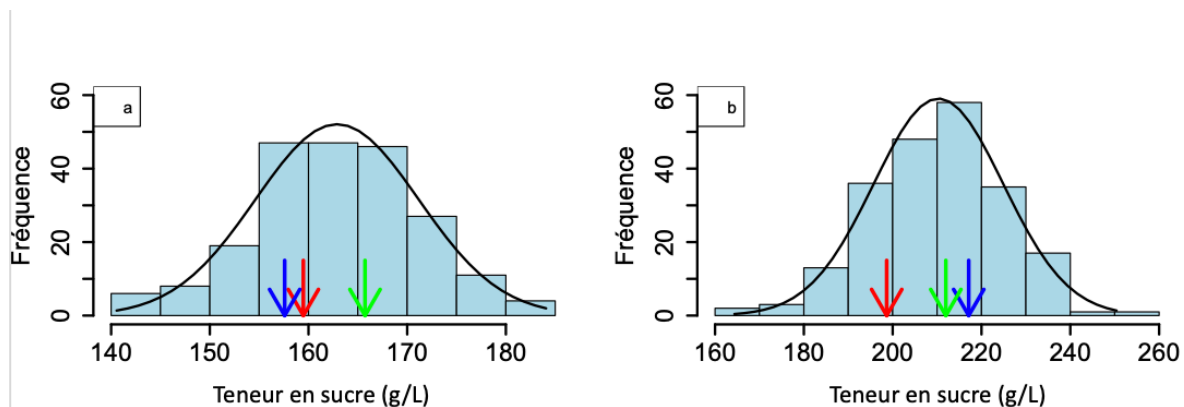


Figure VIII.6: Histogrammes de la variabilité de la moyenne des trois saisons du taux de sucre soluble dans les baies au stade de stade 4 (a) et à la récolte (b) dans la population '50025'. Flèche rouge correspond à IJ119, flèche bleue à Divona et flèche verte au Chardonnay.

Les héritabilités des différentes variables ont été calculées suivant la formule :

$$H^2 = \frac{\sigma_t^2 - \sigma_e^2}{\sigma_t^2}$$

où σ_t^2 est la variance observée sur toute la population et σ_e^2 est la variance observée entre les 6 parcelles de Chardonnay du bloc 1. Sauf en 2019, les héritabilités de la teneur en sucres des

baies sur les deux stades étaient très élevées. Les héritabilités étaient plus élevées à la récolte qu'au stade 4.

Tableau VIII.1: Héritabilités des teneurs en sucre dans la population '50025'.

Variable	Saison	Héritabilité
Bai_IR	2019	0.26
	2020	0.73
	2021	0.97
Bai_IR_R	2019	0.95
	2020	0.97
	2021	0.99

5.1. Analyses d'Interval mapping

La recherche de QTL, par IM, a été effectuée sur les trois cartes IJ119, Divona et consensus, avec les données des teneurs en sucre sur 4 jeux de données. Différents QTL ont été significatifs sur les trois années. Le LOD seuil a été obtenu pour le génome entier avec 1000 permutations. Les deux tableaux ci-dessous montrent les QTL détectés sur la carte consensus et les cartes parentales pour les teneurs en sucre au stade 4 et à la récolte sur les trois saisons.

Tableau VIII.2: Caractéristiques des QTL des BLUP des trois saisons pour la teneur en sucres des baies sur la carte consensus de la population '50025'.

Variable	LG	Pos (cM)	Lod à p=0.05	Lod max	%Var	IC à p=0.95	
						cM	Mb
Bai_IR	1	25.70	4.48	4.84	6.40	6.8-62.6	1.8-23.6
	9	1.41	4.48	8.23	11.3	1.2-3.6	3.3-4.1
	16	28.45	4.48	8.74	12.0	8.04-29.05	5.39-20
	17	4.02	4.48	4.96	6.50	0-13.25	0.07-5.2
	18	58.07	4.48	5.10	6.70	52.8-63.1	11.4-14.6
Bai_IR_R	1	17.27	4.41	7.74	10.4	14-61.6	3.4-23.3
	9	2.01	4.41	8.77	11.9	1.2-3.8	3.3-4.2
	17	29.36	4.41	6.62	8.8	17.67-42	6.3-10.7
	18	58.07	4.41	8.78	11.95	56.4-64	12.3-16.8

Le pourcentage de variance phénotypique expliqué par les QTL des teneurs en sucre sur trois saisons sont présentés dans le tableau 4. Le modèle additif des QTL de l'IR au stade 4 comprend 5 QTL sur LG1, 9, 16, 17 et 18. Le modèle explique environ 43% de la variance observée dans la population '50025'. La figure 4 ci-dessous montre le pic des lods score des 5 QTL détectés pour l'IR au stade 4 et les effets alléliques de chaque locus. 1@25 est le résultat des variations alléliques des deux parents. Les allèles provenant du père Divona, des trois QTL 9@1,16@28 et 18@58 modifient le taux de sucre dans les baies. Le QTL 17@4 provient de la mère IJ119. 9@1 et 16@28 expliquent le plus haut pourcentage de la variance phénotypique.

Sachant que la teneur en sucres des baies est un caractère qui est influencé par la phénologie, la surface foliaire de la plante et le rendement, le rapport feuille-fruit et la date de véraison, les QTL de teneur en sucres détectés sont plutôt liés à ces paramètres et non pas le métabolisme du sucre : Le 1@25 est un QTL de la surface foliaire qui est déjà identifié dans le chapitre précédent. Les 17@4 et 18@58 sont liés aux poids des baies et de rendement (Chapitre VI). Le 9@1 est lié à la vigueur de la plante, un QTL de poids de bois de taille identifié dans le chapitre VII.

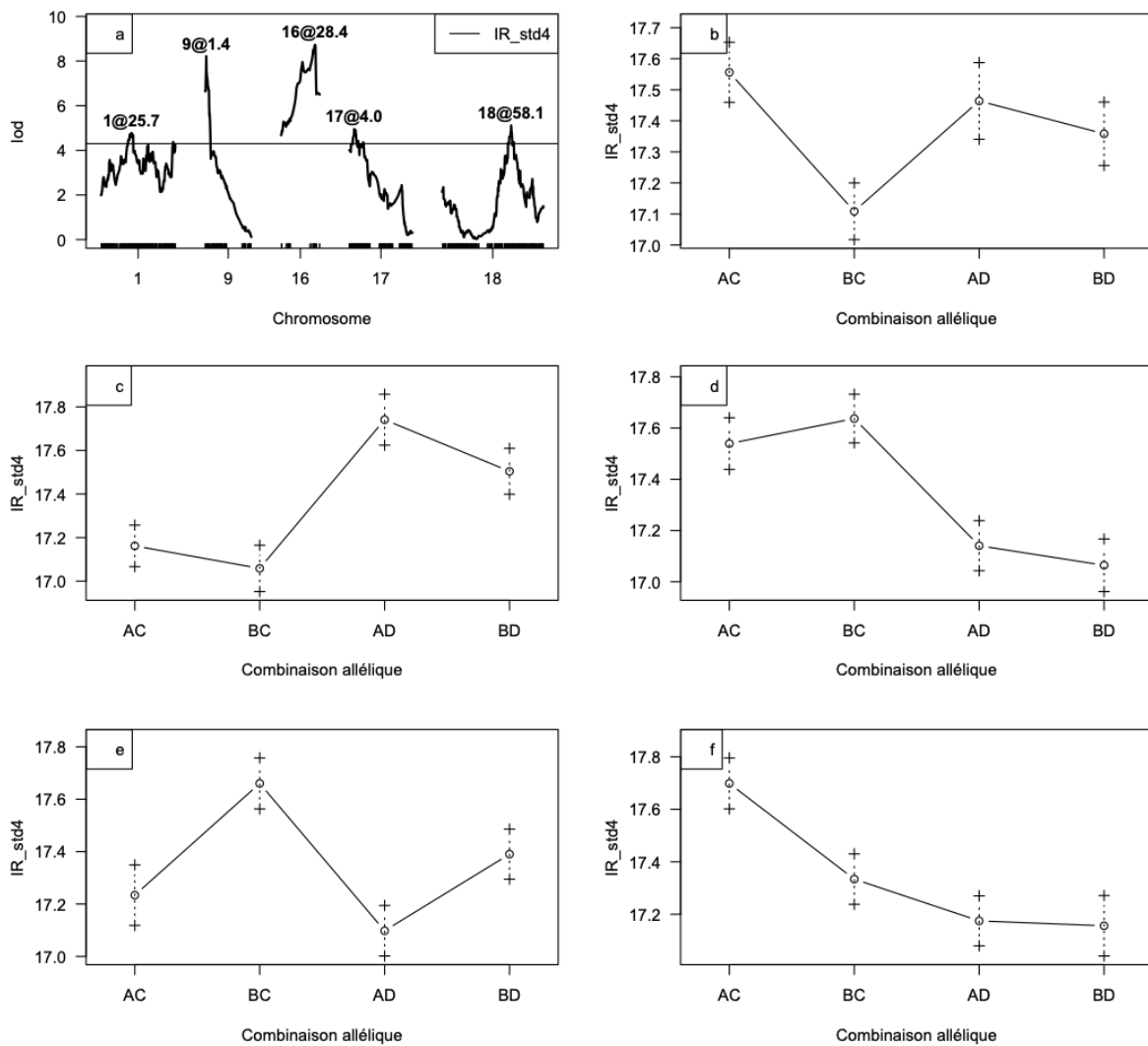


Figure VIII.7: Lod scores (a) et effets alléliques des QTL de *Bai_IR* sur LG1 (b), LG9 (c), LG16 (d), LG17 (e) et LG18 (f) sur la carte consensus de la population '50025'.

Le 16@28 est déjà identifié aussi comme un QTL de dates de véraison (Chapitre V) et de jaunissement des feuilles après véraison (Chapitre croissance et vigueur). Un test de corrélation (pearson) entre le degré de jaunissement en 2021 et les teneurs en sucre au stade 4 indique une corrélation négative significative à $p=0.001$ entre les deux caractères ($R=-0.21$). Les génotypes ayant l'allèle D à 16@28 sont plus précoces et présentent des jaunissements du feuillage après la véraison. Le jaunissement des feuilles chez ces génotypes réduit significativement la surface foliaire participant efficacement à la photosynthèse résultant ainsi une accumulation réduite de sucres (Figure VIII.8). En conclusion, nous n'avons pas trouvé de

QTL propres au métabolisme des sucres dans les baies mais plutôt des facteurs génétiques liés au rendement et la vigueur qui influencent les teneurs en sucre des baies.

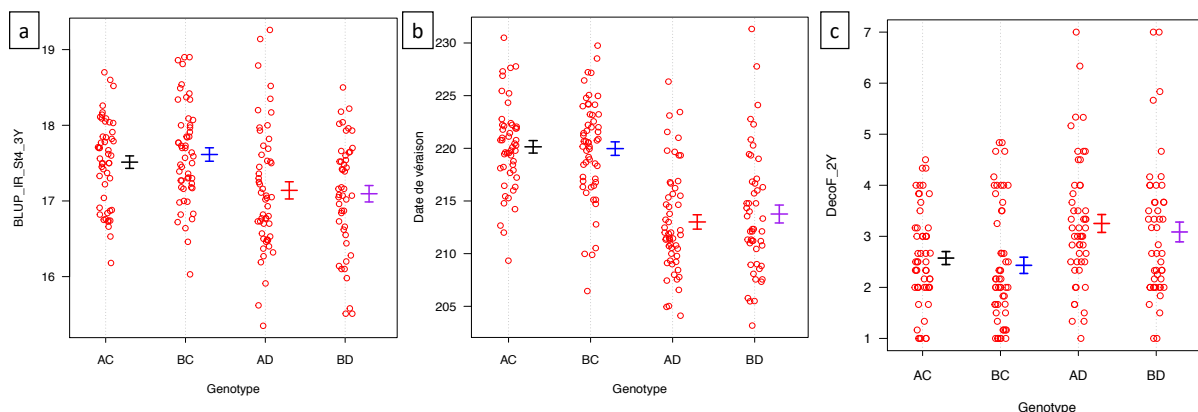


Figure VIII.8: Plots des teneurs en sucre (a), date de véraison (b) et jaunissement des feuilles (c) en fonction des différents génotypes de 16@28 sur la carte consensus de la population '50025' - IJ119 (AB) x Divona (CD).

6. L'acidité et la teneur en azote des raisins de la population '50025'

Des températures élevées durant la maturation des baies conduisent à une dégradation accélérée de l'acide malique tandis que l'acide tartrique est beaucoup moins sensible vis-à-vis des hautes températures et la quantité d'acide tartrique dans une baie est relativement stable lors de la maturation. L'un des objectifs principaux de l'adaptation des nouvelles variétés de vigne au climat du futur est par conséquent d'avoir des plantes avec un rapport acide tartrique/acide malique (Bai_Tar/Mal) élevé. Des QTL pour ce rapport, pour le pH et les concentrations en acides organiques des baies sont déjà publiés (Ban et al., 2016; Chen et al., 2015; Duchêne et al., 2020; Duchêne et al., 2014). Cette partie est consacrée au déterminisme génétique du pH, de l'acidité titrable (AT), des concentrations en acide malique, tartrique, en cations majeurs et en azote assimilable dans la population '50025'. Comme précédemment, nous chercherons s'il existe un lien entre des QTL d'acidité et les QTL de résistance aux maladies cryptogamiques.

6.1. Variabilité génétique

Le pH des moûts de raisins a été mesuré aux stades 2 (baie verte), 4 (baie à mi-maturité) et 5 (la récolte). La figure VIII.9 montre la distribution des BLUP des trois saisons du pH dans la population étudiée. Au stade 2, le pH (BaiV_pH) de la population varie entre 2.2 et 2.5. Divona est le génotype le moins acide. Le pH de IJ119 ne montre pas une différence significative avec celui du Chardonnay. La moyenne de la population pour le pH au stade 4 (Bai_pH) est 2.88, ce qui est relativement bas. A ce stade, Le pH de IJ119 (2.94) est devenu moins acide que celui de Divona (2.88) et du Chardonnay (2.9). Puisque la distribution des BLUP du pH au stade 4 n'est pas normale (Figure VIII.9b), nous avons utilisé une transformation de normalisation `orderNorm` sous R afin de pouvoir par la suite réaliser une analyse d'IM. Appelée aussi `OrderedQuantile` (ORQ) normalisation, c'est une transformation basée sur les rangs. Le stade 5 correspond à une date de récolte commune pour tous les génotypes donc tous les génotypes n'ont pas le même niveau de maturation. Les mesures du pH à ce stade montrent une variabilité plus importante qu'au deux premiers stades, la moyenne de la population est

toujours basse, à 3.07. IJ119 a très peu évolué entre stade 4 et stade 5 résultant ainsi par un pH très proche du Chardonnay.

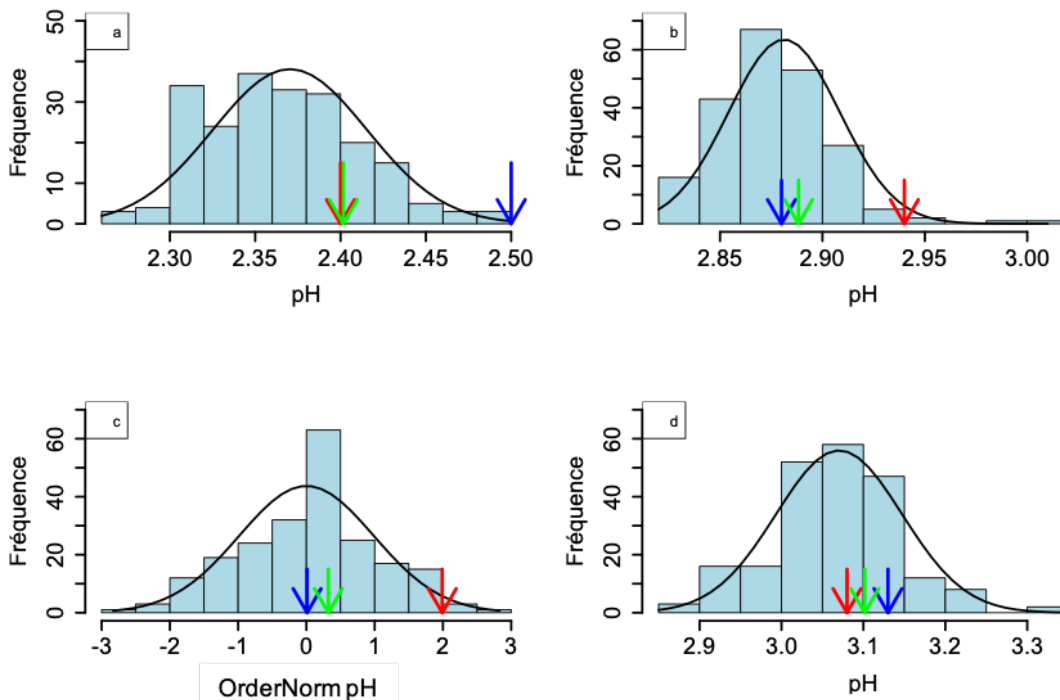


Figure VIII.9: Histogrammes de la distribution des BLUP des deux/trois années du pH au stade 2 (a), pH au stade 4 (b) et de la transformation *orderNorm* du pH au stade 4 (c), pH au stade 5 (d) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour Chardonnay.

L'AT (Bai_AT) a été mesurée uniquement au stade 4. La distribution des BLUP des trois saisons est représentée dans la figure VIII.10 et varie entre 120 et 175 meq/L. La moyenne de la population est de 145.23 meq/L. Divona a une AT plus bas que la moyenne de la population (138.47 meq/L). Le Chardonnay (155 meq/L) et IJ119 (152 meq/L) ont des AT plus élevées que la moyenne.

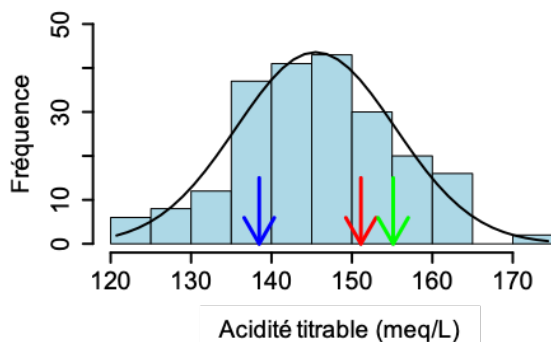


Figure VIII.10: Histogramme de la distribution des BLUP des trois années de l'acidité titrable au stade 4 des baies de la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour Chardonnay.

La distribution des concentrations en acide malique (BaiV_Mal), acide tartrique (BaiV_Tar) et le rapport des deux BaiV_Tar/Mal au stade 2 sont présentés dans la figure VIII.11. BaiV_Mal

varient entre 160 et 230 mmol/L, Divona a une concentration relativement faible par rapport à la moyenne de la population (169 mmol/L), IJ119 (215 mmol/L) et le Chardonnay (208 mmol/L). La variation de BaiV_Tar est moins importante que celle de BaiV_Mal. Les deux parents ont des concentrations très proches et plus élevées que celle du Chardonnay. La moyenne de la population de BaiV_Tar/Mal est 0.55.

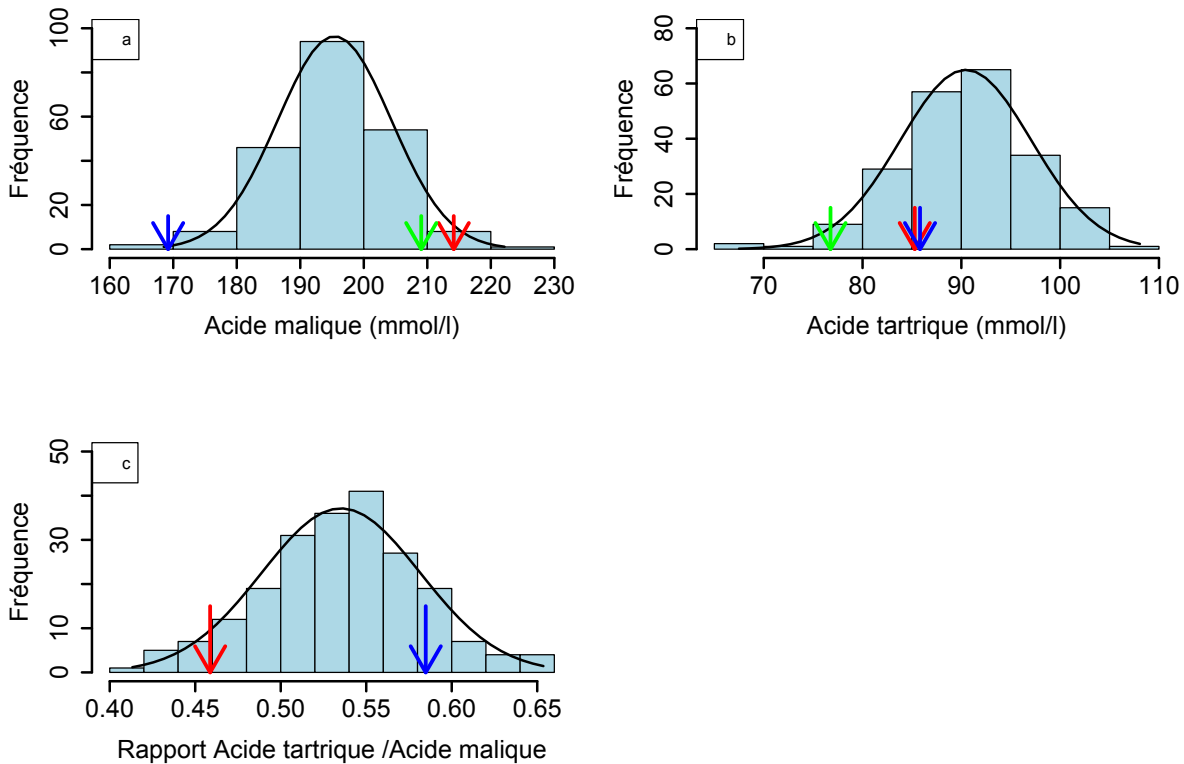


Figure VIII.11: Histogrammes des BLUP des deux années des concentrations en acide malique au stade 2 (a), acide tartrique au stade 2 (b) et du rapport acide tartrique sur acide malique au stade 2 (c) dans la population '50025.

Les distributions de Bai_Tar, Bai_Mal et Bai_Tar/Mal au stade 4 sont présentées dans la figure VIII.12. La concentration Bai_Mal varie entre 10 et 50 mmol/L dans la population avec une moyenne de 29 mmol/L. Divona a une concentration (22 mmol/L) plus faible que la moyenne alors qu'IJ119 et Chardonnay ont des concentrations plus hautes que la moyenne de la population, 37.3 et 38.9 mmol/L respectivement. La distribution de Bai_Tar n'est pas normale, selon le test Shapiro-Wilk, donc une transformation de normalisation, *boxcox*, a été appliquée sous R sur les données. La moyenne des concentrations d'acide tartrique de la population est 51.6 mmol/L. Le Chardonnay et IJ119 ont des concentrations plus faibles que la moyenne, 49.3 et 50.7 mmol/L respectivement. Divona a une concentration de 53 mmol/L d'acide tartrique. Bai_Tar/Mal présente une variabilité importante et un écart maximal de 2 est observé dans la population. Puisque Divona a une faible concentration en acide malique et forte en acide tartrique, son Bai_Tar/Mal est élevé contrairement au Chardonnay et IJ119.

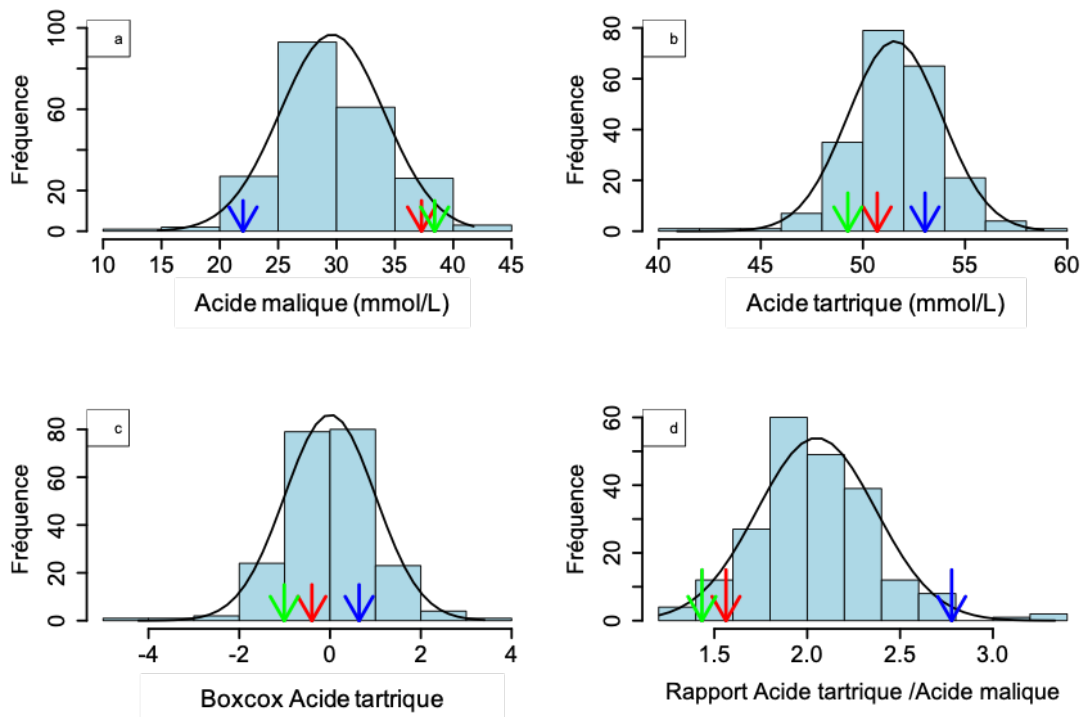


Figure VIII.12: Histogrammes des BLUP des trois années des concentrations en acide malique au stade 4 (a), en acide tartrique au stade 4 (b), transformation *boxcox* de l'acide tartrique au stade 4 (c) et rapport acide tartrique sur acide malique au stade 4 (d) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour Chardonnay.

La figure VIII.13 montre les distributions des BLUP de la quantité de potassium dans une baie au stade 2 et stade 4 dans la population '50025'. Au stade 2 la quantité de potassium dans une baie varie entre 10 et 30 μmol dans la population avec une moyenne de 17.4 μmol . IJ119 est légèrement plus faible que la moyenne (16.7 μmol) alors que Divona et le Chardonnay ont 18.9 et 19.7 μmol respectivement. Au stade 4, la variabilité des quantités de potassium est plus importante ; l'écart de la population est de 15 à 60 μmol . La moyenne de la population est 33.4 μmol . IJ119 augmente plus haut que la moyenne de la population avec 35.5 μmol . La quantité de potassium chez Divona au stade 4 est devenue plus faible que la moyenne avec 30.3 μmol .

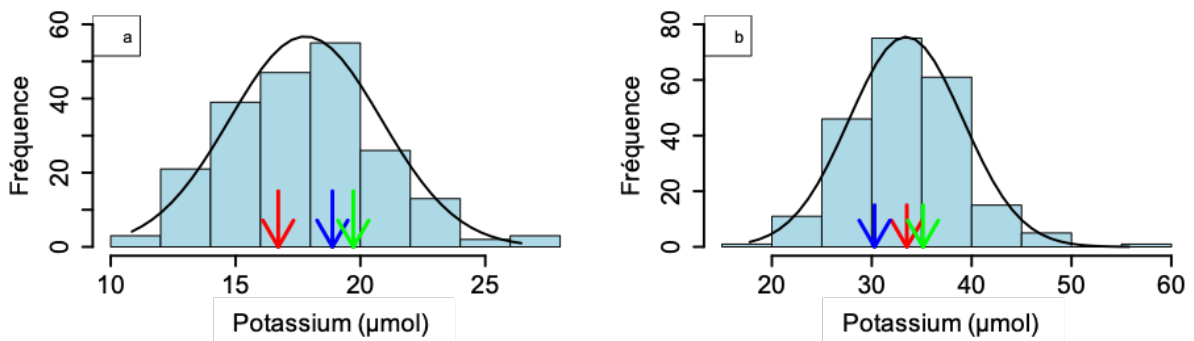


Figure VIII.13: Histogrammes des BLUP des deux/trois années de la quantité de potassium dans une baie au stade 2 (a) et au stade 4 (b) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour Chardonnay.

Des analyses de la nutrition minérale et azotée dans les baies ont été réalisées au stade 2 ou 4. Les concentrations en magnésium (Bai_Mg), calcium (Bai_Ca) des raisins ont été mesurées au stade 4 alors que l'azote alpha aminé (BaiV_AA) a été mesurées au stade 2. L'azote ammoniacal a été mesuré au stade 2 (BaiV_N_NH₄) et au stade 4 (Bai_N_NH₄).

La figure VIII.14 montrent les distributions des BLUP des deux saisons des Bai_Mg, Bai_Ca et Bai_N_NH₄. La distribution de Bai_Mg est bien normale, l'écarte dans la population est entre 2.1 et 2.9 mmol/L avec une moyenne de 2.48 mmol/L. Les deux parents ont des concentrations plus faibles que la moyenne de la population et celle du Chardonnay (2.54 mmol/L). Bai_Ca et Bai_N_NH₄ ont des distributions non normales imposant ainsi une transformation de normalisation des données. La concentration moyenne de la population en calcium est 0.62 mmol/L. Divona et le Chardonnay sont proches de la moyenne avec 0.65 et 0.70 mmol/L respectivement alors qu'IJ119 est plus faible que la moyenne avec 0.43 mmol/L. Pareil pour Bai_N_NH₄ : la moyenne de la population est de 1.37 mmol/L, IJ119 est plus faible que la moyenne (0.96 mmol/L) alors que Divona (1.44 mmol/L) et le Chardonnay (1.55 mmol/L) sont un peu plus élevés.

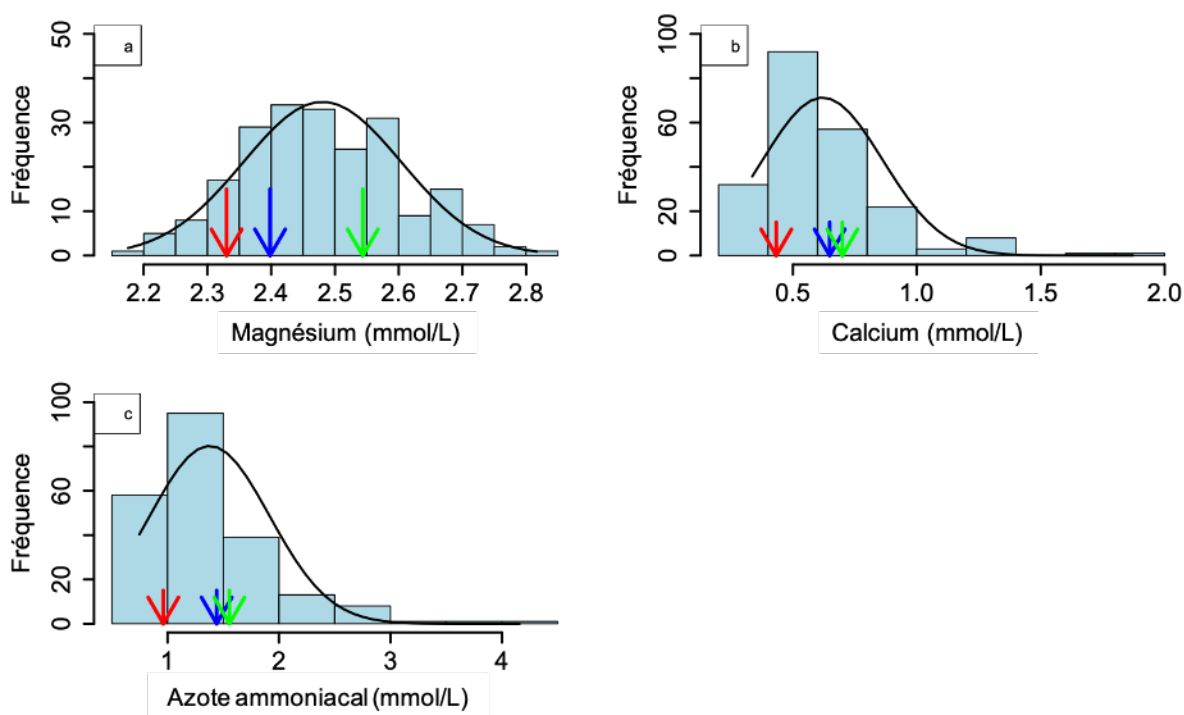


Figure VIII.14: Histogrammes des BLUP de deux années (2019 et 2020) de la concentration des baies au stade 4 en magnésium (Bai_Mg) (a), en calcium (Bai_Ca) (b) et en azote ammoniacal (Bai_N_NH₄) (c) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour Chardonnay.

La figure VIII.15 montre les distributions des BLUP des deux saisons des BaiV_N_NH₄, BaiV_N_AA et BaiV_N_Assi. La moyenne de la population en BaiV_N_NH₄ est 125.42 mg/L. Le Chardonnay a une concentration plus élevée (154.53 mg/L). Pour BaiV_N_AA, les deux parents ont des concentrations plus élevées que le Chardonnay et la moyenne de la population (131.1 mg/L). L'azote assimilable est égal à la somme de l'azote ammoniacale et l'azote alpha aminé. BaiV_N_Assi varie dans la population entre 175 et 425 mg/L. IJ119 a une concentration de 249 mg/L alors que Divona a 288 mg/L.

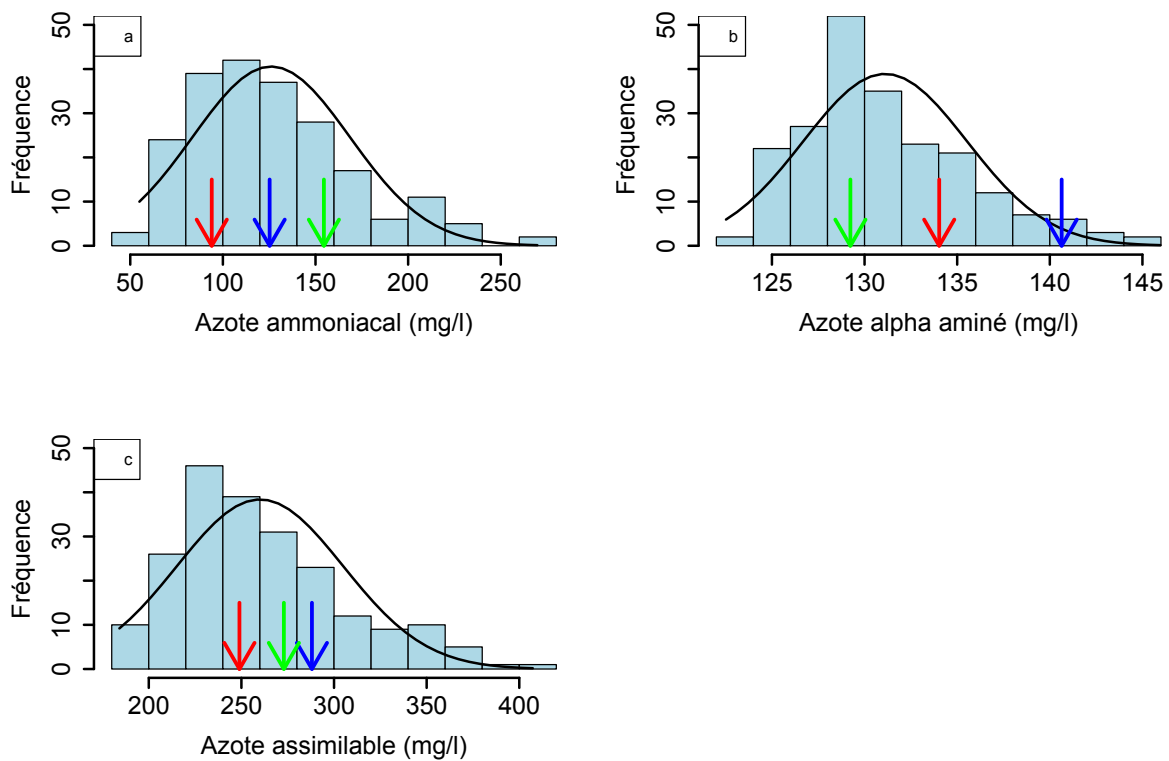


Figure VIII.15: Histogrammes des BLUP de deux années des concentrations au stade 2 en azote ammoniacal (a), en azote alpha aminé au stade 2 (b) et en azote assimilable (c) dans la population '50025'. Flèche rouge pour IJ119, flèche bleue pour Divona et flèche verte pour le Chardonnay.

6.2. Héritabilités

Les héritabilités des différentes variables ont été calculées suivant la formule :

$$H^2 = \frac{\sigma_t^2 - \sigma_e^2}{\sigma_t^2}$$

où σ_t^2 est la variance observée sur toute la population et σ_e^2 est la variance observée entre les 6 parcelles de Chardonnay du bloc1.

Tableau VIII.3: Héritabilités des variables d'acidité dans la population '50025'.

Variable	H2 - 2019	H2 - 2020	H2 - 2021
BaiV_pH	NA	0.83	0.97
Bai_pH	0.83	0.93	0.66
Bai_AT	0.47	0.73	0.28
BaiV_Mal	NA	0.39	0.77
Bai_Mal	0.56	0.15	0.45
BaiV_Tar	NA	0.94	0.84
Bai_Tar	0.42	0.22	0.86

BaiV_K	NA	0.29	0.90
Bai_K	0.66	0.72	0.75
Bai_N_NH4	0.01	0.63	NA
Bai_Mg	-	-	NA
Bai_Ca	0.67	0.77	NA
BaiV_N_NH4	NA	0.54	0.82
BaiV_N_AA	NA	0.45	0.86
BaiV_N_Assi	NA	0.61	0.81

Les héritabilités des paramètres de l'acidité et de la composition azotée des baies ne sont pas très élevées et montrent surtout des grandes variations entre les différentes années. Les héritabilités des pH et de Bai_K étaient les plus stables entre années. Les héritabilités du magnésium étaient faibles, même négatives, indiquant un faible effet génétique sur les variations de cet élément dans les baies. Les héritabilités de l'azote des baies vertes étaient élevées en 2021 alors qu'en 2020, elles étaient un peu plus faibles.

6.3. Analyses d'Inteval mapping

La recherche de QTL, par IM, a été effectuée sur les trois cartes IJ119, Divona et consensus, avec les données d'acidité sur 4 jeux de données (2019, 2020, 2021 et les BLUP des trois années). Les résultats sur les jeux de données annuelles et sur les cartes parentales sont en Annexe. Différents QTL ont été significatifs sur les trois années. Le tableau VIII.4 montre les caractéristiques des QTL détectés pour tous les BLUP des variables étudiées sur la carte consensus de la population.

Tableau VIII.4: Caractéristiques des QTL détectés pour les BLUP des variables d'acidité et les pourcentages de variance expliqués sur la carte consensus de la population '50025'.

Variable	LG	Position (cM)	Lod à p=0.05	Lod max	% Var	IC à P=0.95	
						cM	Mbp
BaiV_pH	5	13.45	4.37	6.44	9.46	6.23-47.19	2.4-19.69
	13	50.81	4.37	4.95	7.15	36.95-62.06	13.09-27.96
	14	34.74	4.37	7.76	11.58	14.86-45.19	6.4-25.85
	18	53.65	4.37	6.84	10.09	50.84-58.07	11.24-12.49
Bai_pH	1	41.97	4.39	4.97	11.15	0-44.38	0.47-11.53
	6	1.41	4.39	4.27	7.6	0.6-8.43	0.57-3.46
	15	2.21	4.39	4.81	8.04	0-31.44	0.57-16.83
Bai_pH_St5	14	31.33	4.31	5.25	8.54	0.8-55.43	0.59-28.59
	16	13.00	4.31	5.55	9.06	4.22-29.05	1.29-20.04
	17	35.19	4.31	5.33	8.67	26.16-36.4	7.32-10.35
Bai_AT	6	1.21	4.45	4.58	7.24	0-11.05	0.53-4.2
	14	33.34	4.45	6.45	10.43	12.85-42.78	4.74-25.47

	17	4.42	4.45	7.61	12.46	1.41-10.4	1.24-4.29
BaiV_Mal	5	15	4.41	5.28	8.6	3.82-46.19	0.78-19.30
	13	7.23	4.41	8.93	15.18	5.42-10.24	0.68-2.78
	19	26.31	4.41	6.16	10.14	23.50-38.56	8.06-19.12
Bai_Mal	6	21.09	4.37	4.37	9.17	1.21-43.38	0.87-18.98
Bai_Tar	17	2.21	4.32	4.34	9.21	0-50.28	0.007-17.2
Bai_Tar/Mal	6	22.29	4.21	4.67	10	8.03-38.16	3.29-16.85
BaiV_K	6	23.50	4.4	4.49	8.75	15.86-40.77	5.31-18.04
	11	25.38	4.4	5.13	10.07	3.61-27.99	2.6-8.5
Bai_K	9	0.40	4.44	6.14	11.70	0.4-2.2	2.93-3.65
	17	2.61	4.44	5.09	9.59	0-3.41	0.007-17.2
BaiV_N_Assi	17	11.45	4.47	7.00	10.08	7.43-15.46	3.1-5.79
BaiV_N_NH4	3	37.36	4.37	6.62	11.11	16.87-45.39	3.03-9.44
	14	33.94	4.37	5.33	8.83	28.31-36.14	19.23-22.55
	17	10.84	4.37	6.78	11.4	7.43-15.46	3.1-5.79

La variance phénotypique expliquée par le modèle additif des QTL du pH au stade 2 est de 38.3%. Le modèle est construit avec 4 QTL sur LG5, 13, 14 et 18. Les deux QTL 14@34 et 18@37 sont détectés sur les deux années de phénotypage alors que les QTL sur LG5 et 13 ne sont pas stables. Les QTL 14@34 et 18@37 sont dues aux variations alléliques des deux parents de la population.

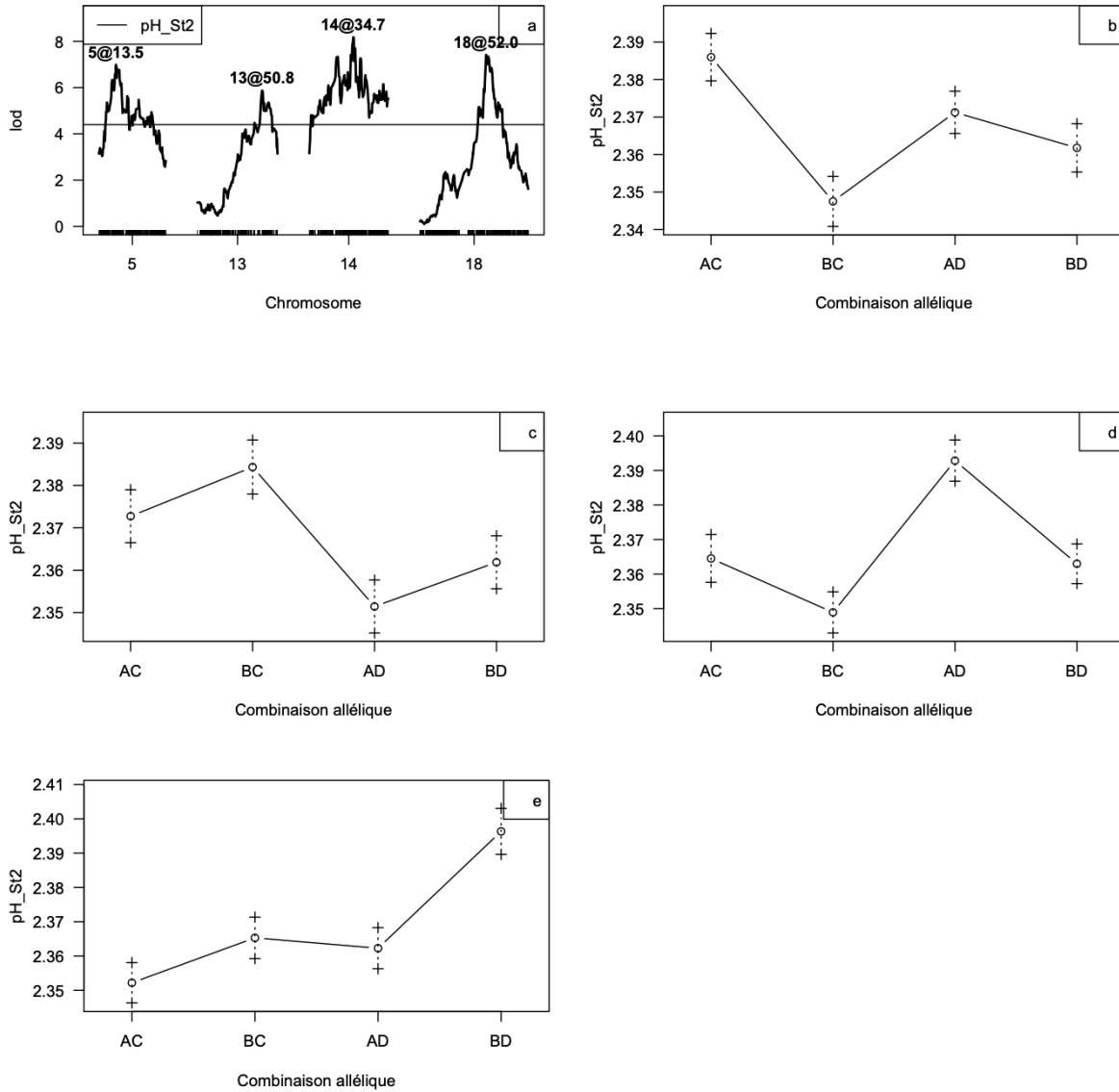


Figure VIII.16: Lod scores (a) et effets alléliques de 5@13 (b), 13@50 (c), 14@34 (d) et 18@52 (e) sur BaiV_pH dans la population '50025'.

La distribution des BLUP du pH au stade 4 n'était pas normale donc la recherche de QTL est appliquée sur les données transformées avec la fonction `OrderNorm` de R. Les QTL du pH au stade 4 sont les moins stables, aucun QTL n'est détecté en 2019 et 2020. En 2021, un seul QTL sur LG15 est significatif. Sur les BLUP des trois saisons trois QTL sont détectés : 1@42, 6@1 et 15@2 et expliquent 26.8% de la variance phénotypique (Figure VIII.17).

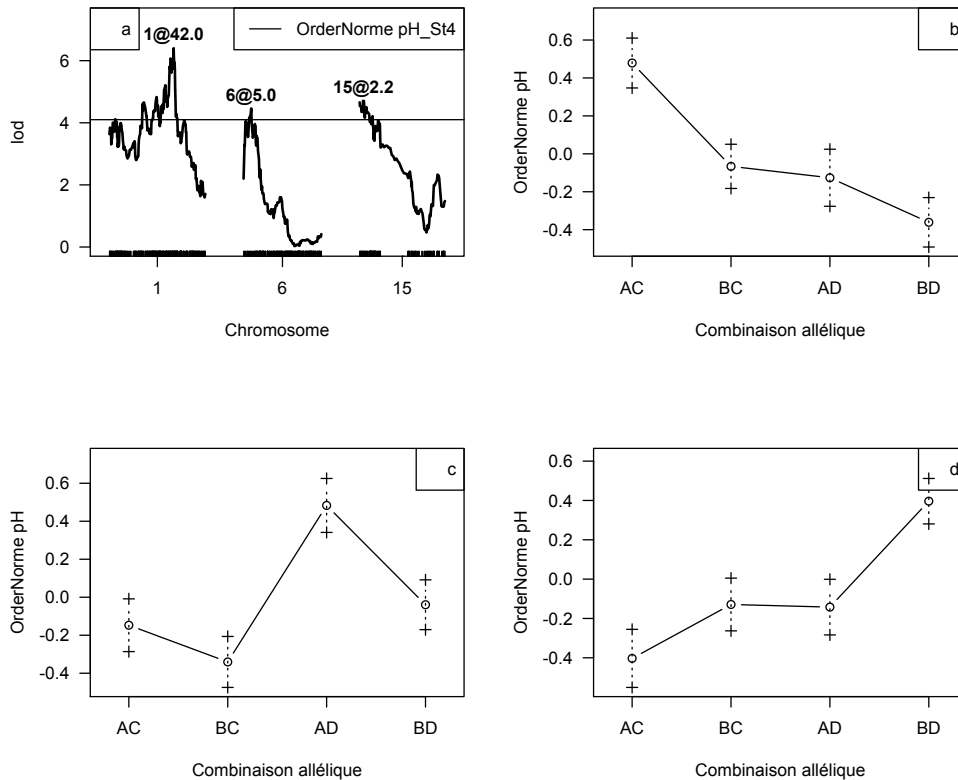


Figure VIII.17: Lod scores (a) et effets alléliques de 1@42 (b), 6@1 (c) et 15@2 (d) sur la variable transformée *Bai_pH* dans la population '50025'.

La variabilité du pH dans la population est relativement réduite et peut expliquer la faiblesse des QTL expliquant le pH aux deux premiers stades. La date de récolte est commune pour tous les génotypes ce qui fait qu'ils ne sont pas tous au même stade de maturité au moment du prélèvement mais, suite à la faible variabilité observée au stade 4, nous avons quand même effectué la recherche de QTL sur les données du stade 5. Les trois QTL détectés pour le pH des baies à la récolte (stade 5) 14@31, 16@13 et 17@35 sont assez stables, ils sont détectés sur au moins deux saisons et sur les BLUP. Un biais lié à la date de véraison est observé sur les QTL du pH stade 5 puisque ces prélèvements sont réalisés sur une date commune pour tous les génotypes en ne tenant pas compte du stade individuel de chacun : les QTL du LG16 et 14 sont liés à la véraison. La recherche de QTL sur les données du pH stade 5 de chaque année montre qu'il y a deux QTL sur LG14 : un QTL provenant de Divona et lié à la véraison et un autre QTL provenant de IJ119 (déjà détecté pour *BaiV_pH*) est lié au pH. Le 17@35 est détecté sur les données annuelles et les BLUP, et provient des deux parents (B et D allèles dominants).

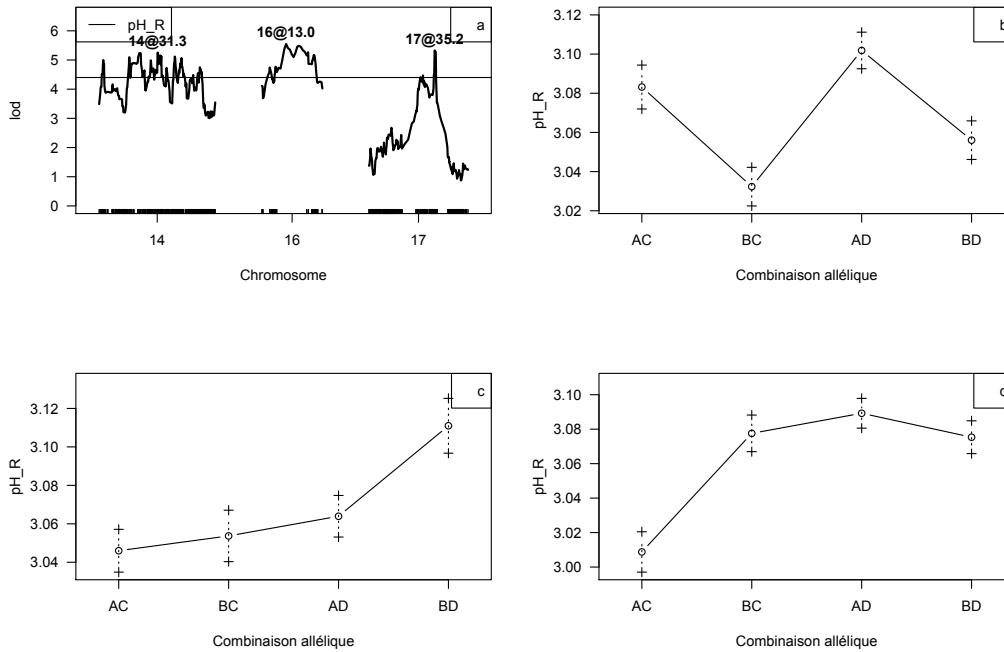


Figure VIII.18: Lod scores (a) et effets alléliques de 14@31 (b), 16@13 (c) et 17@35 (d) sur le pH des baies à la récolte (stade 5) dans la population '50025'.

Le modèle additif de Bai_AT comprend trois QTL, 6@1, 14@33 et 17@4 et explique 30.1% de la variance phénotypique observée. Le 14@33, provenant des deux parents, est le même QTL que celui détecté pour le pH. Le 6@1 aussi provient des deux parents alors que le 17@4 provient de Divona.

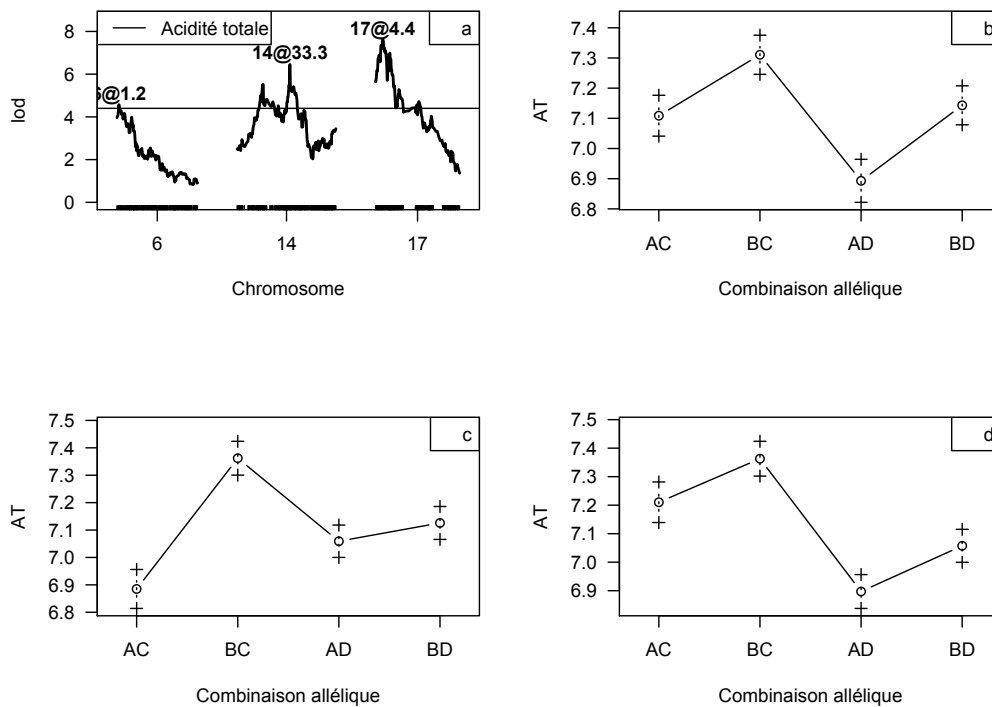


Figure VIII.19: Lod scores (a) et effets alléliques de 6@1 (b), 14@33 (c) et 17@4 (d) sur Bai_AT dans la population '50025'.

L'analyse de QTL sur les BLUP du BaiV_Mal a permis d'identifier trois QTL 5@13, 13@7 et 19@26 qui expliquent 34% de la variance observée. 19@26 est le moins stable, il est détecté seulement sur les BLUP des deux années. 13@7 provient de IJ119 alors que 5@13 et 19@26 résultent de variations alléliques des deux parents.

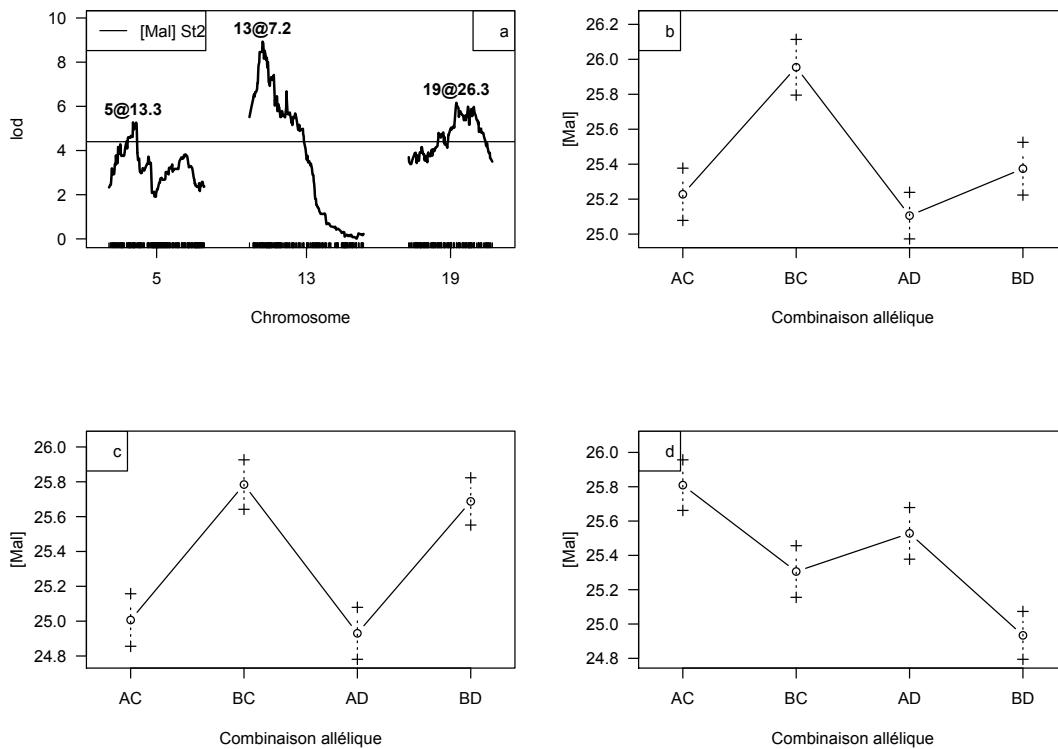


Figure VIII.20: Lod scores (a) et effets alléliques de 5@13 (b), 13@7 (c) et 19@26 (d) sur BaiV_Mal dans la population '50025'.

Un seul QTL, 6@21, est détecté pour le BLUP des trois années de la concentration des baies en acide malique au stade 4 et explique 9% de la variance observée. Ce même QTL est détecté aussi en 2019 et 2021. 6@21 est dû aux variations alléliques des deux parents, B et C étant des allèles dominants.

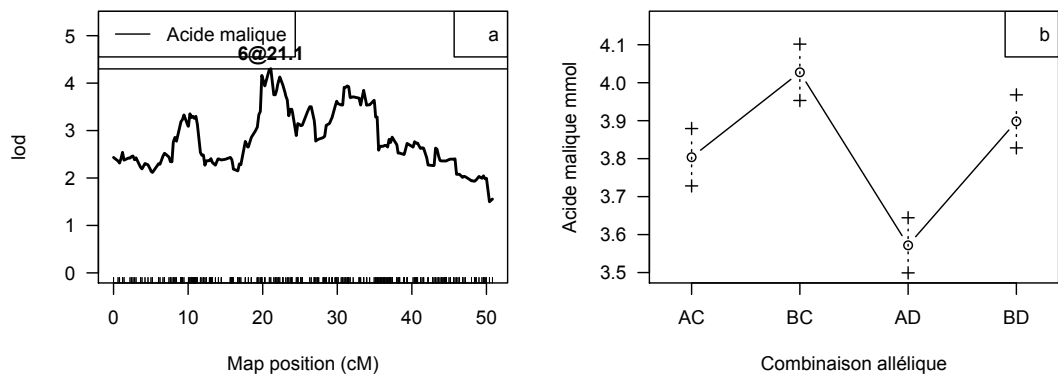


Figure VIII.21: Lod score (a) et effets alléliques de 6@21 sur Bai_Mal dans la population '50025'.

La distribution des BLUP des concentrations des baies au stade 4 en acide tartrique n'est pas normale dans la population étudiée donc une transformation de normalisation (boxcox) est appliquée sur les données avant de réaliser les analyses d'IM. Un QTL sur le LG17 est détecté

pour les BLUP des trois années et sur les deux années 2019 et 2021. Suivant le modèle ci-dessous 17@2 explique 9% de la variance observée. Ce QTL 17@2, provenant des deux parents, colocalise avec le QTL détecté pour Bai_AT.

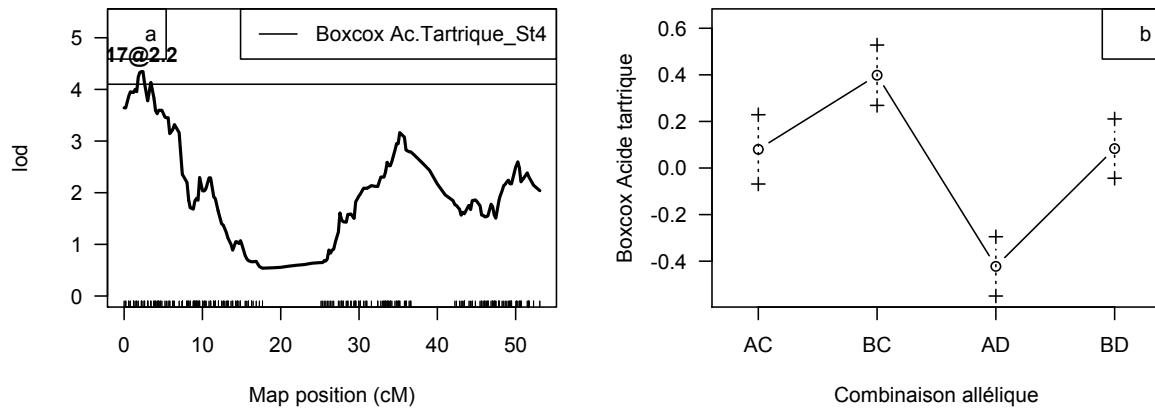


Figure VIII.22: Lod score (a) et effets alléliques de 17@2 sur la concentration en acide tartrique au stade 4 dans la population '50025'.

Le rapport acide tartrique/acide malique est un caractère déterminant de l'acidité des baies et très important pour l'adaptation des vignes au changement climatique. Le QTL 6@21 détecté pour Bai_Tar/Mal est le même que le QTL détecté pour l'acide malique. Pour BaiV_Tar/Mal, aucun QTL n'était significatif à p -value=0.05 mais deux QTL sur LG18 et 13 étaient significatifs à p -value=0.2.

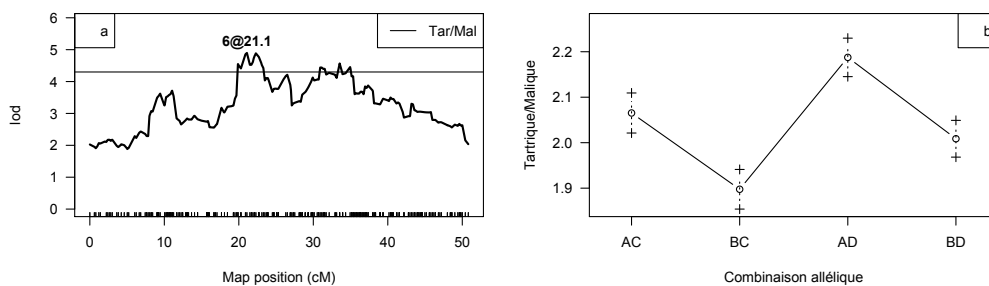


Figure VIII.23: Lod score (a) et effets alléliques de 6@21 sur Bai_Tar/Mal dans la population '50025'.

La concentration de potassium des baies vertes est mesurée sur les deux saisons 2020 et 2021. Sur l'année 2020, 11@23 est détecté alors qu'en 2021 aucun QTL n'est significatif. Un modèle additif constitué de deux QTL détectés, 6@19 et 11@23, sur les BLUP des deux saisons explique 19% de la variance observée. 6@19 est le même QTL déjà détecté pour Bai_Tar/Mal. 11@23 comme 6@19 provient des deux parents.

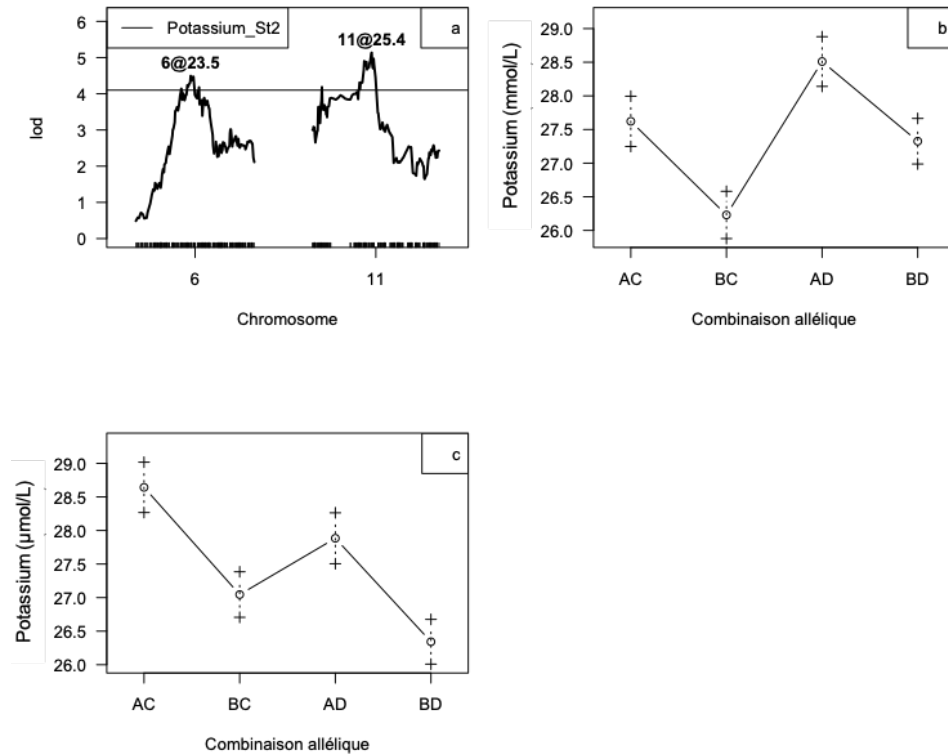


Figure VIII.24: Lod scores (a) et effets alléliques de 6@19 (b) et 11@23 (c) sur BaiV_K dans la population '50025'.

Les QTL de Bai_K ne sont pas stables d'une saison à l'autre : un seul QTL sur LG6 est détecté en 2019 alors que les deux années suivantes aucun QTL n'est significatif. Les BLUP trois années ont permis de détecter deux QTL : 9@0.4 et 17@2. Les deux QTL expliquent 21% de la variance phénotypique. Aucun QTL n'est détecté pour les autres cations dans les baies à mi-maturité.

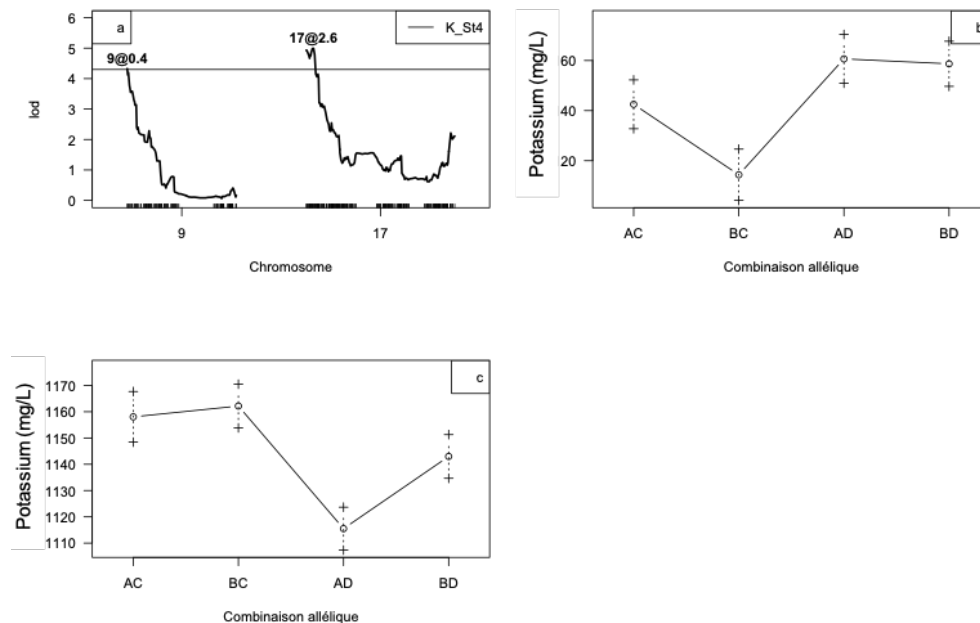


Figure VIII.25: Lod scores (a) et effets alléliques de 9@0.4 (b) et 17@2 (c) sur Bai_K dans la population '50025'.

Trois QTL sont détectés pour les BLUP de BaiV_N_NH₄ sur LG3, 14 et 17. Le 3@37 est détecté seulement sur les BLUP des deux années de BAI_N_NH₄ alors que 14@33 est détecté sur les

données annuelles en plus. Le 17@10 est détecté sur les deux années et les BLUP pour BaiV_N_NH₄ et BaiV_N_Assi. Aucun QTL n'est détecté pour BaiV_N_AA.

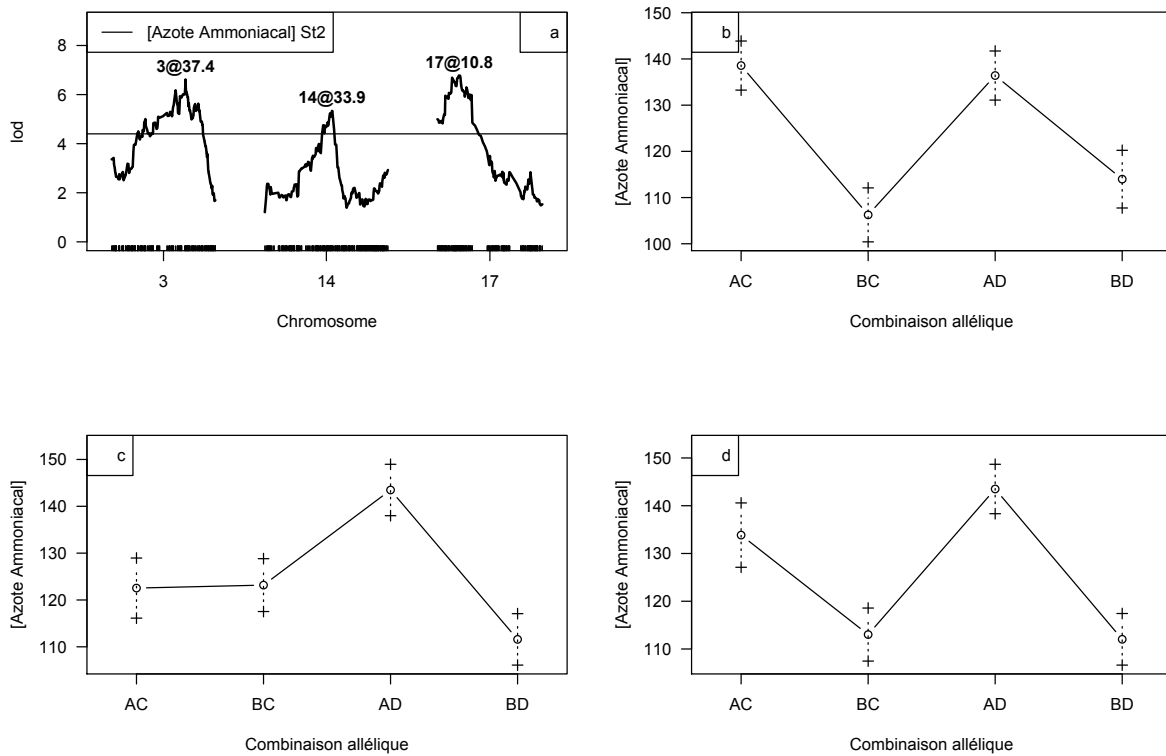


Figure VIII.26: Lod scores (a) et effets alléliques de 3@37 (b), 14@33 (c) et 17@10 (d) sur BaiV_N_NH₄ dans la population '50025'.

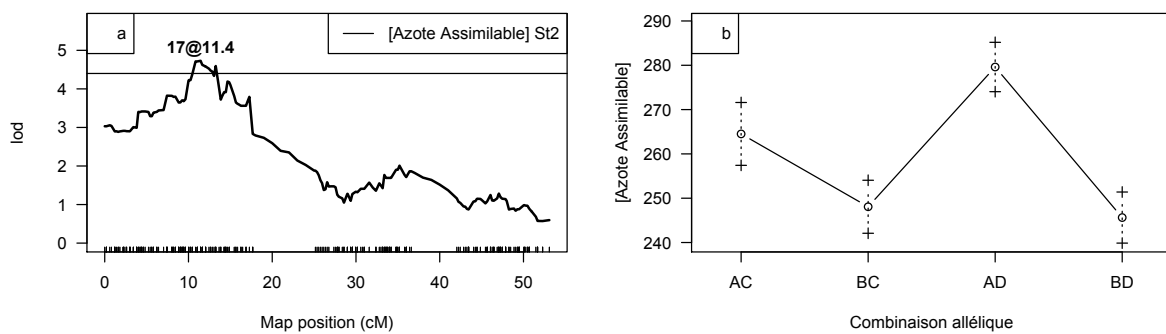


Figure VIII.27: Lod scores (a) et effets alléliques de 17@11 (d) sur BaiV_N_Assi dans la population '50025'.

Pour conclure, une dizaine de QTL sont significatifs pour les paramètres d'acidité étudiés dans la population '50025' mais très peu sont stables. La fourchette de variabilité observée, surtout pour le pH, n'est pas très large ce qui peut expliquer l'absence de QTL stables pour le pH surtout au stade 4. Pour la suite de l'étude, nous avons considéré seulement les QTL détectés pour plusieurs variables ou sur plusieurs années en plus des QTL de teneur en sucres des baies (Figure VIII.28).

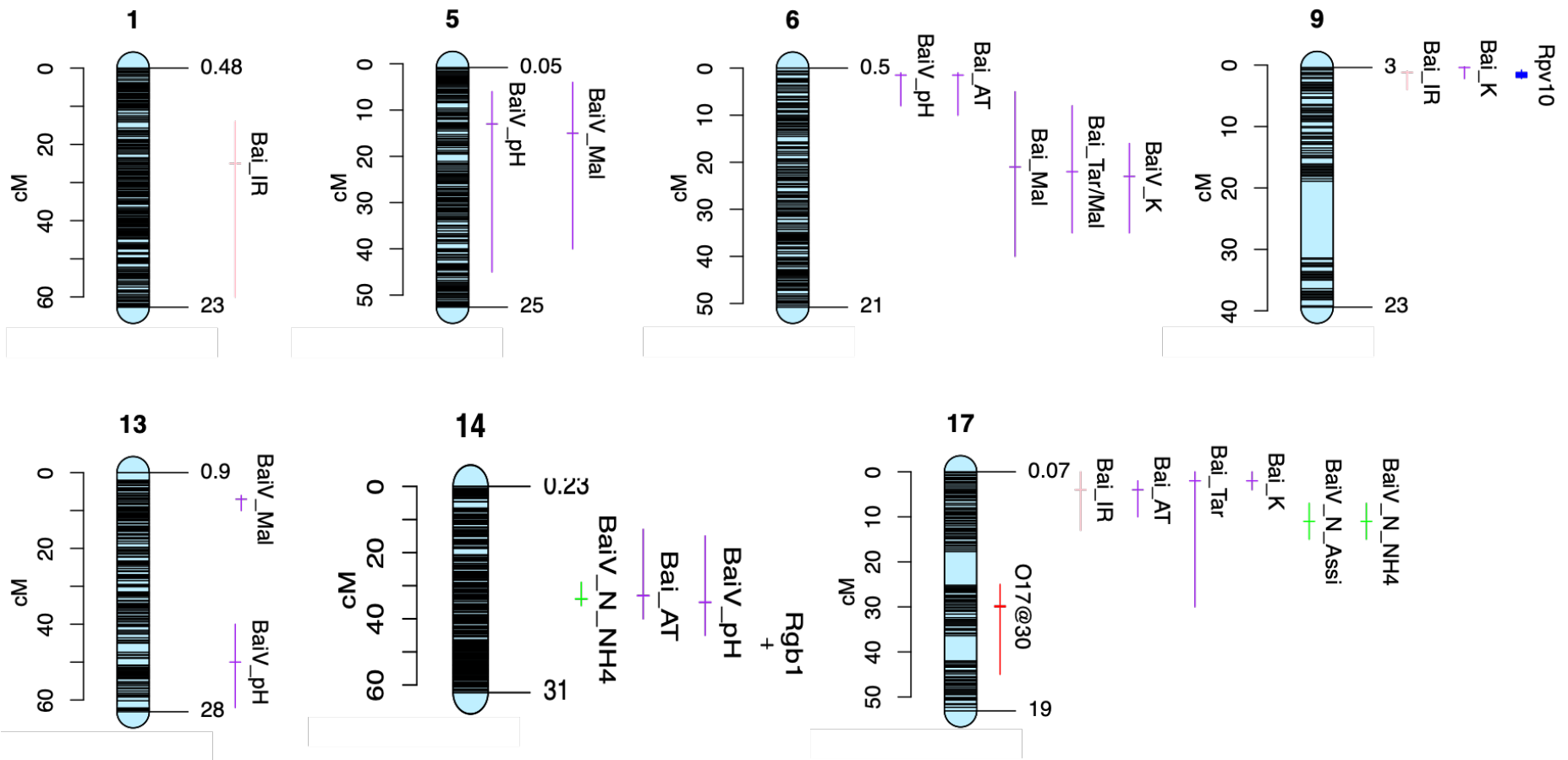


Figure VIII.28: QTL de composition des baies, stables, et les QTL de résistance sur la carte consensus de la population '50025'.

7. Colocalisation avec les QTL de résistance aux maladies

Un cas de colocalisation est identifié sur le chromosome 9 entre le QTL de résistance au mildiou *Rpv10* et un QTL de teneur en sucres. Les intervalles de confiance des deux QTL se superposent sur la carte consensus. La figure des effets alléliques (Figure VIII.29) montre que l'allèle D, provenant de Divona, confère la résistance au mildiou et augmente le taux de sucre dans les baies. De plus, le QTL de Bai_K est à 1 cM de *Rpv10* donc il y a moins que 1% de probabilité que les deux QTL ségrégent séparément. La résistance conférée par *Rpv10* est liée à un taux de sucres et de potassium dans les baies légèrement plus élevé.

Sur LG14, aucun cas de colocalisation n'est identifié avec *Rgb1* mais trois QTL sont détectés à proximité du gène de résistance. La distance séparant *Rgb1* des QTL d'acidité est 14 cM donc il y a 87% probabilité que les génotypes ayant *Rgb1* aient une acidité plus élevée. La relation avec BaiV_N_NH₄ est un peu plus compliqué puisque ce QTL provient des deux parents.

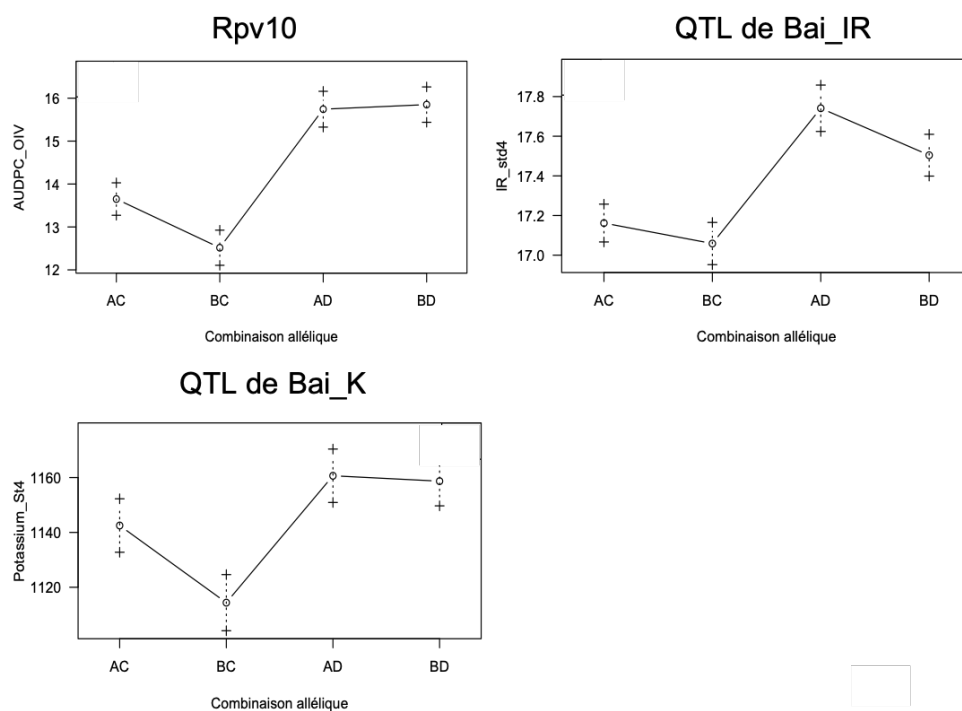


Figure VIII.29: effets alléliques de *Rpv10*, du QTL de Bai_IR et du QTL de Bai_K sur LG9 de la carte consensus de la population '50025'.

Highlights

- ◆ Les QTL de teneur en sucres et de pH des baies ne sont pas stables selon les millésimes
- ◆ La faible variabilité des traits d'acidité dans cette population peut être à l'origine de ce constat
- ◆ Deux clusters de QTL d'acidité et de teneur en azote assimilable des baies sont identifiés sur LG14 et 17
- ◆ *Rpv10* est lié à un QTL de teneur en sucres et de teneur en potassium des baies

Chapitre IX : Étude de l'impact des régions génomiques du genre *Vitis* sur les aptitudes agro-œnologiques des hybrides interspécifiques

IX. Étude de l'impact des régions génomiques du genre *Vitis* sur les aptitudes agro-œnologiques des hybrides interspécifiques

1. Introduction

Dans le contexte du changement climatique et l'exigence de l'agriculture moderne en termes de durabilité, d'environnement et de sécurité alimentaire, les programmes de sélection font face à des défis non négligeables et cherchent à élargir leurs sources de diversité pour y répondre. Les espèces sauvages apparentées à la vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) présentent une source de résistance naturelle contre les maladies qui touchent le plus sévèrement les vignobles comme le mildiou et l'oïdium. Chez la vigne comme d'autres plantes, les espèces sauvages sont souvent non comestibles et possèdent un certain nombre de défauts cultureux et organoleptiques. Par exemple, *V. rotundifolia* est connue pour avoir une certaine sensibilité au froid et *V. labruscae* un goût foxé. L'intégration des espèces du genre *Vitis* dans les programmes de sélection, pour introduire de la résistance dans les variétés cultivées, fait craindre l'introduction d'effets non souhaités. Suite à la crise engendrée par l'utilisation des hybrides producteurs directs en France, le développement de variétés porteuses de résistances s'est peu répandu au vignoble et les hybrides sont associés depuis à une faible qualité organoleptique. Cette mauvaise image des hybrides interspécifiques dans la profession agricole est due à des défauts transmis des espèces sauvages et non éliminés par les processus d'introgression. Mais il n'existe pas d'étude qui présente clairement le lien entre les gènes de résistances aux maladies conférés par les espèces du genre *Vitis* et les caractères agronomiques et œnologiques.

Cette étude est menée dans l'objectif d'identifier les éventuelles liaisons génétiques entre les gènes, conférant de la résistance aux maladies fongiques, provenant des espèces du genre *Vitis* et les déterminants génétiques des caractères agronomiques et œnologiques dans des hybrides interspécifiques de vigne. Les analyses sont menées sur une population de sélection particulière, issue d'un croisement entre deux hybrides complexes avec une ascendance intégrant des *Vitis* asiatiques et américaines. Ainsi, les déterminants génétiques de caractères cultureux et œnologiques sont identifiés et localisés sur le génome et les liaisons génétiques entre présence d'allèle de résistance aux maladies et caractères cultureux et œnologiques sont caractérisées. La composition des génomes des individus interspécifiques en fonction de leur origine généalogique est décrite dans le but de généraliser les résultats trouvés dans cette population. Finalement, nous avons déterminé le linkage drag de chaque gène de résistance dans la population et nous avons décrit le comportement génétique de ces régions génomiques.

2. Impact of the introgression of resistance loci on agro-oenological traits in grapevine hybrids

Chedid E., Rustenholz C., Avia K., Dumas V., Merdinoglu D., Duchêne É.

1. Introduction

Modern grapevine (*Vitis vinifera* L.) breeding programs are facing many challenges, from decreasing phytosanitary treatments to adapting to climate change while preserving wine quality and typicality. To meet the challenges, the introgression of resistance genes along with desired traits for better adaptation to climate change is a major goal for breeding new varieties. In Europe, breeding for disease resistance was initiated after the introduction of phylloxera and the mildews from North America in the second part of the nineteenth century. The first breeding activity's aim was combining resistance against phylloxera and the mildews as well as producing grapes suitable for wine making. The interspecific hybrids, known as direct producer hybrids, were the first attempt in this direction. They derived from cultivated European grapevines and the wild American *Vitis* species, but they often failed to combine the pleasant flavour of the *V. vinifera* grapes and the resistance of wild species because the undesirable sensory traits from wild species were not eliminated with repeated backcrossing. The limited reputation of these cultivars complicated further attempt for interspecific hybridization with non-*vinifera* species. However, these hybrids were a starting point for modern breeding programs.

The American and Asian *Vitis* species and *Vitis rotundifolia* have supplied major resistance genes for fungal diseases like *Rpv1* (Merdinoglu et al., 2003), *Rpv3* (Bellin et al., 2009; Welter et al., 2007), *Rpv10* (Schwander et al., 2012), *Run1* (Barker et al., 2005), *Ren3/9* (Zendler et al., 2017), *Rgb1* (Rex et al., 2014). These wild species provided breeders with a wide pool of genetic resources that can be used for grapevine improvement in general and not only for resistance traits. Beside disease resistance, many studies used quantitative analysis and aimed at understanding the genetic structure of traits of interest like phenological stages (Costantini et al., 2008a; Doligez et al., 2018; Duchêne, Butterlin, et al., 2012; Laucou et al., 2018; Zyprian et al., 2016), yield components and berry weight (Ban et al., 2016; Doligez et al., 2010; Grzeskowiak et al., 2013) or berry quality (Duchêne et al., 2020; Duchêne, Dumas, et al., 2012; Flutre et al., 2022; Yang et al., 2016). As a result, hundreds of quantitative trait loci (QTL) were identified (Vezzulli et al., 2019).

Recent studies aimed at identifying and quantifying the haplotypic blocks of wild ancestry in introgression lines. (Foria et al., 2022) found that newly released resistant varieties contain 76.5–94.8% of *V. vinifera* DNA and that the linkage drag of wild alleles around known resistance genes varies between 7.1–11.5 Mb. The effect of this linkage drags on grapevine agronomical and œnological aptitudes is still unknown, thus the traits that can be inherited from wild species while introgressing resistance genes is a crucial question to address.

In the present study, our aim was to study the genetic links between resistance genes to fungal diseases and other agronomical and œnological traits in interspecific grapevine hybrid lines in

order to identify any colocalization of resistance genes with other traits of interest for the current viticultural context but for future adaptation to climate change. We studied in the vineyard the genetic determinism of a wide range of phenotypic traits in a progeny of a cross between two grapevine interspecific hybrids from different origin, carrying each several QTL of resistance to fungal diseases. Based on high-density genetic maps established thanks to the “Genotyping-By-Sequencing (GBS)” technology, we performed QTL analysis first to detect QTLs of agro-oenological traits. In addition, we identified the species of origin of haplotypic blocks in the offspring. All together, these results allowed us to provide new insights into the effects of the introgression of resistance genes on agro-oenological traits.

2. Materials and methods

2.1. Plant material and experimental design

Progeny from a cross between two grapevine hybrids, IJ119 and Divona was cultivated in the INRAE vineyard in Colmar, France (48.1 ° N, 7.33 ° E). The female parent IJ119 is the progeny of Regent and INRA_3082_1_42 hybrid, obtained as a part of the ResDur program of INRAE, and has *Vitis rotundifolia* ancestors. Regent is also a progeny of a cross between *V. vinifera* hybrid (Sylvaner x Müller-Thurgau) and Chambourcin (Galet, 2000). Chambourcin and Regent have a complex genealogy of different *Vitis* species: *V. aestivalis*, *V. berlandieri*, *V. cinerea*, *V. labrusca*, *V. lincedumii*, *V. riparia* et *V. rupestris* (Eibach & Topfer, 2002). IJ119 carries two known downy mildew resistance loci, *Rpv1* and *Rpv3.1*, and two known powdery mildew resistance loci *Run1* and *Ren3*. The male parent “Divona” is a complex interspecific hybrid of *V. vinifera*, *V. amurensis*, and the American *Vitis* species, *V. lincedumii* and *V. rupestris*. Divona is a white grape variety from Agroscope (Switzerland) bred from a cross between the varieties Gamaret and Bronner. It carries two known downy mildew resistance loci *Rpv10* and *Rpv3.3*, one powdery mildew resistance locus *Ren3*, and one black rot resistance locus *Rgb1*. The 249 progenies, obtained from this cross, have different combinations from 0 to 7 resistance loci. A set of 209 genotypes out of 249 were grafted on SO4 rootstock in 2015 and planted in the field in 2016 at a density of 4200 plants per ha according to a randomized complete block design, including the parents, and the control variety *Vitis vinifera* cv. Chardonnay. Each genotype was represented by one elementary plot of three plants per block. The control variety, Chardonnay, was represented by six elementary plots per block.

2.2. Genotyping and genetic maps

Genomic DNA was extracted from young expanding leaves using the Qiagen DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen S.A., Courtaboeuf, France) as described by the supplier. Following quality control, DNA samples were analyzed with GBS, a method used to unravel Single Nucleotide Polymorphisms (SNP). GBS banks were sequenced on an Illumina HiSeq4000 platform (paired-end, 2x 100 bp). The reads were aligned on the *V. vinifera* PN40024.v4 (Velt, 2022) reference genome using BWA. SNP calling was performed using the `gstacks` command of Stacks v2 pipeline (Catchen et al., 2013). The output file in Joinmap format was filtered to only keep the most informative and reliable markers. Briefly, SNPs with more than 10% missing data, with non-Mendelian segregation (χ^2 test, $P < 0.05$) or not consistent with the genotype of the parents, were discarded. Since the progeny in study is a breeding population, genotyping data of eleven microsatellite markers were used in Marker Assisted Selection (MAS) to identify

the genotypes carrying the resistance loci. The genotyping data of the SSR markers were added to SNP data from GBS and used for the construction of genetic maps. Genetic maps were constructed using Lep-Map3 (Rastas, 2017). ParentCall2 module of Lep-Map3 was used to call parental genotypes, SeparateChromosomes2 module was used to split the markers into 19 linkage groups and OrderMarkers2 module was used to order the markers within each linkage group using 30 iterations per group and finally computing genetic distances. The output data were converted into R/qtl format for R software (Broman et al., 2003).

In order to identify the parental origin of chromosomal regions in the progenies, it is essential to have the phasing of each marker to assign each nucleotide to the corresponding haplotype of the parent. The output vcf file of gstacks was filtered to keep reliable and informative markers. To keep the highest number of markers without affecting maps quality, we kept markers with up to 30% missing data. We generated parental genetic maps using ASMap function of R software. The script used for map construction includes a coding system where each SNP was coded in the two possible phases. Out of the 38 LGs calculated through each parental map construction, we chose 19 of them. The phased output data from parental maps, with the reference and alternative nucleotide for each SNP, were used later for “chromosome painting analysis”.

2.3. Phenotyping

Forty-one traits related to phenology, yield, vegetative development, and berry quality were measured for three consecutive seasons (2019 to 2021) on the IJ119 x Divona progeny in the vineyard of INRAE Colmar.

Three phenological periods were studied according to heat sum system of Duchêne et al. (2010). We calculated for each genotype, the heat sum between 15 February and budburst (HS_B), between budburst and flowering (HS_BF) and between flowering and véraison (HS_FV).

The vigor traits exposed leaf area (ELA), pruning wood weight (PWW), apparent canopy volume (ACV), apparent wood volume (AWV) and chlorophyll content (SPAD) were obtained according to Chedid et al. (2022-in prep).

Potassium and Magnesium content in petioles (Pet_K, Pet_Mg) were measured on 24 petioles/genotype. The sampling was conducted around véraison time, petioles were sampled, dried then grinded and used for K and Mg quantification using ICP AES method.

For each plant, we counted the number of primary and secondary shoots and their respective number of inflorescences. Primary fertility is the ratio between the number of primary inflorescences and the number of primary shoots. Total fertility is the ratio of total inflorescences on primary shoots. Then, at harvest, we counted the number of clusters harvested and measured their weight.

Fruit set quality was evaluated per plant on a scale from 0 (bad) to 3 (good). Assessment of bunch compactness was done around maturity according to the OIV 204 scale, from 1 (very loose) to 9 (very compact).

Samples (200-mL box of berries) from both parents, progenies of Divona x IJ119, and Chardonnay variety were obtained at two dates. The first sampling was performed independently for each genotype during véraison, and only green and hard berries were picked. The second sampling was performed independently for each genotype when it accumulated 380 degree.days (dd) (Tmean, base 10) after véraison (50% of soft berries). For both types of samples, the berries were counted and weighed.

Green berries were ground with an electric blender. The pH of berry juice was measured with a 340i pH-meter (WTW, Weilheim, Germany) calibrated daily.

Berry samples at stage 4 were ground with an automatic sieve (Robot Coupe C80, Montceau-en-Bourgogne, France). Titratable acidity, pH, and total soluble solids (TSS, °Brix) were measured on the juice. Total acidity was measured on 5 mL of clear juice using the titrator

(Titroline Easy) with a solution of NaOH (0.1 N). TSS is measured with a PAL-1 refractometer (Atago®,PAL-1).

Green berry juices were diluted in distilled water with a coefficient of 1 to 10. Berry juices at 380 dd were diluted with a coefficient of 1 to 4. Samples are frozen and subsequently analyzed in order to avoid precipitation of organic acids.

The concentration of malic acid in green berries and berries at 380 dd (GB_Mal, B_Mal) was determined with an enzymatic method and the concentration of tartaric acid (GB_Tar, B_Tar) with a colorimetric method using ammonium metavanadate (Microdom, Taverny, France). Both acids were analyzed in duplicate on a Lisa 300 automatic analyzer (Biocode Hycel, Le Rheu, France).

The concentration of potassium in berries at 380 dd (B_K) was determined with flame spectrophotometry.

The concentration of ammoniacal nitrogen in green berries (GB_NH4) was determined with an enzymatic method and the concentration of alpha-amino nitrogen was determined with a colorimetric method using o-phthalaldehyde (Oenolab). Yeast assimilable nitrogen in green berries (GB_YAN) is the sum of ammoniacal and alpha-amino nitrogen content.

2.4. Statistical analysis

For each trait, we inspected the raw phenotypic data for non-normal distribution, using a Shapiro-Wilk normality test. The best transformation, according to bestnormalize function of R, was computed for data sets not satisfying normality criteria. Then, we fitted the following linear mixed model: $y_i = \mu + G_i + Y$ where μ is the mean, G and Y are the random effects of the genotype and the year. Best Linear Unbiased Predictors (BLUPs) values were extracted from anovas during the process.

We calculated the heritability of the means using the six plots of Chardonnay planted across the block in the vineyard. If σ^2 is the variability observed over all the genotypes from the progeny and σ_e^2 the variance among the 6 plots of Chardonnay, we calculated broad-sense heritabilities as $H^2 = (\sigma_t^2 - \sigma_e^2) / \sigma_t^2$.

2.5. Simple interval mapping analysis

Quantitative trait loci (QTL) detection was performed on the consensus map with the R/qlt software (Broman et al., 2003) using the multiple imputation method (“draws” =64) and the one-dimension scan command `scanone`. LOD (logarithm of odds, that evaluates the likelihood of the presence of a QTL) significances were ensured with permutation tests (1000 permutations). QTL models were constructed step-by-step after the refinement of the QTL position (`refineqtl`), and the search for supplementary QTLs (`addqtl`). The LOD score and the percentage of variance explained by a QTL in a QTL model were assessed with analyses of variance using type III sums of squares (`fitqtl`). Confidence intervals were calculated as Bayesian credible intervals (`bayesesint`) with a probability of coverage of 0.95. As the position of markers is included in the names of the markers, using the “`expand to marker = true`” option allowed direct access to the physical positions of the confidence intervals in the PN40024.v4 reference genome. Finally, all pairwise interactions possible in the multiple QTL model were added (if significant) with `addint` function.

QTL detection was performed on annual data and BLUPs of three years calculated from linear mixed models. To simplify the results, we showed data for QTL models of the BLUPs that includes only what is considered as stable QTLs. A QTL is considered stable if it is significant on at least two years and on BLUPs.

2.6. Chromosome painting

“Chromosome painting analysis” consist of identifying the origin, in terms of ancestry or geographical source, of chromosomal regions in the genome of an individual. Thanks to genetic maps, which allow the phasing of the SNPs, and the genome sequencing from parents, grandparents and/or accessions from various geographical sources, the parental or geographical origin of each offspring allele can be identified. By studying the adjacent SNPs in blocks, the origin of chromosomal regions can be deciphered.

The SNPs and alleles of the individual of interest are compared with a genotyping file, i.e. a vcf file obtained through SNP calling analysis using resequencing data. In our study, 135 vine accessions representative of several *Vitis* species were used and grouped according their species and geographical origin: *Flexuosae* (10 accessions), *Spinosae* (2 accessions) and *V. coignetiae* (3 accessions) for Asian *Vitis*, *Ripariae* (18 accessions), *Cinereae* (13 accessions), *V. labrusca* (6 accessions), *Candicansae* (3 accessions), *V. cordifolia* (4 accessions), *V. arizonica* (1 accession) and *Aestivalae* (8 accessions) for American *Vitis*, *V. vinifera* (54 accessions) for European *Vitis* and *V. rotundifolia* (7 accessions) for the *Muscadinia* group. Five accessions of unclear origin were also included. For each allele, its rate of presence is calculated in each species/geographic group. A segmentation analysis is then run on each haplotype to identify blocks of consistent origin. The species / geographical group with the greatest average presence rate on the block is chosen as the origin of the corresponding chromosomal region. Finally, both “painted” karyotypes could be obtained for the individuals of interest. If a segregating population is to be painted, the chromosome painting strategy is first applied on the parents of the cross and the origins are then transferred to the progenies according to the recombination breakpoints. So, the origin of both haplotypes of each chromosome for all off-springs is identified. Each haplotype is divided into haplotypic blocks according to the species of origin. Homologous regions are the chromosomal regions with both haplotypes from the same origin while homeologous regions are sequences with haplotypes from different origin.

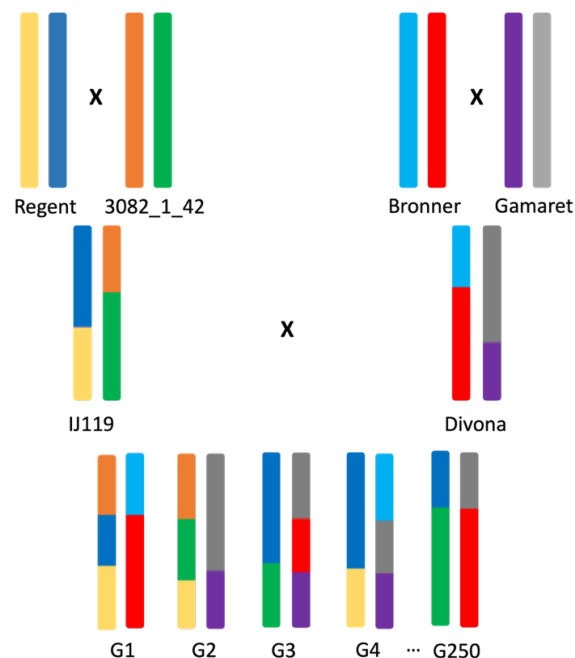


Figure.1: "Chromosome painting analysis".

3. Results

3.1. Heritabilities and segregation

Heritabilities calculated for all studied traits per year are presented in table 1. For phenological periods, heritabilities were high especially for period between flowering and véraison time (>0.8). For growth traits, important variations between different seasons were observed for all variables except the LiDAR data. For yield components, primary fertility (0.96 in 2020) and green berry weight (0.92 in 2021) had the highest heritabilities. The heritability of green berry pH was the most stable and the highest among berry quality traits (0.83 in 2020 and 0.97 in 2021). The concentration of malic acid in berries had the lowest heritability in 2020 (0.15). The statistics of all measurements for Chardonnay, the parents and the progeny are presented in table 2. Overall, the studied traits showed good level of diversity in the population and several variables showed transgressive segregations.

Table 1: Heritabilities of phenotypic traits observed for the population in study.

	Variable	Abbreviation	H2 2019	H2 2020	H2 2021
Phenology	Heat sum base 2 from 15 February to budburst	HS_B	0.50	0.77	0.79
	Heat sum base 10 from budburst to flowering	HS_BF	0.55	0.58	0.57
	Heat sum base 6 from flowering to véraison	HS_FV	0.81	0.96	0.98
Vigor	Chlorophyll content	SPAD	NA	0.68	0.93
	Exposed leaf area	ELA	0.84	0.44	0.16
	Pruning wood weight	PWW	0.87	0.34	0.9
	Apparent canopy volume – LiDAR	ACV	NA	0.79	0.66
	Apparent wood volume – LiDAR	AWV	NA	0.83	0.81
	Potassium content in petioles	Pet_K	NA	0.76	-
	Magnesium content in petioles	Pet_Mg	NA	0.44	-
	Bud break ratio	BBr	0.72	-	-
	Secondary shoots ratio	SSr	0.88	0.8	0.67
	Early leaf yellowing	LeafY	NA	1	1
	Yield components	Number of inflorescences per primary shoot	Fert_Prim	0.83	0.96
Number of inflorescences per shoot		Fert_Tot	0.86	0.78	0.75
Number of bunches per plant		Clust_Nb	0.4	0.4	0.51
Total bunches weight per plant		ClustW	0.95	0.62	0.76
Green berry mean weight		GBW	NA	0.92	0.89
Berry mean weight		BW	0.54	0.68	0.9
Fruit set quality		FruitSet	NA	0.51	0.99
Bunch compactness		ClustComp	NA	NA	0.53
Berry composition	Green berries pH	GB_pH	NA	0.83	0.97
	Berries pH	B_pH	0.83	0.93	0.66
	Berries titratable acidity	B_TA	0.47	0.73	0.28
	Berries Total soluble solids	B_IR	0.26	0.73	0.97
	Green berries malic acid content	GB_Mal	NA	0.39	0.77

Berries malic acid content	B_Mal	0.56	0.15	0.45
Green berries tartaric acid content	GB_Tar	NA	0.94	0.84
Berries tartaric acid content	B_Tar	0.42	0.22	0.86
Green berries potassium content	GB_K	NA	0.29	0.9
Berries potassium content	B_K	0.66	0.72	0.75
Berries calcium content	B_Ca	0.67	0.77	NA
Berries magnesium content	B_Mg	-	-	NA
Berries ammonium content	B_NH4	0.01	0.63	NA
Green berries yeast assimilable nitrogen content	GB_YAN	NA	0.61	0.81
Green berries NH4 content	GB_NH4	NA	0.54	0.82

Table 2: BLUP of three seasons of the progeny, parents and Chardonnay variety.

Variable	Progenies			Divona	IJ119	Chardonnay				
	Min	Mean	Max	Mean	Mean	Mean	Var 2019	Var 2020	Var 2021	
<i>Phenology</i>	HS_B	655.9	752.7	956.4	716.2	815.1	743.9	1543.6	842.7	607.2
	HS_BF	521.2	573.8	627.9	579.3	561.6	582	183.2	347.1	174.5
	HS_FV	924.7	1159.5	1430.1	992	1319.3	1158.5	1572.3	664.8	352.6
<i>Vigor</i>	SPAD	269.2	318.5	364.5	291.2	296.3	313.9	NA	268.3	51.3
	ELA	1.3	2	2.5	2.1	1.8	1.9	0.02	0.02	0.04
	PWW	0.2	0.7	1.3	0.4	0.4	0.6	0.004	0.029	0.004
	ACV	217.3	335.5	874.1	317.8	291.2	307.9	NA	393.3	455.9
	AWV	1.85	4.28	7	3.4	2.6	3.3	NA	0.122	0.113
	Pet_K	0.9	2	3.9	2.4	1.5	1.9	NA	0.078	0.73
	Pet_Mg	0.3	0.5	0.8	0.3	0.5	0.5	NA	0.01	0.03
	BBr	44.3	81.6	98	84.4	80.6	80.5	13.1	45	48.2
	SSr	0.04	0.12	0.39	0.34	0.04	0.08	0.002	0.005	0.001
LeafY	1	2.8	7	3	8	1	NA	0	0	
<i>Yield components</i>	Fert_Prim	1.5	2.1	2.7	2.6	2	1.8	0.01	0.001	0.001
	Fert_Tot	1.8	2.4	3.4	3.3	2.2	2	0.02	0.01	0.001
	Clust_Nb	21	32.4	44.8	37.2	26.6	30.6	31.1	6.6	8.3
	ClustW	1.9	4.3	6.6	4.89	3.7	3.4	0.06	0.19	0.09
	GBW	0.4	0.7	1	0.7	0.7	0.8	NA	8x10 ⁻⁴	0.002
	BW	0.8	1.2	2	1.1	1.1	1.3	0.02	0.01	0.008
	FruitSet	0.4	1.9	2.5	2.1	2	2.1	NA	0.03	0
	ClustComp	0.6	4.9	7.9	3.8	5	5.7	NA	NA	0.46
<i>Berry composition</i>	GBV	0.38	0.65	0.95	0.64	0.64	0.74	NA	8x10 ⁻⁴	0.002
	BV	0.65	1.14	1.73	1.03	1.04	1.2	0.02	0.01	0.008
	GB_pH	2.3	2.4	2.5	2.5	2.4	2.4	NA	6x10 ⁻⁴	8x10 ⁻⁵
	B_pH	2.8	2.9	3	2.9	2.9	2.9	7x10 ⁻⁴	3x10 ⁻⁴	0.002
	B_TA	120.7	145.2	172.9	138.5	151.1	155.1	0.4	0.1	0.3
	B_IR	15.4	17.3	22.5	16.7	16.9	17.7	1.02	0.25	0.04
	GB_Mal	168.5	195.1	222.2	169.2	214.2	207.7	NA	76.05	14.44
	B_Mal	14.7	29.4	41.7	22	37.3	38.4	4.23	12.77	6.32
	GB_Tar	67.5	90.8	108.1	85.8	85.3	76.8	NA	2.33	3.25
	B_Tar	40.9	51.6	58.8	53	50.7	49.3	3.88	8.23	0.54
GB_K	22.6	27.3	33.7	29.4	26.2	26.6	NA	3.67	0.17	
B_K	22.9	29.2	33.9	29.5	32.1	29.4	0.86	1.29	0.61	

B_Ca	0.3	0.6	1.9	0.6	0.4	0.7	0.05	0.05	NA
B_Mg	2.2	2.5	2.8	2.4	2.3	2.5	0.04	0.04	NA
B_NH4	0.8	1.4	4.2	1.4	1	1.5	0.15	0.18	NA
GB_YAN	184.1	259.6	407.3	140.6	134	272.9	NA	363.3	196
GB_NH4	54.8	125.4	269.8	125.2	94	154.5	NA	153.3	171.6

3.2. Genetic maps

Genetic information from 249 genotypes of the population was used for the construction of genetic maps. A coverage rate is the ratio of physical distance between distal mapped markers on the total physical chromosome length. The average coverage rate of genotyping data on all chromosomes is 99.98%. The three maps, constructed with Lep-Map3, have 19 LGs and a high marker density of 0.1 cM. The consensus map, with a total length of 1017.3 cM, contains 28 207 SNP. The female map has 19 930 SNP with a total genetic length of 1105.3 cM and the male map has 20 093 SNP covering 1100 cM. Genetic and physical distances of markers in the maps were highly correlated (>0.9) (Supplementary figure 1). IJ119 covers 88.5% (min 44.6% on LG5- max 99.43% on LG18) of the total genome and Divona covers 85.5% of the genome (min 11% on LG2, max 99.4% on LG8). The SSR markers associated with QTL of resistance are used for MAS as a criterion for the selection of resistant genotypes. We integrated the SSR genotyping data to identify the regions carrying the resistance loci. Positions of SSR markers on genetic maps are presented in table 3.

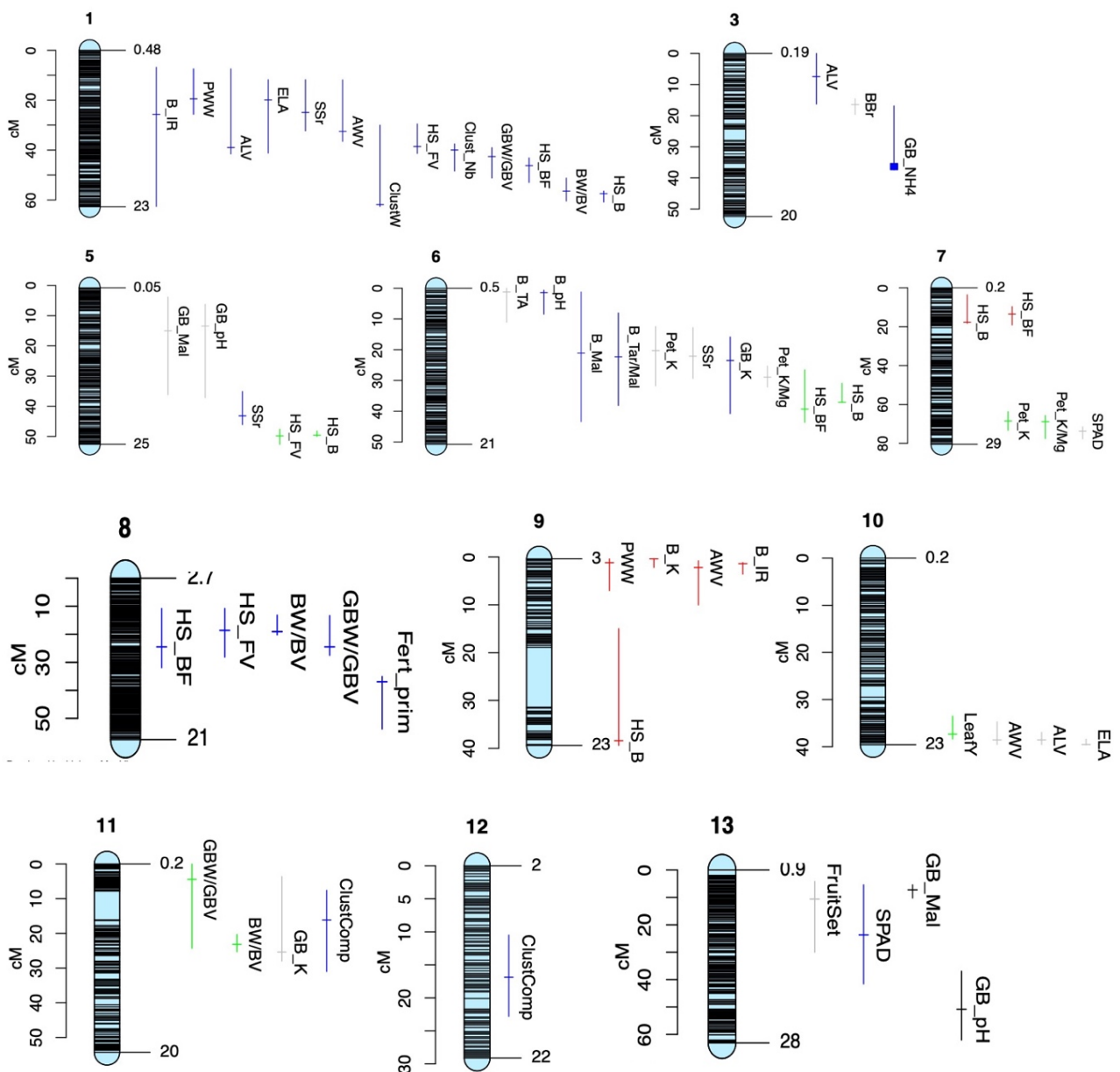
Table 3: Positions of SSR markers associated to resistance genes on genetic maps of the population in study.

SSR	LG	Pos (bp)	Pos (cM) IJ119	Pos (cM) Divona	Pos(cM) Consensus	Associated QTL
VMC6d12	9	3786467		14.23	3.213	<i>Rpv10</i>
VVlu337	9	3963514		14.64	3.414	<i>Rpv10</i>
VMC8g9	12	21303845	53.42		27.511	<i>Rpv1/Run1</i>
UDV058	12	18144280	53.41		24.097	<i>Rpv1/Run1</i>
VMC4f3.1	12	15625219	52.21		21.889	<i>Rpv1/Run1</i>
VVMD24	14	24679090		42.95	40.165	<i>Rgb1</i>
GF14-42	14	27257597		52.41	50.406	<i>Rgb1</i>
GF14-44	14	27553410		52.43	50.607	<i>Rgb1</i>
VVlb63	15	12916108	6.71	6.7	7.028	<i>Ren3</i>
VVIV67	15	12234335	5.21	5.44	5.020	<i>Ren3</i>
SC80096022	18	26821473	71.71 (<i>Rpv3.1</i>)	70 (<i>Rpv3.3</i>)	71.325	<i>Rpv3</i>
VMC7f2	18	30562747	76.12 (<i>Rpv3.1</i>)	75.10 (<i>Rpv3.3</i>)	76.546	<i>Rpv3</i>

Both parental genetic maps constructed with ASMap were less dense than genetic maps of Lep-Map3 since markers with h_kxh_k segregation are not supported by ASMap. IJ119 map have 12002 markers covering 4187.6 cM with 0.3 cM marker density. Divona map had 11048 markers covering 4219.6 cM and 0.4 cM density. Genetic and physical distances of markers are consistent with those obtained with Lep-Map3 maps although some chromosomal regions like LG15 were less covered due to high percentage of h_kxh_k markers.

3.3. QTLs of agronomical traits

A wide phenotyping program was conducted for three consecutive years and covered most of the agronomical traits that can be interesting in grapevine breeding programs. In total 40 agro-oenological traits were studied, and more than 90 QTLs were detected for 34 variables on 16 LGs. Four berry composition-related traits had no QTL identified: GB_Tar, B_NH4, B_Ca and B_Mg. Some LGs like LG14 and 17 carried 11 QTLs. Others, like LG 3 and 12 had 3 and 1 QTL only. All QTL detected on consensus map are presented in Figure 2 and Table S1.



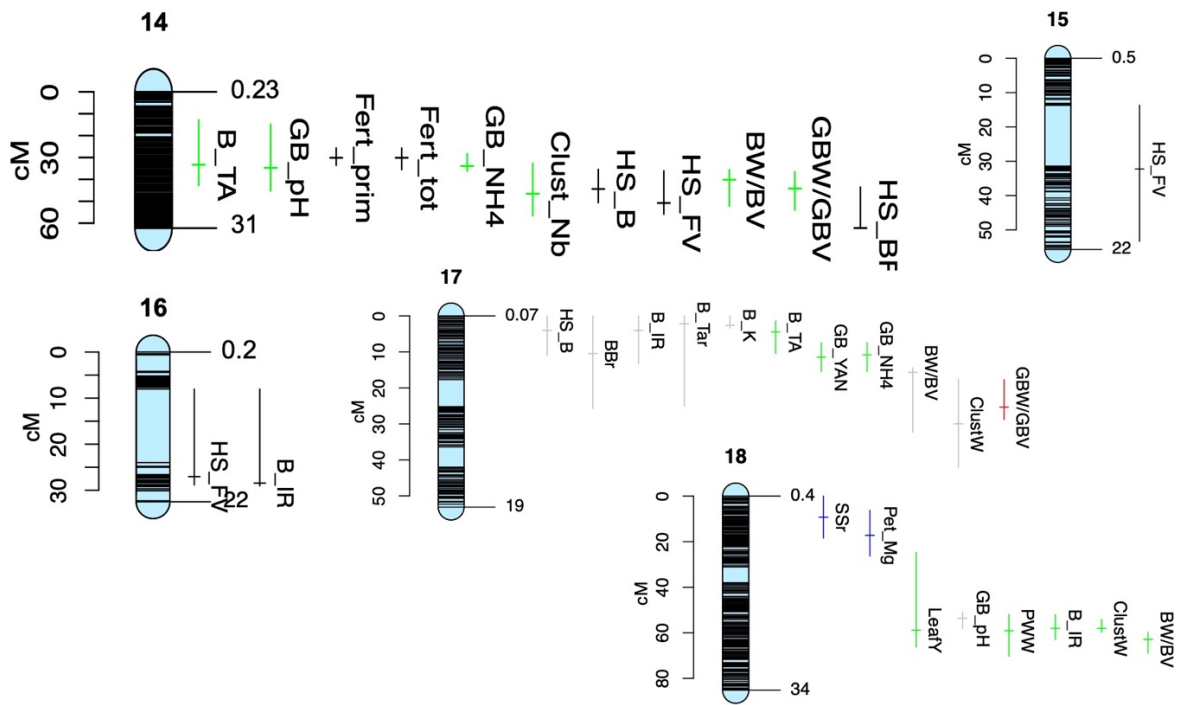


Figure.2: QTLs of agronomical traits detected on the consensus map of the population. Blue indicates *V. vinifera* origin, green indicates American *Vitis* origin, red indicates Asian *Vitis* origin, grey indicates several species origin and black indicates unidentified origin.

Thirteen QTLs were detected on LG1 for phenological stages, yield component, plant vigor, and berry quality. These QTLs are divided into two clusters. QTLs of phenology, berry weight, and number of clusters per plant are linked together. The allelic combination that increases heat sum at budburst and véraison increases berry weight and decreases the number of clusters per plant. The second cluster of QTLs highlights the link between plant vigor and sugar content in berries. QTLs of leaf area and pruning weight overlap with QTL of TSS of the berries. The allelic combination that increases leaf area also increases the sugar content. A denser canopy increases the photosynthetic capacity of the plant which will increase sugar accumulation in berries.

Ten QTLs were detected on LG6 for phenology, mineral nutrition, and berry acidity. Confidence intervals of GB_K, B_Tar/Mal, B_Mal, Pet_K/Mg and Pet_K overlap indicating the link between these traits. As shown in Fig.S1, the same allelic combination increases GB_K, B_Tar/Mal, and pH, and decreases B_Mal and B_TA. High GB_K decrease the dissociation of B_Mal which will decrease berry acidity.

On LG14, the allele D of Divona increases fertility and decreases GB_W and BW. But the maternal allele A increases BW. Three QTLs of B_TA, GB_pH and GB_NH4, coming from both parents, colocalize on LG14. The maternal allele A increases GB_NH4, GB_pH and decreases B_AT. The paternal allele C increases GB_NH4 but increases B_TA and GB_pH (Fig.S2).

On LG17, we detected QTLs for yield components and berry composition. QTL of GBW comes from Divona while QTL of BW and ClustW comes from both parents: the paternal allele C increases GBW, BW and ClustW, the maternal allele A increase only BW and ClustW. CI of BW and ClustW overlap with QTL of GB_NH4 and GB_YAN (Fig.S3). The maternal

allele A increase nitrogen content in berries which may explain the maternal effect on berry weight. On the other side, QTL of nitrogen content overlap with QTL of B_TA. QTLs of berry acidity comes from both parents, the allelic combination AD decreases B_AT, B_Tar and B_K.

Some traits appeared to be linked genetically through colocalization of the detected QTLs but no obvious explanation was found. Berry weight and phenological stages appear to be linked on different LGs. QTLs of berry weight are linked to QTLs of budburst on LG1 and 14. Also, on LG8 the QTL for the Budburst-Flowering period is linked to berry weight QTL. In all three cases, earlier phenological development is linked to smaller berries. The late ripening cultivars have larger berries compared to early ripening cultivars (Clingleffer & Davis, 2022).

We noticed a link between the QTL for secondary shoots ratio and QTLs of phenological stages. On LG 1, 5, and 6 there are QTLs for both SSr and phenological stages and in all three cases, the genotypes with earlier phenological development have a higher secondary shoots ratio. Also, the QTLs of SSr on LG6 and 18 are linked to QTL of mineral nutrition, potassium and magnesium in petioles. Lower SSr in plant results in higher concentration of K or Mg in petioles.

Four QTLs of potassium content in berries were detected on LG 6, 9, 11 and 17 but only QTL on LG6 is apparently linked to potassium content in petioles.

On LG7, QTL of SPAD and Pet_K colocalize. SPAD is correlated to photosynthetic capacity of the leaves. Petrie et al. (2000) investigated grapevine photosynthesis and found some evidence of the potential relationship between leaf photosynthetic activity and K export from/to leaves. Also, potassium deficiency affects the photosynthetic activity due to dramatic decrease in leaves chlorophyll content (Zhao et al., 2001).

The QTLs of nitrogen content in berries on LG14 and 17 colocalize with QTLs of acidity.

3.4. Colocalization of resistance factors with QTLs of agronomical traits

Seven known disease-resistance genes segregate in this population on LG9, 12, 14, 15, and 18. We studied the genetic links between these loci and other QTL of agronomical traits on the same LGs. In order to be more accurate, we compared positions and allelic effects on the parental maps instead of the consensus map (Figure 3).

VMC6d12 and VVlu337 are not from either side of *Rpv10*, they are known to be downstream of the resistance loci on LG9. Considering that, *Rpv10*, QTLs for pruning wood weight, and TSS in berries colocalize. Thus, the allele conferring the resistance to downy mildew increases the pruning weight and TSS in berries. Two other QTLs, for potassium content in berries (1490805 bp) and budburst date (4819823 bp), were found in the same region of *Rpv10* and their IC overlapped so there is a high probability of having higher potassium content in the berries and earlier budburst date respectively with *Rpv10*. LG9 of Divona is entirely homeologous, *Rpv10* and the linked QTLs are from the same origin.

On LG14 of Divona map, 9 QTLs of yield, berry quality and phenology were detected in addition to *Rgb1*. The QTLs of berry weight and number of clusters (26085884 bp) colocalize with *Rgb1* (24-27Mbp). Those three QTL are in the homeologous region and have the same origin. It is previously reported that earlier phenological development results in smaller berries which is the case on LG14 where three QTL of phenological stages are detected in the same chromosomal region and are obviously linked to berry weight. The QTL of berry acidity and pH are highly linked with *Rgb1* the resistance to BR here is linked to earlier genotypes, higher fertility, and smaller and more acid berries.

On LG12 of IJ119, only one QTL for bunch compactness was detected next to *Rpv1* and *Run1* but not on the same haplotypic bloc. The QTL of ClustComp and *Rpv1/Run1* have different origins. Resistance to mildews in this population is linked to lower bunch compactness.

On LG18 of IJ119, four QTL for BW, PWW, LeafY, and GB_pH were detected in the same region of *Rpv3.1* and have a high probability to segregate with the resistance loci in this population. The QTL of LeafY, PWW and GB_pH have large CI extended on both homologous and homeologous regions of the chromosome so they couldn't be associated to one species.

On the other hand, on LG18 of Divona, *Rpv3.3* and five other QTLs are detected in the same homeologous region. According to allelic effects, there is a high probability of having lower berry pH, yield, berry weight, potassium content, and higher sugar content in berries in the progenies carrying *Rpv3.3*.

According to the SSR markers (VVIb63 & VVIv67) positions on the consensus map, *Ren3* is located between 5 and 7cM. There was no QTL detected in this region.

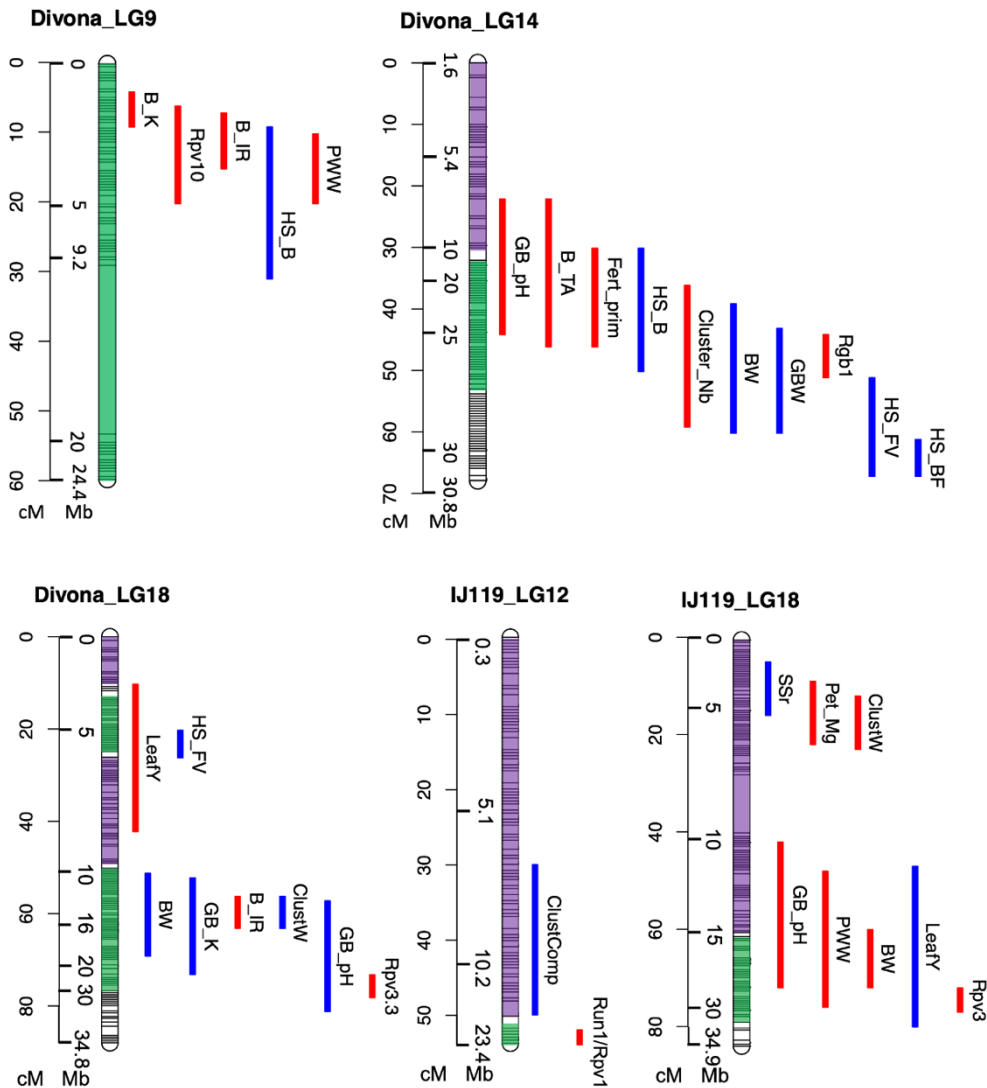


Figure 3: QTLs positions of agro-oenological traits on LGs carrying resistance genes. Green color on LGs = homeologous regions. Purple on LGs = homologous regions (*V. vinifera*). Red QTL = increase with resistance. Blue QTL = decrease with resistance.

3.5. Donor species and linkage drag of disease resistance loci

Haplotypic blocks of seven species (*V. vinifera*, *V. amurensis*, *V. coignetiae*, *V. riparia/V. rupestris*, *V. labrusca*, *V. aestivalis*, *V. rotundifolia*) were identified in the parents and

the progeny. We present here the haplotypic blocks of both the parents on species level (Figure 3) and the geographical area of origin (Figure 4). For each chromosome we present both haplotypes. IJ119 had around 90% *V. vinifera* genome, ten LGs had homeologous regions and the ripariae group was the most present among wild (or non-European) *Vitis* species. Only one homeologous region *V. vinifera* - *V. rotundifolia* is identified on LG12 and one homeologous region with Asian *Vitis* is identified on LG18. Several blocks could not be associated to any species because of low marker density especially on LG15. Divona had less *V. vinifera* genome compared to IJ119. Nine LGs have regions from American species while three come from Asian species. Large haplotypic blocks haven't been associated to any species on LG2, 15 and 16.

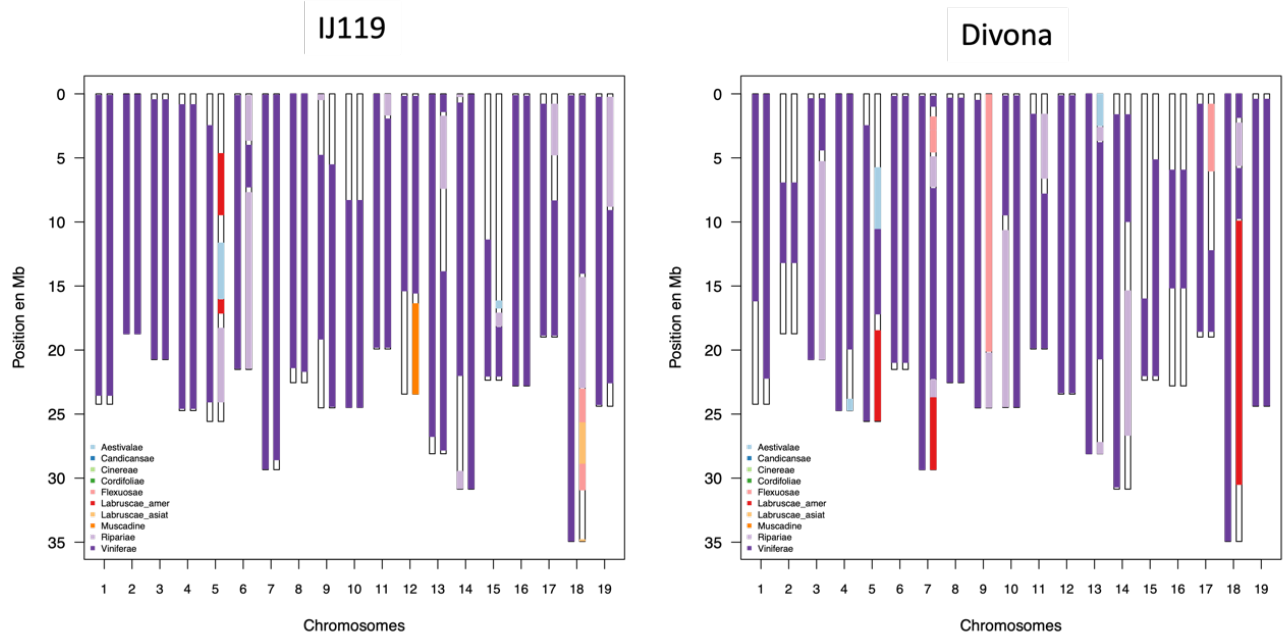


Figure 4: Species of origin of haplotypic blocks on 19 LGs of both parents. Blue = *V. aestivalis*, Pink = *V. amurensis*, Red = *V. labrusca*, Orange = *V. rotundifolia*, Yellow = *V. coignetiae*, Light Purple = *Ripariae* (*V. riparia* / *V. rupestris*), Purple = *V. vinifera* and White = Undetermined.

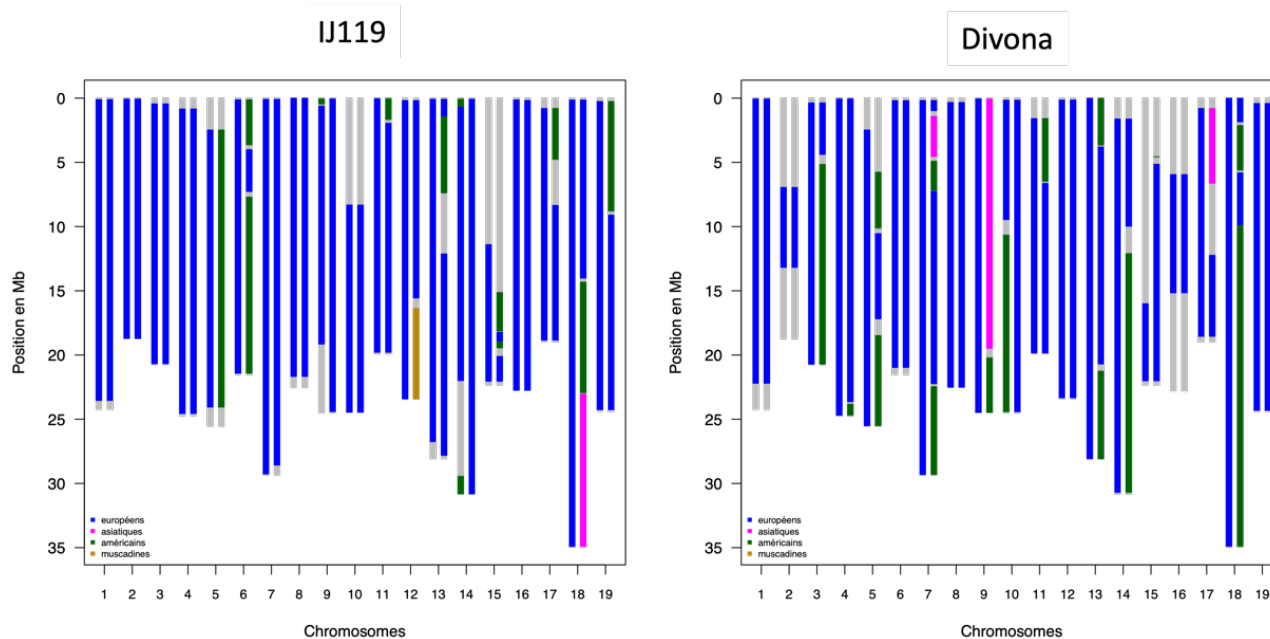


Figure 5: Geographical origin of haplotypic blocks in 19 LGs of both parents. Blue = European *Vitis*, Pink = Asian *Vitis*, Green = American *Vitis*, Brown = *Muscadinia* and Grey = Undetermined.

The SSR markers associated with resistance loci determined the physical position of these loci on the map. We identified the haplotypic blocks introgressed from the wild species in the progeny carrying the resistance loci (SSR markers associated). We also identified the smallest haplotypic block, transmitted to the resistant off-springs, for each resistance loci. *Rpv1/Run1* locus on LG12 is located in the homeologous block of *V. vinifera* - *V. rotundifolia* (Figure 4) indicating that *Muscadinia* is the donor species of the resistance genes. This haplotypic block of 7.03Mbp has a very low recombination rate with *V. vinifera*, we can see that the genetic distance from the physical position 15 Mbp to the end of the chromosome is less than 2 cM. This chromosomal region appears to be preserved from recombination in all genotypes carrying the resistance locus.

On LG18 of IJ119, the recombination rate decreases in parallel with the homeologous region. The chromosome painting analysis shows that SC80096022 & VMC7f2 associated with *Rpv3.1* are located in the homeologous region *V. vinifera*- *V. coignetiae*, an Asian species. Based on the literature and the genealogy of IJ119, the donor specie of *Rpv3.1* is introgressed from American species and not Asian ones. The haplotypic blocks carrying *Rpv3.1* in the progenies varied between 1.3 and 7.86 Mbp.

Divona is an interspecific complex hybrid of *V. vinifera*, *V. amurensis* and American *Vitis* and carries four resistance genes *Rpv10*, *Rpv3.4*, *Ren3* & *Rgb1*.

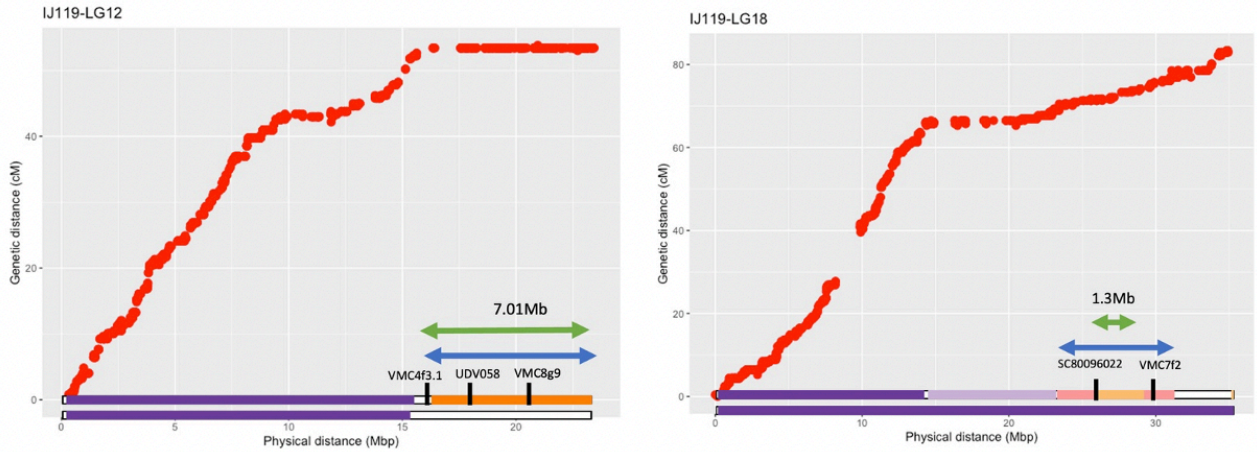
The recombination rate on LG9 was constant all along the chromosome. The *Rpv10* is located in a homeologous region of *V. vinifera*-*V. amurensis*. The haplotypic block carrying *Rpv10* was between 1.88 and 20 Mbp in the progenies.

Rgb1, the QTL of resistance to black rot is located between 26 and 28 Mbp on LG14. Based on the genealogy of the male parent Divona, *Rgb1* is introgressed from Merzling into Bronner, the grand-parent of the population. It indicates that *Rgb1* originates from the American *Vitis*. The chromosome painting of Divona reveals that the haplotypic block carrying *Rgb1* derives from the *Riparea* group (*V. riparia* or *V. rupestris*). The recombination rate in the region carrying *Rgb1* decreases slightly resulting in a haplotypic block between 1.5 and 11.26 Mbp in the progeny. The *Rpv3.3* on LG18 of Divona is located between 26.8 and 30.5 Mbp. This homeologous region indicates that *Rpv3.3* origin is *V. labrusca*, a native American specie. The recombination rate in the homeologous region decrease compared to the homologous region.

The haplotypic block carrying *Rpv3.3* transmitted to the progenies is between 3.46 and 20.5 Mbp.

We had some difficulties obtaining phased markers on LG15 because of a high number of h_kxh_k type markers. So, we didn't have enough relevant data for chromosome painting analysis on this chromosome.

A



B

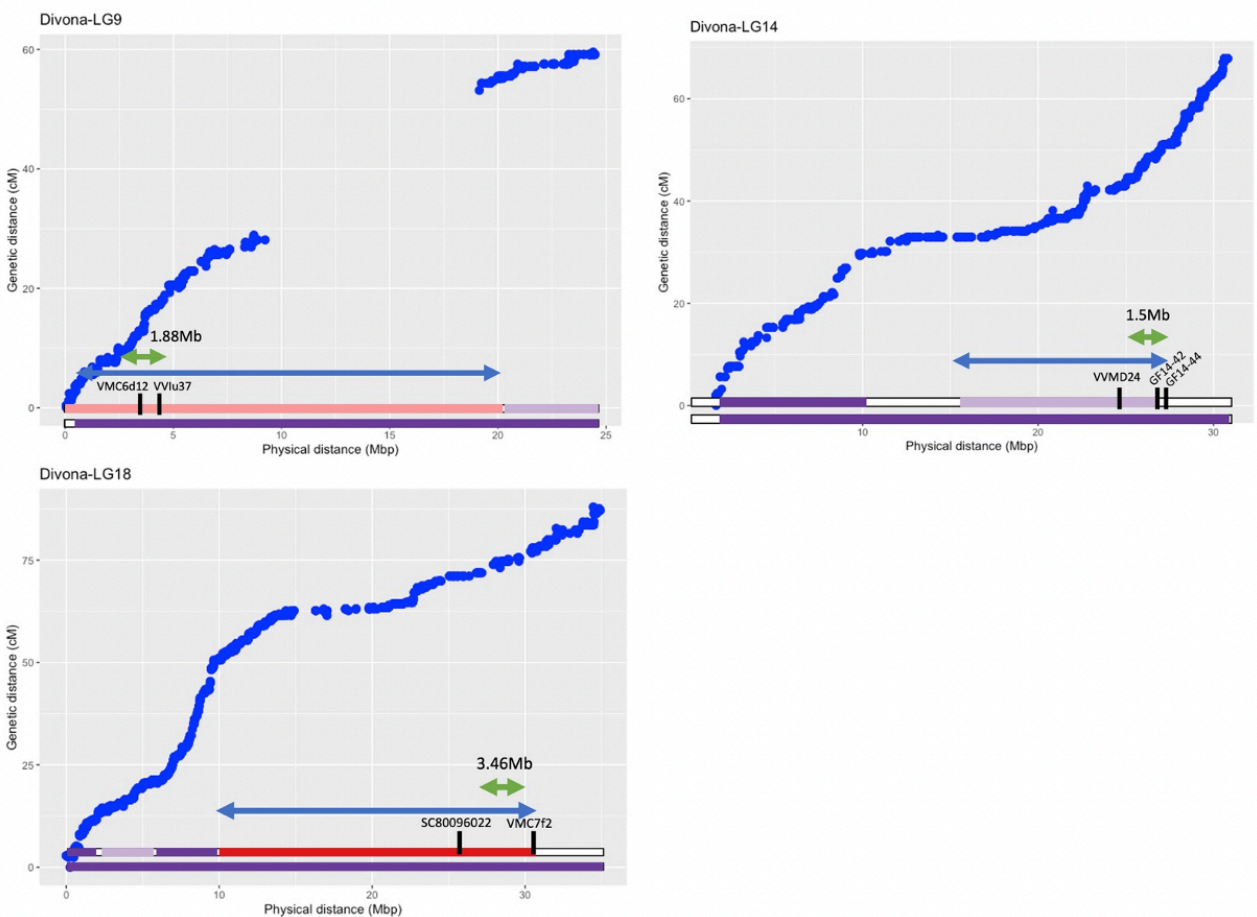


Figure 6: Variation of genetic distance depending on physical distance of markers on parental maps. LG 12 & 18 on IJ119 in red (A). LG9, 14 & 18 on Divona in blue (B). Bars below the graph show the origin of haplotypic blocks. Blue= *V. aestivalis*, Pink= *V. amurensis*, Red = *V. labrusca*, Orange = *V. rotundifolia*, Yellow = *V. coignetiae*, Light Purple= Ripariae (*V. riparia* / *V. rupestris*), Purple = *V. vinifera*, White= Undetermined.

Black marks are SSR markers associated with resistance loci. Blue and Green arrow shows the largest/smallest segregating haplotypic block carrying resistance loci.

4. Discussion

In this study, we were able to construct high-density and high-quality genetic maps and decipher the genetic determinism of important agronomical traits in grapevine hybrids carrying several QTLs of resistance to fungal diseases. We identified several cases of colocalizations between resistance genes and cultural traits. We defined the length of linkage drag around six resistance loci and the QTL of agronomical traits carried in these regions. Finally, we validated the species of origin of the resistance loci and the linked QTL. The population we studied is a breeding population. So, the plant material studied in this work is similar to many breeding materials used in European breeding programs and the disease resistance factors introgressed are also mainly used in these programs. For this reason, our results can be related to other populations.

Agronomical trait colocalization

Main grapevine agronomical traits are known to be highly polygenic. For example, 7 QTLs on LG 1, 4, 7, 8, 12, 13, and 17 controlled the berry weight in *Vv* Syrah x *Vv* Grenache progeny (Doligez et al., 2013). 29% of the observed variance in malic acid concentration in berries is controlled by five QTLs on LG 4, 5, 8, 9 and 15 in *Vv* monastrell x *Vv* Syrah progenies according to Bayo-Canha et al. (2019). Several studies showed the high polygenic nature of phenological periods (Costantini et al., 2008; Duchêne, Butterlin, et al., 2012; Fechter et al., 2014). Our results reveal the polygenic character of most agronomic traits which is consistent with the previously published results. More than 90 QTL were identified for 36 traits and the most important agronomical traits were controlled with several quantitative loci with a low phenotypic variance explained by each of them. For example, the berry weight is controlled by six loci with 12.9% maximum percentage explained by the QTL on LG11. So, the QTL of BW that colocalize with resistance loci on LG14 and LG18 are not of major concern since their effects can be compensated by the presence of other quantitative factors. The phenological periods also are highly polygenic, the HS_B is controlled by seven loci explaining around 66% of the phenotypic variance. The loci on LG14 colocalize with *Rgb1* explains only 4.1% of all observed variance.

One QTL of GB_YAN were reported before on LG7 (Yang et al., 2016). In this study, we report for the first time QTL for GB_NH4 and GB_YAN on LG 3, 14, and 17. Also, it appears to be a link between YAN and berry acidity. The QTLs of nitrogen content in berries on LG14 and LG17 colocalize with QTLs of TA or pH. According to the allelic effect of these loci, nitrogen and acidity in berries vary in opposite directions. Clingeleffer and Davis (2022) reported significant negative correlation between pH and YAN in berries which indicates that soluble amino acids can have a role in berries acid balance. Nitrogen content in green berries appear to have an effect on berry weight.

Resistance loci and linked agronomical traits

From a breeding point of view, it's important to identify colocalizations between QTLs of different traits and resistance genes. This study revealed the colocalization of *Rpv10* with QTL of TSS in berries and PWW. On the same haplotypic block from *V. amurensis* on LG9, QTL of potassium content in berries and budbreak date are linked to *Rpv10*. The colocalization of QTLs of sugar content in fruits and resistance factor to powdery mildew has been observed also in *Prunus davidiana* (Quilot et al., 2004) a wild relative of the cultivated peach that is used in breeding programs as a source of natural resistance to mildews. The 11.26 Mbp haplotypic

block from *V. riparia*/*V. rupestris* on LG14 carried *Rgb1* along with QTL of fertility, berry weight, budbreak date. So, the second colocalization revealed that *Rgb1* is linked to higher fertility, earlier genotypes and smaller berries. Many studies assessed the cost of disease resistance genes on yield, especially in annual plants like barley or rye (Brown, 2002). Four experiments in barley revealed no significant yield reduction in lines carrying R-genes (Kjaer et al., 1990; Kolster & Stolen, 1987).

The haplotypic block of 11.26 Mbp carrying *Rpv3.3*, carries also two QTLs of yield components and three QTLs of berry composition while the 7 Mbp haplotypic block carrying *Rpv1/Run1* does not have any other QTL for the studied traits. *Rpv3.1* is linked to a QTL of BW on the same haplotypic block of 7.86 Mbp. Several studies evaluated the effects of introgressed resistance genes on the performance of cultivated plants like potato, tomato and peach (Bormann et al., 2004; Brouwer & St Clair, 2004; Chitwood-Brown et al., 2021; Danan et al., 2011; Quilot et al., 2004). Rubio et al. (2012) evaluated the effect of *Tm-2a* resistance gene to Tomato mosaic virus (ToMV), *Sw-5* resistance gene to Tomato spotted wilt virus (TSWV) and *Ty-1* resistance gene to Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in tomato. ToMV-resistant plant showed higher yield, lower soluble solids and titratable acidity. TSWV-resistant plants had smaller fruit weight. The effects of *Ty-1* were more significant so resistant plants were less productive and had lower acidity and soluble solids. These effects are the result of linkage drag around the three resistance genes.

Origin species of resistance loci

The origin of many resistance loci is already known while other are more debatable. In this study, the origin species of the haplotypic blocks carrying *Rpv1/Run1*, *Rpv10* and *Rpv3.3* were consistent with the literature (Di Gaspero et al., 2012; Merdinoglu et al., 2003; Schwander et al., 2012). The haplotypic block of *Rpv3.1* in this study was associated to *V. coignetiae*, an Asian specie which is not consistent with genealogy of IJ119. So, the origin of *Rpv3* locus is still under debate. According to the hierarchical clustering within subgenus *Vitis* based on 24 nuclear microsatellites analyzed by Péros et al. (2011), *V. coignetiae* was genetically closer to *Labruscae* group than Asian *Vitis* species. (Di Gaspero et al., 2012) reported 7 haplotypes of *Rpv3* from five different resistant varieties. The *Rpv3.1* haplotype is known to be introgressed in Chambourcin from Seibel 4614. (Foria et al., 2022) found also that the region of *Rpv3.1* matched with Asian species rather than American species and they suggested that *Rpv3.1* is genetically different from all known varieties and originates from a marginal habitat species. *Rgb1* was associated to *Riparae* group (*V. riparia* or *V. rupestris*). The available accessions and sequences that we have are not enough for us to distinguish between these two species. (Rex et al., 2014) detected *Rgb1* in Börner (*V. riparia* Gm183 × *V. cinerea* Arnold) and they assumed that it comes from American *V. cinerea* without having enough arguments to exclude *V. riparia*. Our results suggest that the origin of *Rgb1* is probably *V. riparia*.

Wild species in plant breeding

Overall, many QTL of agronomical traits were detected in the population and originated from wild species independently from resistance genes. All species, beside *V. rotundifolia*, contributed in the genetic variation of many agronomical traits in the population. The American species were at the origin of QTLs of phenology on LG 5 & 6, QTLs of vigor on LG10 & 18, QTLs of yield components on LG11, 14 & 18, QTLs of berry composition on LG 14, 17 & 18. Two important traits in breeding programs, Pet_K and GB_YAN were mainly conferred by American species in this population which can be interesting in breeding programs. Asian

species conferred two main clusters; QTLs of phenology on LG7 and on LG9 QTL for budburst date, potassium and sugar content in berries.

Although the crop wild relatives have been used for plant improvement in many perennial and annual species (Hajjar & Hodgkin, 2007; Migicovsky & Myles, 2017), they are usually associated with low quality and negative cultural effects in grapevine. Our results showed that wild species can improve cultural traits and resistance at the same time. For example, the introgression of *Rgb1* for the resistance to black rot is linked to smaller berries and higher cluster number which are two favorable traits for wine production. Knowing that the favorable and unfavorable traits in the context of grapevine breeding are not simple to define since the ideotype highly depends on the region, the environmental conditions, and the final product. The grapevine wild relatives can indeed be used as sources of natural resistance to biotic stresses but also as sources of adaptation to abiotic stresses arising in the context of climate change.

While wine quality depends mainly on berry composition and quality, little is known about the genetic determinism of secondary metabolites in berries. 3,5-di-O-glucosides or malvidin is used as a diagnostic tool for non-vinifera wines since it is only produced in other *Vitis* species. 5-O-glucosyltransferase (5GT) gene was found on LG9 in Regent along with a homolog of AMAT (anthraniloyl-CoA:methanol anthraniloyl transferase) (Janvary et al., 2009). AMAT gene is involved in the biosynthesis of methyl anthranilate, a molecule responsible for the “foxy” aroma of some *Vitis* species. 5GT and AMAT genes are located at 6.5 and 12.5 Mbp position (PN40024.12X) on LG 9, respectively (Janvary et al., 2009). In this study, we haven’t performed metabolomic analyses but the chromosome painting analysis showed that both haplotypes of IJ119 (descendant of Regent) on LG9 are mostly from European *Vitis*. These results confirm that resistance and good agro-oenological aptitudes can be maintained in interspecific hybrids.

V. rotundifolia is known for her particular foxy aromas that are not appreciated by European wine consumers. Delame (2017) conducted a comparative metabolomic analysis of leaves and berries from *V. vinifera* and *V. rotundifolia* in order to detect metabolites specific to *V. rotundifolia* and identify associated genomic regions. They found 23 volatile compounds, 19 glycolyzed volatile compounds and 83 ions specific to *V. rotundifolia*. There QTLs were grouped on LG 6,11 and 18. So none of *V. rotundifolia*’s specific metabolites is linked to *Rpv1/Run1* locus on LG12. On the other hand, QTLs controlling heat sum between budburst and flowering, anthocyanin pigmentation in leaves and other morphological traits were detected on LG12 between 2 and 10 Mbp region (Delame, 2017). None of these QTLs is located in the haplotypic bloc carrying *Rpv1/Run1* in IJ119, these QTLs were eliminated through backcrossing.

Linkage drags

For the selection of new varieties, the breeders aim usually to reduce the percentage of non-vinifera species and the linkage drag around introgressed resistance loci. Linkage drag is usually defined as the “undesirable” effects of genes linked to the introgressed QTL. We compared the variations in recombination rate on LGs carrying resistance loci, taking into consideration the origin of haplotypic blocks. The recombination rate in homeologous regions does not always decrease, it depends on the wild species. As observed, the recombination rate between *Muscadinia* and other *Vitis* species is almost null resulting in a fixed linkage drag with the resistance loci as *Rpv1/Run1* for example. These results are coherent with the conclusion of (Delame et al., 2019). Thus, a high number of progenies is required to break the introgressed block. Wild relatives of *V. vinifera* from a closer gene pool like *V. labrusca* and *V. riparia* have less effect on the recombination rate as we observe a decrease in recombination rate but not a total stop as the case of *Muscadinia*. The recombination rate in the homeologous region *V.*

vinifera - *V. amurensis* in this population did not change from the homologous regions. These observations mean that the length of linkage drag depends at least partially on the donor species and in most cases can be highly reduced through several backcrossing events like the case of *Rpv3*, *Rgb1*, and *Rpv10*. The haplotypic block carrying *Rpv3.1* varied between 11.5 and 22.6 Mbp in nine resistant varieties while 7.1Mbp linkage drag was defined around *Rpv1/Run1* loci (Foria et al., 2022).

Our results showed also that the length of linkage drag is not the only factor that should be taken into consideration. Among five resistance loci analyzed in this population, *Rpv1/Run1* from *Muscadinia* had the largest haplotypic block but no QTL was detected in this region for all the studied traits. In tomato, Tm-2a resistance gene to ToMV contributed to 64.1 Mb linkage drag (van Rengs et al., 2022) but did not have a high agronomical effect (Rubio et al., 2016).

Recombination rate variations

Through our study, we noticed some particular genetic behaviors in precise LGs. The transition from homologous to a homeologous region on some LGs explains the variation in the recombination rate as on LG12 of IJ119 or LG3 & 10 of Divona (Fig.S4 A). But some behaviors were independent of the presence or absence of wild haplotype (Fig.S4 B&C). The homeologous structure on LG18 is different between both parents but we see in both cases the same pattern in the recombination rate (Figure 6). A decrease in recombination rate is observed in the second arm of the chromosome which is a region enriched in TIR-NB-LRR R-genes. These observations suggest that the nature of genomic regions can also affect meiotic recombination. Also, the recombination rate in the region between 11 and 19 Mbp on LG19 for both parents dropped significantly and independently from the presence of homologous/homeologous regions (Fig.S4 C). This phenomenon has been observed in several genetic maps (Delame et al., 2019; Vervalle et al., 2022).

Reference

- Ban, Y., Mitani, N., Sato, A., Kono, A., & Hayashi, T. (2016). Genetic dissection of quantitative trait loci for berry traits in interspecific hybrid grape (*Vitis labruscana* × *Vitis vinifera*). *Euphytica*, 211(3), 295-310. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1737-8>
- Barker, C. L., Donald, T., Pauquet, J., Ratnaparkhe, M. B., Bouquet, A., Adam-Blondon, A. F., Thomas, M. R., & Dry, I. (2005). Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, *Run1*, using a bacterial artificial chromosome library. *Theoretical and Applied Genetics*, 111(2), 370-377. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2030-8>
- Bayo-Canha, A., Costantini, L., Fernández-Fernández, J., Martínez-Cutillas, A., & Ruiz-García, L. (2019). QTLs Related to Berry Acidity Identified in a Wine Grapevine Population Grown in Warm Weather. *Plant Molecular Biology Reporter*, 37(3), 157-169. <https://doi.org/10.1007/s11105-019-01145-6>
- Bellin, D., Peressotti, E., Merdinoglu, D., Wiedemann-Merdinoglu, S., Adam-Blondon, A. F., Cipriani, G., Morgante, M., Testolin, R., & Di Gaspero, G. (2009). Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine 'Bianca' is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. *Theor Appl Genet*, 120(1), 163-176. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1167-2>
- Bormann, C. A., Rickert, A. M., Ruiz, R. A. C., Paal, J., Lubeck, J., Strahwald, J., Buhr, K., & Gebhardt, C. (2004). Tagging quantitative trait loci for maturity-corrected late blight resistance in tetraploid potato with PCR-based candidate gene markers. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(10), 1126-1138. <https://doi.org/10.1094/mpmi.2004.17.10.1126>
- Broman, K. W., Wu, H., Sen, S., & Churchill, G. A. (2003). R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *Bioinformatics*, 19(7), 889-890. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg112>
- Brouwer, D. J., & St Clair, D. A. (2004). Fine mapping of three quantitative trait loci for late blight resistance in tomato using near isogenic lines (NILs) and sub-NILs [Article]. *Theoretical and Applied Genetics*, 108(4), 628-638. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1469-8>
- Brown, J. K. (2002). Yield penalties of disease resistance in crops. *Curr Opin Plant Biol*, 5(4), 339-344. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(02\)00270-4](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00270-4)
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. A. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Mol Ecol*, 22(11), 3124-3140. <https://doi.org/10.1111/mec.12354>
- Chitwood-Brown, J., Vallad, G. E., Lee, T. G., & Hutton, S. F. (2021). Characterization and elimination of linkage-drag associated with *Fusarium* wilt race 3 resistance genes. *Theor Appl Genet*, 134(7), 2129-2140. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03810-5>
- Clingeffer, P., & Davis, H. (2022). Assessment of phenology, growth characteristics and berry composition in a hot Australian climate to identify wine cultivars adapted to climate change. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 28(2), 255-275.
- Costantini, L., Battilana, J., Lamaj, F., Fanizza, G., & Grando, M. S. (2008). Berry and phenology-related traits in grapevine (*Vitis vinifera* L.): from quantitative trait loci to underlying genes. *BMC Plant Biol*, 8, 38. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-38>
- Danan, S., Veyrieras, J. B., & Lefebvre, V. (2011). Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *Bmc Plant Biology*, 11, Article 16. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-16>
- Delame, M. (2017). Recombinaison génétique et transmission de caractères morphologiques, phénologiques et métaboliques dans les hybrides interspécifiques entre *Vitis vinifera* et *Muscadinia rotundifolia*, Thesis, University of Strasbourg.
- Delame, M., Prado, E., Blanc, S., Robert-Siegwald, G., Schneider, C., Mestre, P., Rustenholz, C., & Merdinoglu, D. (2019). Introgression reshapes recombination

- distribution in grapevine interspecific hybrids. *Theor Appl Genet*, 132(4), 1073-1087. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3260-x>
- Di Gaspero, G., Copetti, D., Coleman, C., Castellarin, S. D., Eibach, R., Kozma, P., Lacombe, T., Gambetta, G., Zvyagin, A., Cindric, P., Kovacs, 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. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1703-8>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Dias, S., Grolier, M., Ballester, J.-F., Bouquet, A., & This, P. (2010). QTLs for fertility in table grape (*Vitis vinifera* L.). *Tree Genetics & Genomes*, 6(3), 413-422. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0259-0>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Farnos, M., Grolier, M., Romieu, C., Esnault, F., Dias, S., Berger, G., Francois, P., Pons, T., Ortigosa, P., Roux, C., Houel, C., Laucou, V., Bacilieri, R., Peros, J. P., & This, P. (2013). New stable QTLs for berry weight do not colocalize with QTLs for seed traits in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Bmc Plant Biology*, 13, 16, Article 217. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-217>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Gago, P., Grolier, M., Berger, G., Ballester, J., Flutre, T., Dias, S., This, P., & Péros, J. (2018). Twelve new QTLs for phenological traits in *Vitis vinifera* L. 12. International Conference on Grapevine Breeding and Genetics, Montpellier, France. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01857674>
- Duchêne, E., Butterlin, G., Dumas, V., & Merdinoglu, D. (2012). Towards the adaptation of grapevine varieties to climate change: QTLs and candidate genes for developmental stages. *Theor Appl Genet*, 124(4), 623-635. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1734-1>
- Duchêne, E., Dumas, V., Butterlin, G., Jaegli, N., Rustenholz, C., Chauveau, A., Berard, A., Le Paslier, M. C., Gaillard, I., & Merdinoglu, D. (2020). Genetic variations of acidity in grape berries are controlled by the interplay between organic acids and potassium. *Theor Appl Genet*, 133(3), 993-1008. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03524-9>
- Duchêne, E., Dumas, V., Jaegli, N., & Merdinoglu, D. (2012). Deciphering the ability of different grapevine genotypes to accumulate sugar in berries. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 18(3), 319-328. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2012.00194.x>
- Duchêne, E., Huard, F., Dumas, V., Schneider, C., & Merdinoglu, D. (2010). The challenge of adapting grapevine varieties to climate change. *Climate Research*, 41(3), 193-204. <https://doi.org/10.3354/cr00850>
- Eibach, R., & Topfer, R. (2002). Success in resistance breeding: REGENT and its steps into the market. *Acta Horticulturae* [Proceedings of the 8th international conference on grape genetics and breeding, vols 1 and 2]. 8th International Conference on Grape Genetics and Breeding, Kecskemet, Hungary.
- Fechter, I., Hausmann, L., Zyprian, E., Daum, M., Holtgrawe, D., Weisshaar, B., & Topfer, R. (2014). QTL analysis of flowering time and ripening traits suggests an impact of a genomic region on linkage group 1 in *Vitis*. *Theor Appl Genet*, 127(9), 1857-1872. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2310-2>
- Flutre, T., Le Cunff, L., Fodor, A., Launay, A., Romieu, C., Berger, G., Bertrand, Y., Terrier, N., Beccavin, I., Bouckenooghe, V., Roques, M., Pinasseau, L., Verbaere, A., Sommerer, N., Cheynier, V., Bacilieri, R., Boursiquot, J.-M., Lacombe, T., Laucou, V., This, P., Péros, J.-P., & Doligez, A. (2022). <https://doi.org/10.1101/2020.09.10.290890>
- Foria, S., Magris, G., Jurman, I., Schwöpe, R., De Candido, M., De Luca, E., Ivanisevic, D., Morgante, M., & Di Gaspero, G. (2022). Extent of wild-to-crop interspecific introgression in grapevine (*Vitis vinifera*) as a consequence of resistance breeding and implications for the crop species definition. *Hortic Res*, 9. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab010>
- Galet, P. (2000). *Dictionnaire encyclopédique des cépages*. Hachette.
- Grzeskowiak, L., Costantini, L., Lorenzi, S., & Grando, M. S. (2013). Candidate loci for phenology and fruitfulness contributing to the phenotypic variability observed in

- grapevine. *Theor Appl Genet*, 126(11), 2763-2776. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2170-1>
- Hajjar, R., & Hodgkin, T. (2007). The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, 156(1-2), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>
- Janvary, L., Hoffmann, T., Pfeiffer, J., Hausmann, L., Topfer, R., Fischer, T. C., & Schwab, W. (2009). A double mutation in the anthocyanin 5-O-glucosyltransferase gene disrupts enzymatic activity in *Vitis vinifera* L. *J Agric Food Chem*, 57(9), 3512-3518. <https://doi.org/10.1021/jf900146a>
- Kjaer, B., Jensen, H. P., Jensen, J., & Jorgensen, J. H. (1990). Associations between 3 ml-o powdery mildew resistance genes and agronomic traits in barley. *Euphytica*, 46(3), 185-193. <https://doi.org/10.1007/bf00027217>
- Kolster, P., & Stolen, O. (1987). Barley isolines with genes for resistance to *Erysiphegraminis* f sp *hordei* in the recurrent parent siri. *Plant Breeding*, 98(1), 79-82. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1987.tb01096.x>
- Laucou, V., Launay, A., Bacilieri, R., Lacombe, T., Adam-Blondon, A. F., Berard, A., Chauveau, A., de Andres, M. T., Hausmann, L., Ibanez, J., Le Paslier, M. C., Maghradze, D., Martinez-Zapater, J. M., Maul, E., Ponnaiah, M., Topfer, R., Peros, J. P., & Boursiquot, J. M. (2018). Extended diversity analysis of cultivated grapevine *Vitis vinifera* with 10K genome-wide SNPs. *PLoS One*, 13(2), 27, Article e0192540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192540>
- Merdinoglu, D., Wiedemann-Merdinoglu, S., Coste, P., Dumas, V., Haetty, S., Butterlin, G., & Greif, G. (2003). Genetic Analysis of Downy Mildew Resistance Derived from *Muscadinia rotundifolia*. *Acta Hort 603, ISHS 2003*, 451-456.
- Migicovsky, Z., & Myles, S. (2017). Exploiting Wild Relatives for Genomics-assisted Breeding of Perennial Crops. *Front Plant Sci*, 8, 460. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00460>
- Péros, J.-P., Berger, G., Portemont, A., Boursiquot, J.-M., & Lacombe, T. (2011). Genetic variation and biogeography of the disjunct *Vitis* subg. *Vitis* (Vitaceae). *Journal of Biogeography*, 38(3), 471-486. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02410.x>
- Quilot, B., Wu, B. H., Kervella, J., Genard, M., Foulongne, M., & Moreau, K. (2004). QTL analysis of quality traits in an advanced backcross between *Prunus persica* cultivars and the wild relative species *P. davidiana*. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(4), 884-897. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1703-z>
- Rastas, P. (2017). Lep-MAP3: robust linkage mapping even for low-coverage whole genome sequencing data. *Bioinformatics*, 33(23), 3726-3732. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx494>
- Rex, F., Fechter, I., Hausmann, L., & Topfer, R. (2014). QTL mapping of black rot (*Guignardia bidwellii*) resistance in the grapevine rootstock 'Borner' (*V. riparia* Gm183 x *V. cinerea* Arnold). *Theor Appl Genet*, 127(7), 1667-1677. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2329-4>
- Rubio, F., Alonso, A., Garcia-Martinez, S., & Ruiz, J. J. (2016). Introgression of virus-resistance genes into traditional Spanish tomato cultivars (*Solanum lycopersicum* L.): Effects on yield and quality. *Scientia Horticulturae*, 198, 183-190. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.11.025>
- Schwander, F., Eibach, R., Fechter, I., Hausmann, L., Zyprian, E., & Topfer, R. (2012). *Rpv10*: a new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine. *Theor Appl Genet*, 124(1), 163-176. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1695-4>
- van Rengs, W. M. J., Schmidt, M. H., Effgen, S., Le, D. B., Wang, Y., Zaidan, M., Huettel, B., Schouten, H. J., Usadel, B., & Underwood, C. J. (2022). A chromosome scale tomato genome built from complementary PacBio and Nanopore sequences alone reveals extensive linkage drag during breeding. *Plant J*, 110(2), 572-588. <https://doi.org/10.1111/tpj.15690>

- Velt, A. (2022). An improved reference of the PN40024 grapevine genome assembly (PN40024.v4) and annotations Version V1 [Dataset]. Recherche Data Gov. <https://doi.org/doi/10.57745/F9N2FZ>
- Vervalle, J. A., Costantini, L., Lorenzi, S., Pindo, M., Mora, R., Bolognesi, G., Marini, M., Lashbrooke, J. G., Tobutt, K. R., Vivier, M. A., Roodt-Wilding, R., Grando, M. S., & Bellin, D. (2022). A high-density integrated map for grapevine based on three mapping populations genotyped by the Vitis18K SNP chip. *Theoretical and Applied Genetics*, 20. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04225-6>
- Vezzulli, S., Doligez, A., & Bellin, D. (2019). Molecular Mapping of Grapevine Genes. In D. Cantu & M. A. Walker (Eds.), *Grape Genome* (pp. 103-136). Springer International Publishing Ag. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18601-2_7
- Welter, L. J., Göktürk-Baydar, N., Akkurt, M., Maul, E., Eibach, R., Töpfer, R., & Zyprian, E. M. (2007). Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Molecular Breeding*, 20(4), 359-374. <https://doi.org/10.1007/s11032-007-9097-7>
- Yang, S. S., Fresnedo-Ramirez, J., Sun, Q., Manns, D. C., Sacks, G. L., Mansfield, A. K., Luby, J. J., Londo, J. P., Reisch, B. I., Cadle-Davidson, L. E., & Fennell, A. Y. (2016). Next Generation Mapping of Enological Traits in an F-2 Interspecific Grapevine Hybrid Family. *PLoS One*, 11(3), 19, Article e0149560. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149560>
- Zendler, D., Schneider, P., Topfer, R., & Zyprian, E. (2017). Fine mapping of Ren3 reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine. *Euphytica*, 213(3), 23, Article 68. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1857-9>
- Zhao, D., Oosterhuis, D., & Bednarz, C. (2001). Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica*, 39(1), 103-109.
- Zyprian, E., Ochssner, I., Schwander, F., Simon, S., Hausmann, L., Bonow-Rex, M., Moreno-Sanz, P., Grando, M. S., Wiedemann-Merdinoglu, S., Merdinoglu, D., Eibach, R., & Topfer, R. (2016). Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. *Mol Genet Genomics*, 291(4), 1573-1594. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1200-5>.

Chapitre X : Conclusions et perspectives

X. Conclusion générale et perspectives

L'objectif double de cette thèse était, d'une part, de caractériser les caractères agronomiques et culturaux spécifiques, favorables et défavorables, apportés par les espèces résistantes utilisées comme géniteurs dans les programmes de sélection et, d'autre part, de mettre en évidence les éventuelles liaisons génétiques entre ces caractères et les gènes conférant des résistances aux maladies. Nous nous sommes concentrés sur trois points principaux :

- i) Identifier et localiser sur le génome les déterminants génétiques de caractères culturaux et œnologiques dans des hybrides interspécifiques de vigne.
- ii) Décrire la composition des génomes des individus interspécifiques en fonction de leur origine généalogique et mettre en relation l'origine du génome et les facteurs impliqués dans ces caractères.
- iii) Caractériser les liaisons génétiques entre facteurs de résistance aux maladies et QTL de caractères culturaux et œnologiques.

Une centaine de QTL pour la résistance aux maladies, les stades phénologiques, les composantes du rendement, la vigueur et la composition des baies ont été identifiés grâce à l'utilisation de cartes génétiques à haute densité de marqueurs, générées à l'aide de données SNP issues du GBS. Par des analyses de chromosome painting, nous avons réussi à identifier les régions génomiques provenant d'espèces du genre *Vitis* dans les descendants du croisement Divona x IJ119, à vérifier l'origine géographique et à remonter ainsi à l'espèce d'origine des blocs haplotypiques identifiés.

Nous avons pu comparer le comportement des blocs haplotypiques de différentes espèces du genre *Vitis* et, en particulier ceux porteurs des gènes de résistance. Nous avons observé une variation importante du taux de recombinaison selon les régions génomiques. Les régions génomiques provenant des *Vitis* asiatiques et américaines ont conservé un taux de recombinaison dans les régions homéologues souvent proche de celui entre régions homologues, permettant ainsi de limiter le linkage drag autour des gènes de résistance. La région chromosomique autour du locus *Rpv1/Run1* provenant de *V. rotundifolia* constitue une exception car elle ne recombine pas avec *V. vinifera*, conduisant ainsi au maintien d'un bloc haplotypique stable dans la population.

Des variations du taux de recombinaison sont aussi observées dans des régions homologues dans ce croisement. D'autres populations étudiées dans d'autres projets dans le groupe, ont aussi montré en général des comportements similaires. Ces résultats ouvrent une perspective de recherche à deux niveaux : étudier le comportement des régions génomiques homéologues selon les différentes espèces du genre *Vitis* mais aussi l'effet de la nature des régions génomiques sur le taux de recombinaison dans différents croisements intra/inter-spécifiques.

Les analyses de chromosome painting ont permis d'identifier les régions génomiques provenant des espèces sauvages sur tout le génome, d'attribuer des QTL de résistance aux maladies et des QTL de caractères agronomiques à des espèces et d'expliquer la variation du taux de recombinaison de certaines régions chromosomiques. Ces résultats peuvent être complétés en poursuivant les analyses de génomique afin de caractériser l'origine des régions non attribuées à des espèces dans notre étude. L'ambiguïté de l'attribution du bloc

haplotypique portant *Rpv3.1* sur LG18 est un sujet majeur à explorer plus en détail. Le fait que cette région génomique soit attribuée à des *Vitis* asiatiques alors qu'elle provient, d'après la littérature, des *Vitis* américaines, mériterait une analyse phylogénique approfondie et une étude de l'évolution des espèces du genre *Vitis*.

L'analyse du déterminisme génétique de la résistance au mildiou et à l'oïdium a permis de définir les plus petits blocs haplotypiques portant les gènes de résistance majeurs déjà connus dans la population et d'identifier des gènes de résistance à faible effet. Nous avons vérifié l'efficacité de ces QTL au vignoble. Pour la résistance au mildiou, les analyses ont prouvé que les effets des gènes de résistance ne sont pas additifs et que le niveau de résistance conféré par *Rpv10* dépend du fond génétique. Les mécanismes biologiques derrière les interactions entre *Rpv10* et d'autres facteurs génétiques restent un sujet à explorer pour savoir quels types de gènes du fond génétique affectent le niveau de résistance de *Rpv10*, s'agit-il de gènes de résistance ou bien des facteurs génétiques liés à la physiologie de la plante ?

Pour l'oïdium, le black rot et le Botrytis, d'autres QTL que les QTL déjà connus ont été identifiés.

L'analyse quantitative de la phénologie de la population en étude a mis en évidence le caractère polygénique de ces traits. Nous avons proposé une méthodologie, basée sur les effets alléliques et la modélisation des stades phénologiques en sommes de température, pour la prédiction des dates de débourrement, floraison et véraison des hybrides dans différents contextes climatiques. La méthode proposée permettra d'évaluer la performance des génotypes dans différents contextes climatiques pour la vigne, voire pour d'autres espèces. En créant un idéotype, accumulant tous les allèles favorables pour être le plus tardif possible, nous avons constaté que la variabilité génétique exploitée dans cette population de sélection ne suffit pas pour l'adaptation des variétés au changement climatique au-delà de l'année 2050. Il y a une forte probabilité que ça soit aussi le cas dans les programmes de sélection actuels. Il en faudra exploiter d'autres ressources génétiques qui pourraient apporter des gènes à effets majeurs.

Nous avons proposé une méthode innovante et unique pour étudier la variabilité génétique des traits du développement végétatif de la vigne au vignoble. En utilisant la technologie LiDAR, nous avons évalué le volume apparent de la canopée et le volume apparent du bois de taille et nous avons pu détecter les facteurs génétiques associés. Cette méthode a montré une efficacité pour la détection des facteurs génétiques équivalente aux méthodes conventionnelles de mesure de la surface foliaire et de poids de bois de taille.

L'étude du déterminisme génétique du développement végétatif dans la descendance n'a pas montré de lien entre des carences en potassium ou en magnésium et des gènes de résistance. Un seul défaut cultural, le jaunissement précoce des feuilles, est observé dans la population au vignoble. Trois QTL liés à ce défaut ont été identifiés chez les deux parents. Ce défaut observé particulièrement dans cette population n'a pas été associé à une seule espèce ou un seul parent ou même à une carence minérale. On peut constater que c'est le résultat d'une combinaison particulière de plusieurs facteurs génétiques et non d'un seul gène d'une espèce donnée. L'origine physiologique de ces jaunissements mériterait cependant d'être étudiée.

L'analyse génétique dans la descendance a révélé plusieurs liens génétiques entre la résistance aux maladies et les traits agronomiques. La résistance au black rot conférée par *Rgb1* est associée à une fertilité plus élevée et des baies plus petites. De plus, la résistance au mildiou conférée par *Rpv3.1* est liée à des baies plus grosses et un rendement légèrement plus élevé. Enfin, les vignes portant le gène de résistance *Rpv10* sont plus vigoureuses et ont des baies plus sucrées.

Dans cette étude, nous avons réalisé un phénotypage complet des traits agronomiques au vignoble mais des analyses du métabolisme secondaire des baies sont encore en cours. L'analyse des métabolites secondaires est primordiale pour compléter nos résultats et chercher s'il existe des liaisons entre les gènes de résistance et des composés particuliers issus des espèces sauvages. L'analyse du premier jeu de données métaboliques sur 50 génotypes de la population (données non présentées) était rassurante et n'a pas mis en évidence la présence de molécules connues susceptibles d'être responsables de faux-goûts. Pour compléter, notre population étant une population de sélection, les génotypes cumulant les gènes de résistance ont été soumis à une évaluation sensorielle. Les raisins de 23 génotypes de la population ont été vinifiés et des dégustations de vins réalisées par des experts n'ont révélé aucun défaut. Les vins avaient des notes générales entre 3.45 et 4.58, 5 étant la note maximale. Quatre génotypes de cette population jugés intéressants sont mis en évaluation dans le cadre du programme ResDur.

Du point de vue de la création variétale, nos résultats sont rassurants. Aucun défaut n'est lié aux gènes de résistance. Nous avons identifié deux éventuelles liaisons entre des caractères agronomiques, *Rpv10* et *Rgb1*. Nous avons montré aussi une probabilité de ségrégation de quelques traits agronomiques avec *Rpv3*. Ainsi, le contrôle génétique de ces caractères est basé sur de nombreux QTL à faible effet. La combinaison, chez un individu, des QTL de résistance avec d'autres QTL contrôlant le caractère agronomique lié mais avec un effet indésirable peut être compensé par d'autres QTL. De plus, nous avons montrés que les blocs haplotypiques de 4 loci de résistance sur 5 peuvent être réduits pour éliminer tout linkage drag possible. Le seul bloc haplotypique avec un taux de recombinaison quasi-nul, celui de *Rpv1/Run1*, ne porte aucun QTL pour des caractères agronomiques ou de métabolites spécifiques à *V. rotundifolia* (Delame, 2017).

Nous avons montré que les espèces sauvages contribuent à la variabilité génétique de la plupart des traits étudiés. Des QTL de précocité sont apportés par les *Vitis* asiatiques et des QTL d'acidité et d'azote assimilable sont apportés par les *Vitis* américaines. Cette variabilité peut contribuer à l'adaptation de la vigne au changement climatique dans les programmes d'amélioration génétique. Nos résultats montrent que la résistance aux maladies et l'adaptation des variétés au changement climatique peuvent aller de pair.

Pour conclure, les espèces du genre *Vitis* ne présentent pas un risque de linkage drag autour des gènes de résistance à l'exception de l'espèce *V. rotundifolia* comme observé aussi par Delame et al. (2018). Les régions génomiques des espèces sauvages réparties partout dans le génome apportent une variabilité génétique recherchée dans les programmes d'amélioration génétique et les hybrides interspécifiques de vigne ne présentent pas des aptitudes agronomiques différentes des variétés cultivées de *V. vinifera*.

Le travail que j'ai effectué ouvre des perspectives de recherche sur plusieurs points. D'une part, étudier plus en détail les modalités de la recombinaison chez la vigne permettrait de mieux comprendre comment des régions chromosomiques sont transmises dans des descendances. D'autre part, notre évaluation des déterminants génétiques de caractéristiques agronomiques mériterait d'être complétée non seulement par des analyses du métabolisme primaire et secondaire des raisins, mais aussi par une évaluation de leur réponse à des stress abiotiques comme la sécheresse ou les fortes températures.

Annexes

ANNEXE 1 - Chapitre IV

Tableau 1 : Caractéristiques des QTL détectés pour les variables de maladies de la population '50025' sur la carte consensus par la méthode non-paramétrique.

Variable	Lod p=0.05	Marqueur	LG	Lod max	p-value	IC (cM)	Position (cM)
AUDPC_2018C	4.44	chr9_3363807	9	12.83	0	0.8-2.21	1.41
AUDPC_2018C	4.44	chr12_20470626	12	4.02	0.107	14.26-29.12	26.11
AUDPC_2018C	4.44	chr18_27061584	18	7.68	0	63.09-76.75	71.53
AUDPC_2017C	4.21	chr9_4418331	9	8.27	0	1.41-14.26	4.02
AUDPC_2017C	4.21	chr18_17048884	18	4.33	0.037	62.89-81.37	63.09
AUDPC_2017L	4.23	chr9_3689173	9	12.75	0	1.21-4.62	2.81
AUDPC_2017L	4.23	chr12_22553554	12	7	0.001	17.27-29.12	28.31
MYC	4.31	chr12_21166631	12	39.48	0	22.89-28.72	27.51
N	4.37	chr12_20934637	12	39.75	0	22.89-29.12	26.91
SPO	4.31	chr12_21166631	12	41.31	0	22.89-28.72	27.51
CON	4.41	chr12_21166631	12	41.34	0	22.89-28.72	27.51
MYC_4dpi	4.36	chr12_21166768	12	39.25	0	22.89-28.72	27.91
MYC_4dpi	4.36	chr17_8399221	17	3.92	0.125	25.15-52.28	30.17
MYC_7dpi	4.22	chr12_21166631	12	40	0	22.89-29.12	27.51
MYC_11dpi	4.40	chr12_21166631	12	40	0	22.89-29.12	27.51
N_4dpi	4.30	chr12_20934637	12	36.84	0	22.89-28.72	26.91
N_4dpi	4.30	chr17_8399221	17	4.59	0.026	25.15-49.07	30.17
N_7dpi	4.23	chr12_22598618	12	37.9	0	22.89-29.12	28.52
N_11dpi	4.52	chr12_20804361	12	38.93	0	22.89-29.12	26.71
SPO_7dpi	4.32	chr12_21166631	12	42.56	0	22.89-29.12	27.51
SPO_11dpi	4.37	chr12_21166631	12	41.35	0	22.89-28.72	27.51
CON_7dpi	4.44	chr12_21166631	12	42.55	0	22.89-29.12	27.51
CON_11dpi	4.35	chr12_21166631	12	41.49	0	22.89-29.12	27.51
AUDPC_MYC	4.36	chr12_21166631	12	39.46	0	22.89-29.12	27.51
AUDPC_SPO	4.44	chr12_21166631	12	41.31	0	22.89-28.72	27.51
FqMnF	4.37	chr12_21489784	12	5.95	0.001	21.69-29.12	28.11
FqMnF	4.37	chr18_28874634	18	3.81	0.145	63.09-83.37	73.74
FqMsF	4.35	chr12_23071617	12	13.49	0	22.89-29.12	29.12
FqBRF	4.34	chr14_26126760	14	11.24	0	46.79-49.8	47.19
ImMsF	4.45	chr9_3363807	9	12.49	0	0.6-2.21	1.41
ImMsF	4.45	chr12_23071617	12	13.36	0	22.89-29.12	29.12
ImMnF	4.31	chr12_23071617	12	6.43	0.001	21.69-29.12	29.12
ImBRF	4.30	chr14_26166273	14	11.35	0	46.79-49.8	47.39
ImBRF	4.30	chr18_29602870	18	3.99	0.096	61.89-85.18	74.54
IxMsF	4.33	chr9_3113478	9	13.57	0	0.4-2.01	0.8
IxMsF	4.33	chr12_17940068	12	13.67	0	22.89-29.12	24.1

IxMnF	4.27	chr12_23071617	12	5.88	0.002	18.07-29.12	29.12
IxMnF	4.27	chr18_28874634	18	4.16	0.07	66.3-77.15	73.74
IxBRF	4.44	chr14_26166273	14	12.61	0	46.99-49.8	47.39
PcMG	4.25	chr9_3363807	9	25.65	0	0.8-2.21	1.41
PcMG	4.25	chr12_13035630	12	4.24	0.054	12.65-29.12	17.47
PcBRG	4.32	chr8_21250012	8	3.74	0.162	39.96-57.63	57.63
PcBRG	4.32	chr12_22963393	12	3.74	0.161	15.46-29.12	29.12
PcBRG	4.32	chr14_26651720	14	20.46	0	44.78-49.8	48.4
Botrytis	4.29	chr8_13748260	8	4.69	0.015	5.4-52	22.09
Botrytis	4.29	chr16_18326019	16	7.65	0	24-28.8	27.24
Botrytis	4.29	chr18_1303436	18	4.43	0.036	1-19.6	6.83

ANNEXE 2 - Chapitre V

Données supplémentaires de l'article "Allelic-Based Modelling to predict phenological stages of grapevine hybrids under future climatic conditions "

Table S1: QTL characteristics detected with BLUPs of three years for the three phenological periods on the consensus map of the population in study.

Variable	LG	Position (cM)	LOD <i>p</i> =0.05	LOD Max	% Var	CI- Prob=0.95	
						Pos Gen (cM)	Pos Phys (Mb)
HS_B	1	57.43	4.41	15.32	14.73	56.4-60.8	21.08-22.9
	5	49.60	4.41	15.07	14.44	48.2-50	20.4-22.9
	6	37.15	4.41	17.57	17.36	30.9-37.2	9.04-15.58
	7	17.67	4.41	7.57	6.65	3.6-18.3	0.57-4.7
	9	38.40	4.41	4.85	4.13	0.4-39.4	3.09-23.5
	14	44.38	4.41	5.92	5.10	35.5-50.6	22.4-27.3
	17	4.02	4.41	4.72	4.01	0-11	0.04-4.46
HS_BF	1	46.19	4.3	4.657	5.29	28.9-50	6.35-17.7
	6	39.36	4.3	14.88	19.03	26.51-43.6	7.72-19
	7	13.46	4.3	6.375	7.38	9.64-19.1	1.78-5.16
	8	24.50	4.3	5.932	6.84	10.84-31.9	10.67-15.59
	14	62.26	4.3	5.33	6.1	43.58-62.26	25.4-30.8
HS_FV	1	38.56	4.50	6.24	5.23	29.52-41.37	6.87-10.21
	5	49.80	4.50	7.65	6.51	47.59-52.61	19.93-25.47
	8	18.63	4.50	6.70	5.65	10.84-28.11	10.67-14.59
	14	50.81	4.50	6.94	5.86	36.15-55.83	22.55-28.75
	15	32.24	4.50	5.86	4.89	13.66-53.33	16.02-21.5
	16	27.04	4.50	29.63	32.80	8.04-28.85	5.39-19.98

Table S2: Anova of HS_B model

	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
chr1_21298139	62401	20800	3	168	6.7252	0.0002596 ***
chr4_1796473	51809	17270	3	169.57	5.5836	0.0011229 **
chr5_20825884	123485	41162	3	169.06	13.3083	7.688e-08 ***
chr6_12396791	75332	25111	3	170.12	8.1187	4.384e-05 ***
chr6_3328555	32505	10835	3	170.2	3.5032	0.0167272 *
chr8_9908001	29286	29286	1	169.52	9.4686	0.0024379 **
chr7_2349688	49193	49193	1	169.49	15.9049	9.889e-05 ***
chr9_4785675	78381	78381	1	169.47	25.3419	1.218e-06 ***
chr11_967887	14395	14395	1	168.72	4.6542	0.0323915 *
chr13_2203848	50970	16990	3	168.45	5.4932	0.0012648 **
chr14_26337287	58909	19636	3	168.73	6.3488	0.0004197 ***
chr15_18029377	44067	14689	3	168.7	4.7493	0.0033150 **
chr17_18833726	57080	19027	3	169.31	6.1517	0.0005400 ***
chr17_3661333	32224	32224	1	171.24	10.4185	0.0014952 **
chr1_21298139:chr4_1796473	29513	3279	9	160.56	1.0604	0.3950273
chr1_21298139:chr5_23651641	27970	3108	9	158.86	1.0046	0.4386018
chr1_21298139:chr6_12396791	23024	2558	9	161.81	0.8272	0.5919291
chr1_21298139:chr8_9908001	9985	3328	3	166.17	1.076	0.3608704
chr1_21298139:chr7_2349688	1916	638	3	175.99	0.3477	0.790847
chr1_21298139:chr9_4785675	2630	877	3	166.66	0.2834	0.8373052
chr1_21298139:chr11_967887	16558	5519	3	166.53	1.7848	0.1520275
chr1_21298139:chr13_2203848	8902	989	9	161.03	0.3198	0.9676036
chr1_21298139:chr14_26337287	25353	2817	9	159.7	0.9105	0.517662
chr1_21298139:chr15_18029377	32709	3634	9	159.42	1.1749	0.3145075
chr1_21298139:chr17_18833726	27435	3048	9	158.94	0.9856	0.4540709
chr1_21298139:chr17_3661333	15039	5013	3	166.47	1.6209	0.1864635
chr4_1796473:chr5_23651641	31252	3472	9	159.46	1.1225	0.3498366
chr4_1796473:chr6_12396791	32951	3661	9	161.52	1.1838	0.3086623
chr4_1796473:chr6_3328555	24616	2735	9	159.98	0.884	0.5408983
chr4_1796473:chr8_9908001	15643	5214	3	166.63	1.686	0.1719794
chr4_1796473:chr7_2349688	4514	1505	3	166.35	0.4865	0.6921021
chr4_1796473:chr9_4785675	1679	560	3	167.27	0.1809	0.9092281
chr4_1796473:chr11_967887	19206	6402	3	165.96	2.0698	0.1061742
chr4_1796473:chr13_2203848	30614	3402	9	162.28	1.1	0.3656519
chr4_1796473:chr14_26337287	61516	6835	9	160.56	1.2101	0.239128
chr4_1796473:chr15_18029377	44094	4899	9	160.84	1.5843	0.1239395
chr4_1796473:chr17_18833726	31355	3484	9	161	1.1263	0.3471387

chr4_1796473:chr17_3661333	18174	6058	3	165.9	1.9581	0.12228
chr5_23651641:chr6_12396791	35512	3946	9	160.77	1.2754	0.254011
chr5_23651641:chr6_3328555	42480	4720	9	159.89	1.5256	0.1429879
chr5_23651641:chr8_9908001	21724	7241	3	165.99	2.3405	0.0752325
chr5_23651641:chr7_2349688	10680	3560	3	166.58	1.151	0.3302365
chr5_23651641:chr9_4785675	13340	4447	3	165.46	1.4376	0.2337105
chr5_23651641:chr11_967887	8426	2809	3	165.57	0.908	0.4385276
chr5_23651641:chr13_2203848	30036	3337	9	161.39	1.0792	0.3808855
chr5_23651641:chr14_26337287	41292	4588	9	159.22	1.4831	0.158322
chr5_23651641:chr15_18029377	22786	2532	9	158.83	0.8184	0.5999928
chr5_23651641:chr17_18833726	62624	6958	9	159.92	2.2501	0.0614195
chr5_23651641:chr17_3661333	10982	3661	3	167.01	1.1836	0.3176704
chr6_12396791:chr6_3328555	16275	1808	9	159.15	0.5846	0.8084228
chr6_12396791:chr8_9908001	12461	4154	3	166.49	1.3429	0.2622704
chr6_12396791:chr7_2349688	1171	390	3	166.76	0.1262	0.9444869
chr6_12396791:chr9_4785675	9527	3176	3	167.66	1.0266	0.3823124
chr6_12396791:chr11_967887	16317	5439	3	166.26	1.7588	0.1570604
chr6_12396791:chr13_2203848	28596	3177	9	159.41	1.027	0.420777
chr6_12396791:chr14_26337287	45701	5078	9	160.57	1.6418	0.1075339
chr6_12396791:chr15_18029377	12147	1350	9	159.58	0.4363	0.9137844
chr6_12396791:chr17_18833726	15370	1708	9	160.66	0.5521	0.8343377
chr6_12396791:chr17_3661333	13584	4528	3	167.9	1.4644	0.2261102
chr6_3328555:chr8_9908001	8105	2702	3	166.11	0.8735	0.4561191
chr6_3328555:chr7_2349688	11285	3762	3	167.79	1.2163	0.3054536
chr6_3328555:chr9_4785675	9016	3005	3	166.08	0.9717	0.4075534
chr6_3328555:chr11_967887	7257	793.6	9	178.07	1.1457	0.3331449
chr6_3328555:chr13_2203848	18353	2039	9	160.36	0.6592	0.7447354
chr6_3328555:chr14_26337287	33501	3722	9	160.77	1.2036	0.2962057
chr6_3328555:chr15_18029377	47711	5301	9	159.03	1.7134	0.0899149
chr6_3328555 :chr17_18833726	32789	3643	9	161.43	1.1781	0.3123293
chr6_3328555:chr17_3661333	6610	2203	3	167.03	0.7124	0.5458511
chr8_9908001:chr7_2349688	10989	10989	1	168.09	3.553	0.0611629
chr8_9908001:chr9_4785675	10556	10556	1	168.82	3.413	0.0664347
chr8_9908001:chr11_967887	8253	2751	3	176.11	1.5069	0.2144195
chr8_9908001:chr13_2203848	4441	1480	3	167.54	0.4786	0.697598
chr8_9908001:chr14_26337287	24341	8114	3	165.2	2.6228	0.052402
chr8_9908001:chr15_18029377	8941	2980	3	165.08	0.9636	0.4114176
chr8_9908001:chr17_18833726	5628	1876	3	167.35	0.6065	0.6116334
chr8_9908001:chr17_3661333	6940	6940	1	169.03	2.2438	0.1360118
chr7_2349688:chr9_4785675	594	594	1	168.76	0.1921	0.6617202
chr7_2349688:chr11_967887	19855	6318	3	176.37	2.078	0.0728945

chr7_2349688:chr13_2203848	1762	587	3	167.93	0.1899	0.9031406
chr7_2349688:chr14_26337287	4819	1735	3	183.49	2.3539	0.073578
chr7_2349688:chr15_18029377	25155	8385	3	165.82	2.7115	0.0467383*
chr7_2349688:chr17_18833726	3142	1047	3	168.11	0.3387	0.7973967
chr7_2349688:chr17_3661333	231	231	1	167.79	0.0748	0.7847702
chr9_4785675:chr17_3661333	1965	1965	1	168.65	0.6354	0.426497
chr9_4785675:chr11_967887	6246	6246	1	168.4	2.0192	0.1571683
chr9_4785675:chr13_2203848	12983	4328	3	167.8	1.3993	0.2448461
chr9_4785675:chr14_26337287	33980	1327	9	166.3	1.6618	0.136546
chr9_4785675:chr15_18029377	4032	1344	3	165.76	0.4346	0.7285281
chr9_4785675:chr17_18833726	17237	5746	3	166.6	1.8575	0.138771
chr11_967887:chr13_2203848	29622	3279	9	160.6	1.06	0.3950273
chr11_967887:chr14_26337287	7297	2432	3	165.71	0.7864	0.5031004
chr11_967887:chr15_18029377	3506	1169	3	164.96	0.3778	0.7691205
chr11_967887:chr17_18833726	23828	2648	9	170.1	1.4498	0.17021
chr11_967887:chr17_3661333	14	14	1	169.14	0.0046	0.9458266
chr13_2203848:chr14_26337287	15069	1674	9	159.44	0.5412	0.8427518
chr13_2203848:chr15_18029377	11979	1331	9	160.87	0.4303	0.9172497
chr13_2203848:chr17_18833726	30037	3337	9	159.94	1.0787	0.3813297
chr13_2203848:chr17_3661333	14648	4883	3	166.75	1.5786	0.1964649
chr14_26337287:chr15_18029377	25205	2801	9	159.68	0.9055	0.5219823
chr14_26337287:chr17_18833726	27544	3060	9	159.48	0.9894	0.450932
chr14_26337287:chr17_3661333	3745	1248	3	166.4	0.4037	0.7505592
chr15_18029377:chr17_18833726	13785	1532	9	160.11	0.4952	0.8761837
chr15_18029377:chr17_3661333	6202	2067	3	166.28	0.6684	0.5725472
chr17_18833726:chr17_3661333	3539	1180	3	167.83	0.3814	0.7665657

Table S3: Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_B for the population in study. IJ119 (AB) x Divona (CD)

Allele	Allelic effect	p-value
AC	807	0.006934**
chr1_21298139_BC	7	0.400447
chr1_21298139_AD	-29	0.000821***
chr1_21298139_BD	-2	0.808937
chr4_1796473_BC	-7	0.407161
chr4_1796473_AD	-16	0.039612*
chr4_1796473_BD	25	0.096103
chr5_20825884_D	54	7.74E-08***

chr6_12396791_BC	27	0.006882**
chr6_12396791_AD	-7	0.48814
chr6_12396791_BD	33	0.000885***
chr6_3328555_BC	3	0.708972
chr6_3328555_AD	15	0.091707
chr6_3328555_BD	26	0.006222**
chr8_9908001_B	-17	0.00361**
chr7_2349688_D	-46	0.000108***
chr9_4785675_D	-29	8.96E-07***
chr11_967887_B	-14	0.014213*
chr13_2203848_BC	30	0.000617***
chr13_2203848_AD	8	0.335527
chr13_2203848_BD	20	0.018304*
chr14_26337287_BC	-24	0.007822**
chr14_26337287_AD	-30	0.00045***
chr14_26337287_BD	-35	2.86E-05***
chr15_18029377_BC	-31	0.01631*
chr15_18029377_AD	-25	0.049087*
chr15_18029377_BD	-41	0.000213***
chr17_18833726_BC	-21	0.014694*
chr17_18833726_AD	14	0.083516
chr17_18833726_BD	3	0.742647
chr17_3661333_D	-18	0.002391**
chr7_2349688_D:chr15_18029377_BC	46	0.005757**
chr7_2349688_D:chr15_18029377_AD	19	0.281847
chr7_2349688_D:chr15_18029377_BD	28	0.078756

Table S4: Anova of HS_BF model

Locus	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
chr1_654117	18012	6003.9	3	184.84	8.6377	2.147e-05 ***
chr2_8529757	3254	3253.5	1	185.92	4.6808	0.031777 *
chr6_11776909	64308	21436	3	185.89	30.8396	3.152e-16 ***
chr7_304081	15558	5186	3	186.14	7.461	9.602e-05 ***
chr8_9908001	5540	5540.3	1	186.05	7.9707	0.005272 **
chr14_27332580	10037	3345.6	3	184.81	4.8133	0.002987 **

chr15_20288682	6566	6565.7	1	185.35	9.4459	0.002436 **
chr1_654117:chr2_8529757	2255	751.6	3	182.22	1.0813	0.3583517
chr1_654117:chr6_11776909	6721	746.7	9	175.82	1.0741	0.3841317
chr1_654117:chr7_304081	3835	426.1	9	176.22	0.6131	0.7849234
chr1_654117:chr8_9908001	1311	436.8	3	182.78	0.6285	0.597478
chr1_654117:chr14_27332580	3568	396.4	9	175.13	0.5703	0.8202109
chr1_654117:chr15_20288682	4578	1526.1	3	182.02	2.1959	0.0901005
chr2_8529757:chr15_20288682	229	228.9	1	184.02	0.3294	0.566723
chr2_8529757:chr14_27332580	5128	1709.5	3	183.18	2.4599	0.064209
chr2_8529757:chr8_9908001	6	6.1	1	184.7	0.0088	0.9253105
chr2_8529757:chr7_304081	4435	1478.4	3	183.15	2.1272	0.098328
chr2_8529757:chr6_11776909	660	219.9	3	182.41	0.3164	0.8135092
chr6_11776909:chr7_304081	2834	314.8	9	178.13	0.4529	0.904128
chr6_11776909:chr8_9908001	1786	595.2	3	182.77	0.8563	0.464881
chr6_11776909:chr14_27332580	7167	796.3	9	176.27	1.1457	0.3331449
chr6_11776909:chr15_20288682	2821	940.3	3	182.76	1.3528	0.2587997
chr7_304081:chr15_20288682	1203	400.9	3	182.78	0.5768	0.630987
chr7_304081:chr14_27332580	5187	576.4	9	176.02	0.8292	0.5900297
chr7_304081:chr8_9908001	4908	1635.9	3	183.49	2.3539	0.073578
chr8_9908001:chr14_27332580	1996	665.5	3	182.8	0.9573	0.414151
chr8_9908001:chr15_20288682	9	8.9	1	183.54	0.0128	0.9102204
chr14_27332580:chr15_20288682	5998	1999.4	3	182.37	2.1767	0.0774845

Table S5: Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_BF for the population in study. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allele	Allelic effect	p-value
AC	574	2.43e-14 ***
chr1_6457681_BC	3	0.308541
chr1_6457681_AD	1	0.689147
chr1_6457681_BD	18	6.53e-06 ***
chr2_8529757_B	-6	0.031777 *
chr6_11776909_BC	-26	5.43e-10 ***
chr6_11776909_AD	-10	0.015206 *
chr6_11776909_BD	-32	5.51e-15 ***
chr7_304081_BC	-1	0.72782
chr7_304081_AD	9	0.026290 *
chr7_304081_BD	13	0.000425 ***
chr8_9908001_B	7	0.005272 **
chr14_27332580_BC	13	0.000841 ***

chr14_27332580_AD	3	0.470825
chr14_27332580_BD	5	0.232739
chr15_20288682_B	8	0.002436 **

Table S6: Anova of HS_FV model

Locus	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
chr1_10231654	24834	8278	3	179	4.5349	0.004326 **
chr5_20888535	61901	20634	3	179.15	11.3038	7.935e-07 **
chr7_3382119	14712	4904	3	179.16	2.6865	0.048009 *
chr8_9908001	8252	8252	1	179.53	4.5207	0.034853 *
chr14_24228666	20447	6816	3	179.12	3.7339	0.012305 *
chr15_18029377	29300	9767	3	178.84	5.3506	0.001495 **
chr16_21787603	289471	289471	1	179.43	158.5811	< 2.2e-16 ***
chr18_34692890	17725	17725	1	179.28	9.7101	0.002135 **
chr17_9235618	25744	8581	3	179.1	4.7011	0.003482 **
chr1_10231654:chr5_20888535	12086	1343	9	170.12	0.7357	0.675789
chr1_10231654:chr7_3382119	7135	793	9	170.13	0.4344	0.915068
chr1_10231654:chr8_9908001	1904	635	3	175.99	0.3477	0.790847
chr1_10231654:chr14_24228666	8987	999	9	169.75	0.547	0.838438
chr1_10231654:chr15_18029377	13033	1448	9	169.79	0.7933	0.622883
chr1_10231654:chr16_21787603	5005	1668	3	176.35	0.914	0.435373
chr1_10231654:chr18_34692890	8087	2696	3	176.09	1.4767	0.222532
chr1_10231654:chr17_9235618	8929	992	9	169.73	0.5435	0.841142
chr5_20888535:chr17_9235618	7095	788	9	170.12	0.4319	0.916471
chr5_20888535:chr7_3382119	23818	2646	9	170.02	1.4498	0.17058
chr5_20888535:chr8_9908001	1852	617	3	176.36	0.3382	0.797731
chr5_20888535:chr14_24228666	16575	1842	9	170.32	1.009	0.434796
chr5_20888535:chr15_18029377	21500	2389	9	169.63	1.3087	0.235614
chr5_20888535:chr16_21787603	781	260	3	176.16	0.1427	0.934241
chr5_20888535:chr18_34692890	3811	1270	3	175.86	0.696	0.555676
chr7_3382119:chr17_9235618	19483	2165	9	170.21	1.186	0.3068389
chr7_3382119:chr8_9908001	5191	1730	3	176.11	0.9479	0.4187347
chr7_3382119:chr14_24228666	36695	4077	9	170.21	1.9338	0.0520873
chr7_3382119:chr15_18029377	10228	1136	9	169.71	0.6226	0.776758
chr7_3382119:chr16_21787603	8253	2751	3	176.11	1.5069	0.2144195
chr7_3382119:chr18_34692890	7500	2500	3	176.33	1.3696	0.253676
chr8_9908001:chr17_9235618	15360	5120	3	176.21	2.049	0.0712427
chr8_9908001:chr14_24228666	10072	3357	3	176.12	1.8392	0.141769
chr8_9908001:chr15_18029377	16855	5618	3	176.37	2.0781	0.0728945
chr8_9908001:chr16_21787603	7052	7052	1	177.84	3.163	0.0589191

chr8_9908001:chr18_34692890	646	646	1	178.01	0.3537	0.552794
chr14_24228666:chr18_34692890	14695	4898	3	176	2.2833	0.058266
chr14_24228666:chr17_9235618	9376	1042	9	169.68	0.5707	0.819826
chr14_24228666:chr15_18029377	12660	1407	9	170.01	0.7706	0.643696
chr14_24228666:chr16_21787603	4871	1624	3	176.26	0.8895	0.4477398
chr15_18029377:chr16_21787603	7259	2420	3	176.08	1.3256	0.26761
chr15_18029377:chr18_34692890	338	113	3	176.12	0.0618	0.979861
chr15_18029377:chr17_9235618	7809	868	9	169.88	0.4754	0.889727
chr16_21787603:chr18_34692890	730	730	1	178.04	0.3997	0.528057
chr16_21787603:chr17_9235618	1465	488	3	176.28	0.2676	0.848709
chr18_34692890:chr17_9235618	6900	2300	3	176.2	1.26	0.289678

Table S7: Estimated allelic effect of the detected SNP of three years on HS_FV for the population in study. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allele	Allelic effect	p-value
AC	1321	2.13e-14 ***
chr1_10231654_BC	-2	0.900238
chr1_10231654_AD	-35	0.044067 *
chr1_10231654_BD	38	0.042252 *
chr5_20888535_BC	64	9.82e-06 ***
chr5_20888535_AD	61	7.06e-05 ***
chr5_20888535_BD	82	3.29e-06 ***
chr7_3382119_BC	-24	1.31E-01
chr7_3382119_AD	-3	0.868196
chr7_3382119_BD	18	2.42E-01
chr8_9908001_B	-24	0.034853 *
chr14_24228666_BC	-14	0.411211
chr14_24228666_AD	-42	0.011941 *
chr14_24228666_BD	5	0.777491
chr15_18029377_BC	-50	0.002455 **
chr15_18029377_AD	-9	0.58569
chr15_18029377_BD	-47	0.001828 **
chr16_21787603_D	-138	< 2e-16 ***
chr18_34692890_B	-35	0.002135 **
chr17_9235618_BC	-65	0.000470 ***
chr17_9235618_AD	-48	0.005736 **
chr17_9235618_BD	-54	0.002478 **

Table S8: Allelic combination for late model genotype. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allele	Effect BB	Effect Flo	Effect Ver
AC	807	574	1321
LG1_BD	-2	+18	+38
LG2_AC			
LG4_BD	+25		
LG5_D	+54		+82
LG6_BD	+59	-32	
LG7_AC			
LG8_A			
LG9_C			
LG11_C			
LG14_AC			
LG15_AC			
LG16_C			
LG17_AC			
LG18_A			
LG7_AC: LG15_AC			
Total	943	560	1441

Table S9: Allelic combination for early model genotype. IJ119 (AB) x Divona (CD).

Allele	Effect BB	Effect Flo	Effect Ver
AC	807	574	1321
LG1_AD	-29	+2	-35
LG2_B		-6	
LG4_AD	-16		
LG5_AC			
LG6_AC			
LG7_D	-46	+12	-3
LG8_B	-17	+8	-24
LG9_D	-29		
LG11_B	-14		
LG14_AD	-30	+3	-42
LG15_BD	-41	+8	-47
LG16_D			-138
LG17_BC	-21		-65
LG18_B			-35
LG7_D: LG15_BD	+28		

Total	589	601	932
-------	-----	-----	-----

ANNEXE - Chapitre VII

Données supplémentaires de l'article "Electronic phenotyping is effective in detecting genetic loci associated with grapevine growth parameters"

Supplementary Table S2: Shapiro-Wilk test for normality

Trait	Vintage	W	p-value
Exposed leaf area	2019	0.97007	0.0007384***
	2020	0.98811	0.08709
	2021	0.98044	0.005931**
Chlorophyll content	2020	0.98863	0.1046
	2021	0.98814	0.08156
Apparent canopy volume at véraison	2020	0.99469	0.764
	2021	0.99303	0.5831
Voxel number before pruning (February)	2020	0.9914	0.294
	2021	0.99465	0.6812
Voxel number after pruning (March)	2020	0.99022	0.2012
	2021	0.96814	0.0001359***
Apparent pruning wood volume	2020	0.99085	0.2465
	2021	0.99545	0.8008
Pruning fresh weight	2020	0.9907	0.2347
	2021	0.98707	0.06406

Supplementary Table S1: coefficients of determination R^2 between variables. The relationships were positive and all statistically significant at $p < 10^{-9}$, unless specified.

Supplementary Table S1: coefficients of determination R^2 between variables. The relationships were positive and all statistically significant at $p < 10^{-9}$, unless specified.

	Exposed leaf area		Apparent canopy volume (LiDAR)		Pruning Weight		Apparent wood volume (LiDAR)		Chlorophyll content 2020
	2020	2021	2020	2021	2020	2021	2020	2021	
Exposed leaf area 2021	0.421								
Apparent canopy volume (LiDAR) summer 2020	0.790	0.428							
Apparent canopy volume (LiDAR) summer 2021	0.424	0.689	0.523						
Pruning Weight 2020	0.269	0.187	0.316	0.190					
Pruning Weight 2021	0.183	0.238	0.275	0.274	0.559				
Apparent wood volume (LiDAR) 2020	0.357	0.286	0.432	0.303	0.590	0.415			
Apparent wood volume (LiDAR) 2021	0.352	0.531	0.460	0.590	0.284	0.456	0.484		
Chlorophyll content 2020	0.02* ($R = -0.142$)	0.01 ^{ns}	0.000 ^{ns}	0.004 ^{ns}	0.012 ^{ns}	0.025*	0.005 ^{ns}	0.002 ^{ns}	
Chlorophyll content 2021	0.009 ^{ns}	0.007 ^{ns}	0.022*	0.007 ^{ns}	0.017 ^{ns}	0.032*	0.006 ^{ns}	0.02*	0.201

*= 0.01 < p < 0.05, ^{ns}: not significant

Supplementary Table S3: Main features of the genetic maps

Map	Divona	IJ119	Consensus
Linkage groups	19	19	19
Number of markers	20 093	19 930	28 207
Map length(cM)	1100	1105.3	1017.3
Mean distance(cM)	0.1	0.1	0.1
Max. distance (cM)	36.1	30.6	17.8

Tableau 1: Caractéristiques des QTL détectés pour le magnésium pétiolaires sur la carte consensus et les cartes parentales de la population '50025'.

Variable	LG	Saison	Carte	LOD p=0.05	LOD p=0.2	Position (cM)	LOD max	p-value
Mg pétiole	11	2020	IJ119	2.96	2.29	30.13	2.94	0.052*
		2021	IJ119	3.01	2.26	30.13	2.77	0.078*
	14	2020	IJ119	2.96	2.29	31.73	3.53	0.01**
		2021	IJ119	3.01	2.26	31.73	2.62	0.104*
	16	2020	IJ119	2.96	2.29	16	2.82	0.069*
		2021	IJ119	3.01	2.26	15	4.05	0.005**
		2021	Consensus	4.44	3.65	24.83	4	0.112*
	18	2020	IJ119	2.96	2.29	14.46	3.85	0.006**
		2020	Consensus	4.44	3.67	17.07	3.91	0.14*
		2021	IJ119	3.01	2.26	15.26	4.62	0.001**
2021		Consensus	4.44	3.65	17.27	5.07	0.016**	

ANNEXE - Chapitre IX

Données supplémentaires de l'article "Impact of the introgression of resistance loci on agro-oenological traits in grapevine hybrids"

Table S1: Characteristics of QTL detected on consensus genetic map of the population in study

	Variable	LG	Position (cM)	LOD $p=0.05$	LOD Max	% Var	CI- Prob=0.95	
							Genetic Pos (cM)	PN40024 (Mb)
Phenology	HS_B	1	57.43	4.41	15.32	14.73	56.4-60.8	21.08-22.9
		5	49.60	4.41	15.07	14.44	48.2-50	20.4-22.9
		6	37.15	4.41	17.57	17.36	30.9-37.2	9.04-15.58
		7	17.67	4.41	7.57	6.65	3.6-18.3	0.57-4.7
		9	38.40	4.41	4.85	4.13	0.4-39.4	3.09-23.5
		14	44.38	4.41	5.92	5.10	35.5-50.6	22.4-27.3
		17	4.02	4.41	4.72	4.01	0-11	0.04-4.46
	HS_BF	1	46.19	4.3	4.657	5.29	43.1-53	10.88-19
		6	39.36	4.3	14.88	19.03	26.51-43.6	7.72-19
		7	13.46	4.3	6.375	7.38	9.64-19.1	1.78-5.16
		8	24.50	4.3	5.932	6.84	10.84-31.9	10.67-15.59
	HS_FV	14	62.26	4.3	5.33	6.1	43.58-62.26	25.4-30.8
		1	38.56	4.50	6.24	5.23	29.52-41.37	6.87-10.21
		5	49.80	4.50	7.65	6.51	47.59-52.61	19.93-25.47
		8	18.63	4.50	6.70	5.65	10.84-28.11	10.67-14.59
		14	50.81	4.50	6.94	5.86	36.15-55.83	22.55-28.75
15		32.24	4.50	5.86	4.89	13.66-53.33	16.02-21.5	
Vigor	ELA	16	27.04	4.50	29.63	32.80	8.04-28.85	5.39-19.98
		1	19.88	4.513	4.76	9.06	11.8-41.2	3.09-10.1
	SPAD	10	39.56	4.513	5.62	10.8	38.4-39.6	22.7-23.7
		7	73.71	4.45	7.60	14.26	71.5-77.72	25.8-28.1
	PWW	13	23.70	4.45	5.15	9.40	5.42-41.57	0.6-16
		1	19.48	4.57	4.94	8.5	7.43-25.7	2.03-5.3
		9	1.21	4.57	5.55	9.6	0.4-7.03	2.93-4.98
	ALV	18	59.08	4.57	6.03	10.45	52-70.32	11.3-25.5
		1	38.96	4.35	9.17	15.94	7.43-41.57	2-10.2
		3	7.43	4.35	4.64	7.62	0-16.27	0.19-2.9
	AWV	10	38.56	4.35	8.97	15.56	36.95-39.56	17.8-23.7
		1	32.53	4.33	6.03	10.37	11.85-36.55	3.09-8.4
		9	2.21	4.33	4.32	7.28	0.8-10.04	3.13-6.05
	Pet_K	10	38.56	4.33	8.01	14.08	34.74-39.56	14.7-23.58
		6	20.28	4.46	5.37	9.6	12.45-31.73	4.7-10.8
	Pet_Mg	7	68.49	4.46	6.68	12.1	63.67-73.31	23.1-26.5
		18	17.2	4.44	4.66	9.8	6.23-26.31	0.93-7.5
	Pet_K/Mg	6	28.9	4.38	5.98	11.25	25.3-32.13	7.35-10.79
		7	68.8	4.38	4.1	7.53	65.67-77.52	23.6-28.08
	LeafY	10	37.35	4.46	7.09	10.9	33.54-38.36	12.77-22.77
16		27.04	4.46	4.60	7.9	4.22-32.46	12.93-21.82	
18		58.87	4.46	5.64	8.7	24.70-66.31	7.28-22.95	
SSr	1	24.90	4.4	13.89	20.55	11.8-32.3	3.08-7.4	
	5	43.18	4.4	9.60	13.51	35.1-46.1	11.2-19.4	

		6	22.09	4.4	6.07	8.19	12.8-29.32	4.7-8.4	
		18	9.24	4.4	4.92	6.56	0-18.4	4.4-5.9	
	<i>BBr</i>	3	16.47	4.39	6.02	10.53	14.6-19.6	2.7-3.4	
		17	10.44	4.39	4.93	8.5	0-25.75	0.07-6.8	
<i>Yield components</i>	<i>Fert_prim</i>	8	36.95	4.42	5.28	9.15	35.1-53.8	16.5-20.7	
		14	30.12	4.42	9.26	16.8	25.7-33.5	12-21.4	
	<i>Fert_tot</i>	14	30.12	4.49	7.95	16.4	25.7-35.5	12-22.4	
	<i>Clust_Nb</i>	1	39.96	4.37	6.17	10.99	37.5-48.4	8.6-17.7	
		14	46.59	4.37	8.29	15.12	32.7-56.6	21.5-29.2	
	<i>ClustW</i>	1	61.85	4.32	5.88	9.18	27.1-62.6	5.7-23.6	
		17	29.97	4.32	6.70	10.59	17.6-42	6.2-10.5	
		18	58.07	4.32	6.95	11.03	54.2-59.8	11.8-13.1	
	<i>GBW/GBV</i>	1	42.57	4.4	8.08	8.57	39-51.2	9.3-18.8	
		8	24.50	4.4	8.95	9.6	13.4-27.5	11.8-14.4	
		11	4.42	4.4	7.88	8.34	0-24.3	2.8-7.7	
		14	44.18	4.4	8.31	8.85	36.5-54	22.5-28.3	
		17	25.35	4.4	12.31	13.73	17.7-28.8	6.2-8	
	<i>BW/BV</i>	1	56.43	4.46	5.97	5.63	51.2-60.4	18.8-22.3	
		8	19.08	4.46	10.45	10.4	13.2-20.2	11.8-13.4	
		11	23.17	4.46	12.69	12.96	20.3-25.3	6.4-7.9	
		14	40.17	4.46	10.96	10.97	35.7-52.2	22.5-27.9	
		17	15.66	4.46	4.70	4.37	14.4-32.3	5.5-9	
		18	62.89	4.46	8.53	8.29	59.8-69	13.1-23.8	
	<i>FruitSet</i>	13	10.64	4.38	5.5	11.7	4.21-30	0.5-8	
	<i>ClustComp</i>	11	16.14	4.3	4.75	8.94	7.6-31	4.9-10	
		12	16.87	4.3	4.3	8.1	10.5-22.8	6.6-16.3	
	<i>Berry composition</i>	<i>B_IR</i>	1	25.70	4.48	4.84	6.40	6.8-62.6	1.8-23.6
			9	1.41	4.48	8.23	11.3	1.2-3.6	3.3-4.1
			16	28.45	4.48	8.74	12.0	8.04-29.05	5.39-20
			17	4.02	4.48	4.96	6.50	0-13.25	0.07-5.2
		18	58.07	4.48	5.10	6.70	52.8-63.1	11.4-14.6	
<i>GB_pH</i>		5	13.45	4.37	6.44	9.46	6.23-47.19	2.4-19.69	
		13	50.81	4.37	4.95	7.15	36.95-62.06	13.09-27.96	
		14	34.74	4.37	7.76	11.58	14.86-45.19	6.4-25.85	
		18	53.65	4.37	6.84	10.09	50.84-58.07	11.24-12.49	
<i>B_pH</i>		1	41.97	4.39	4.97	11.15	5-44.38	0.47-11.53	
		6	1.41	4.39	4.27	7.6	0.6-8.43	0.57-3.46	
		15	2.21	4.39	4.81	8.04	0-31.44	0.57-16.83	
<i>B_TA</i>		6	1.21	4.45	4.58	7.24	0-11.05	0.53-4.2	
		14	33.34	4.45	6.45	10.43	12.85-42.78	4.74-25.47	
		17	4.42	4.45	7.61	12.46	1.41-10.4	1.24-4.29	
<i>GB_Mal</i>		5	15.00	4.41	5.28	8.6	3.82-46.19	0.78-19.30	
		13	7.23	4.41	8.93	15.18	5.42-10.24	0.68-2.78	
<i>B_Mal</i>		6	21.09	4.37	4.37	9.17	1.21-43.38	0.87-18.98	
<i>B_Tar</i>		17	2.21	4.32	4.34	9.21	0-30.28	0.007-17.2	
<i>B_Tar/Mal</i>		6	22.29	4.21	4.67	10	8.03-38.16	3.29-16.85	
<i>GB_K</i>		6	23.50	4.4	4.49	8.75	15.86-40.77	5.31-18.04	
		11	25.38	4.4	5.13	10.07	3.61-27.99	2.6-8.5	
<i>B_K</i>		9	0.40	4.44	6.14	11.70	0.4-2.2	2.93-3.65	
		17	2.61	4.44	5.09	9.59	0-3.41	0.007-17.2	
<i>GB_YAN</i>		17	11.45	4.47	7.00	10.08	7.43-15.46	3.1-5.79	
<i>GB_NH4</i>		3	37.36	4.37	6.62	11.11	16.87-45.39	3.03-9.44	
	14	33.94	4.37	5.33	8.83	28.31-36.14	19.23-22.55		
	17	10.84	4.37	6.78	11.4	7.43-15.46	3.1-5.79		

Table S2: Characteristics of QTL of K/Mg detected on IJ119 genetic map.

Variable	LG	Lod à $p=0.05$	Lod max	Position (cM)	IC à $P=0.95$		% Var
					cM	Mbp	
K/Mg_2Y	6	2.84	6.11	21.69	4.82-26.11	4.84-15.43	11.33
	10	2.84	3.98	6.02	2.81-12.04	9.92-14.71	7.20
	14	2.84	3.29	25.31	9.65-37.36	0.98-22.33	5.91

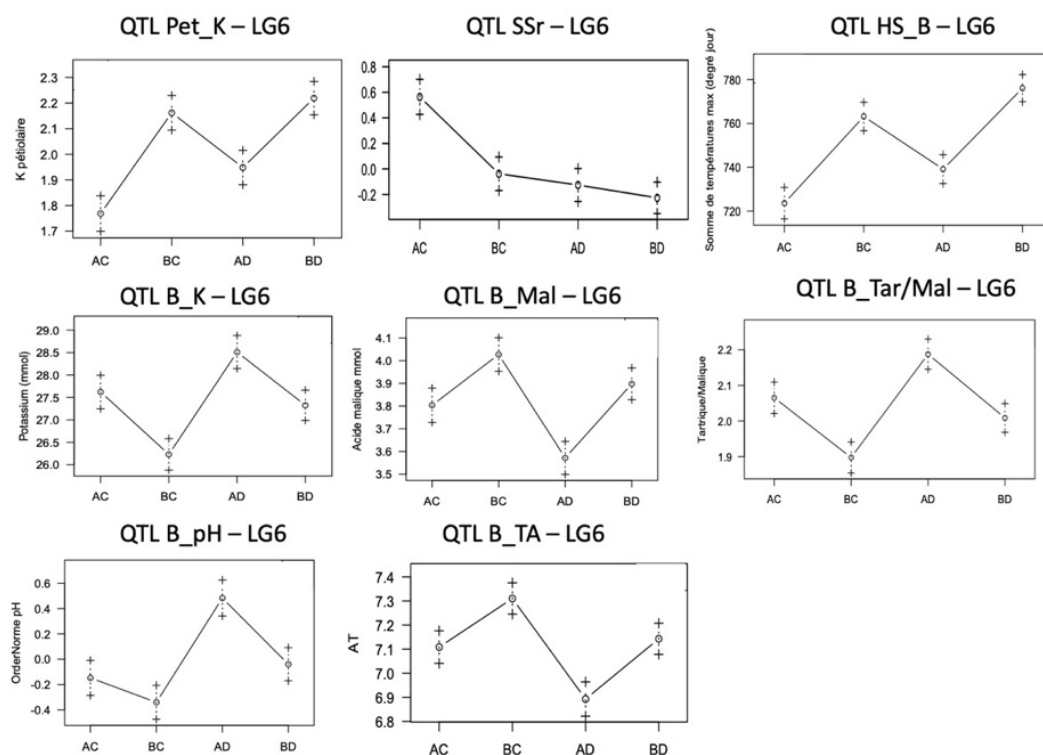


Figure S1: Allele effect of QTLs on LG6. AB (IJ119) x CD (Divona).

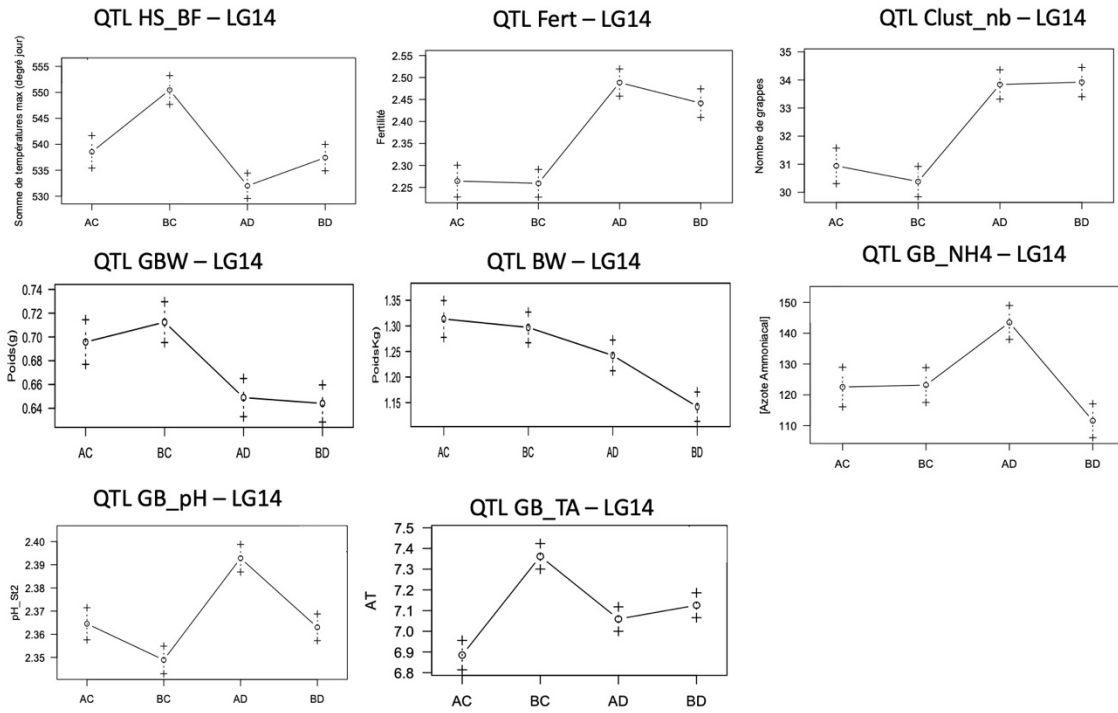


Figure S2: Allele effect of QTLs on LG14. AB (IJ119) x CD (Divona).

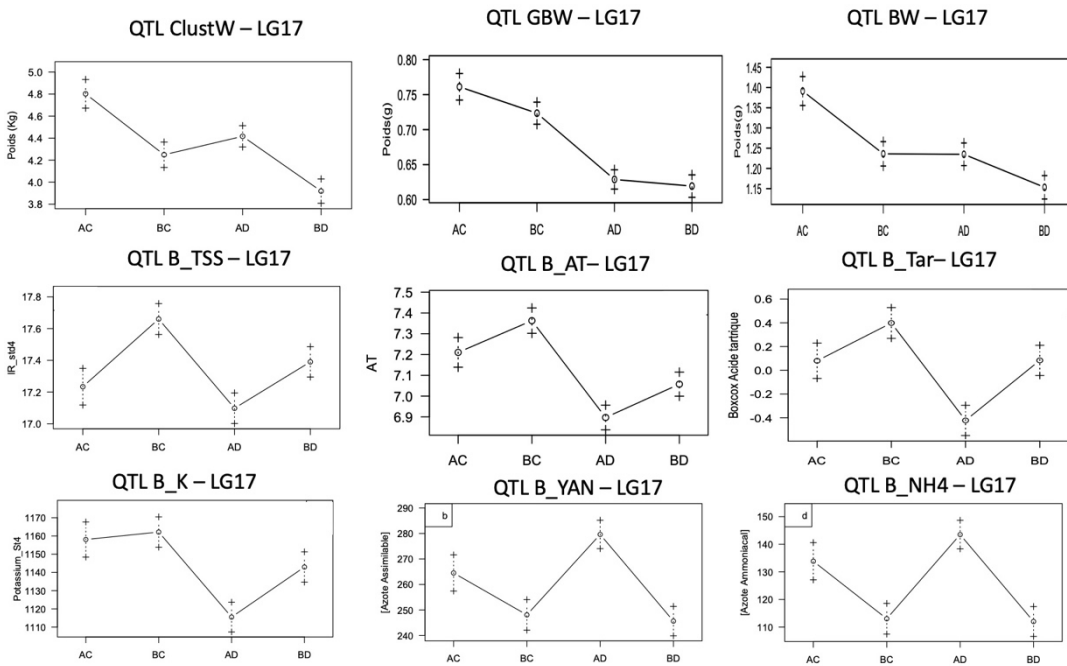


Figure S3: Allele effect of QTLs on LG17. AB (IJ119) x CD (Divona).

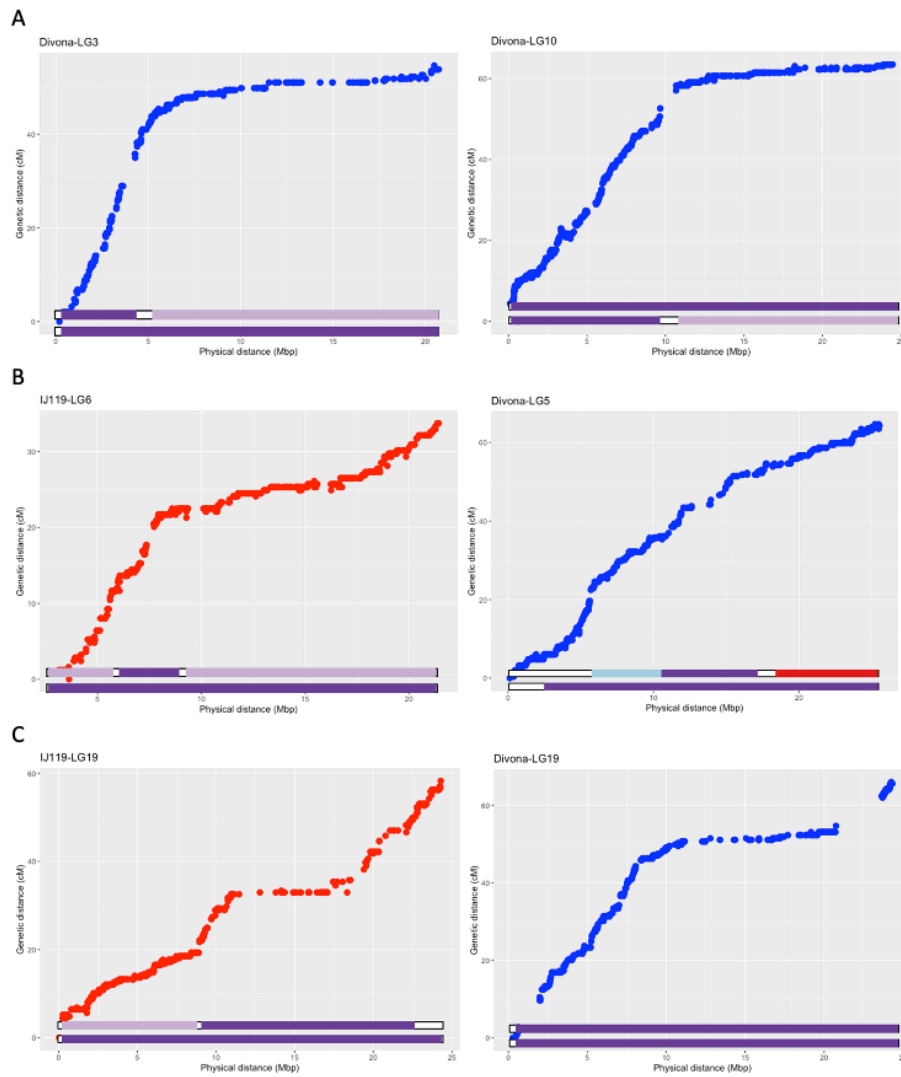


Figure S4: Variation of genetic distance depending on physical distance of markers on parental maps. LG 6 & 19 on IJ119 in red. LG3, 5, 10 & 19 on Divona in blue. Bars below the graph show the origin of haplotypic blocks. Blue= *V. aestivalis*, Pink= *V. amurensis*, Red= *V. labrusca*, Orange = *V. rotundifolia*, Yellow = *V. coignetiae*, light Purple= Ripariae (*V. riparia* / *V. rupestris*), Purple = *V. vinifera*, white= Undetermined.

REFERENCE

- Agrios, G. (1997). Identification of a previously unknown disease. *Plant pathology*. 4th ed. Academic Press, San Diego, CA, 39-40.
- Akkurt, M., Welter, L., Maul, E., Töpfer, R., & Zyprian, E. (2007). Development of SCAR markers linked to powdery mildew (*Uncinula necator*) resistance in grapevine (*Vitis vinifera* L. and *Vitis* sp.). *Molecular Breeding*, 19(2), 103-111.
- Alston, J. M., & Sambucci, O. (2019). Grapes in the World Economy. In D. Cantu & M. A. Walker (Eds.), *The Grape Genome* (pp. 1-24). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18601-2_1
- Bacilieri, R., Lacombe, T., Le Cunff, L., Di Vecchi-Staraz, M., Laucou, V., Genna, B., Peros, J. P., This, P., & Boursiquot, J. M. (2013). Genetic structure in cultivated grapevines is linked to geography and human selection. *Bmc Plant Biology*, 13, 14, Article 25. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-25>
- Baggiolini, M. (1952). Les stades repères dans le développement de la vigne et leur utilisation pratique, Station Féd. *Essais Agric.*, Lausanne.
- Ban, Y., Mitani, N., Sato, A., Kono, A., & Hayashi, T. (2016). Genetic dissection of quantitative trait loci for berry traits in interspecific hybrid grape (*Vitis labruscana* × *Vitis vinifera*). *Euphytica*, 211(3), 295-310. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1737-8>
- Barba, P., Cadle-Davidson, L., Harriman, J., Glaubitz, J. C., Brooks, S., Hyma, K., & Reisch, B. (2014). Grapevine powdery mildew resistance and susceptibility loci identified on a high-resolution SNP map. *Theor Appl Genet*, 127(1), 73-84. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2202-x>
- Barbeau, G., Cadot, Y., & Neau, F. (2004). Détermination du degré de maturité des baies de raisin blanc (*Vitis vinifera* L. cv. Chenin) par des mesures physiques. International Conference on Viticultural Zoning.
- Barker, C. L., Donald, T., Pauquet, J., Ratnaparkhe, M. B., Bouquet, A., Adam-Blondon, A. F., Thomas, M. R., & Dry, I. (2005). Genetic and physical mapping of the grapevine powdery mildew resistance gene, Run1, using a bacterial artificial chromosome library. *Theoretical and Applied Genetics*, 111(2), 370-377. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2030-8>
- Battilana, J., Costantini, L., Emanuelli, F., Sevini, F., Segala, C., Moser, S., Velasco, R., Versini, G., & Grando, M. S. (2009). The 1-deoxy-d-xylulose 5-phosphate synthase gene co-localizes with a major QTL affecting monoterpene content in grapevine. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(4), 653-669. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0927-8>
- Battilana, J., Emanuelli, F., Gambino, G., Gribaudo, I., Gasperi, F., Boss, P. K., & Grando, M. S. (2011). Functional effect of grapevine 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase substitution K284N on Muscat flavour formation. *Journal of Experimental Botany*, 62(15), 5497-5508.
- Bayo-Canha, A., Costantini, L., Fernández-Fernández, J., Martínez-Cutillas, A., & Ruiz-García, L. (2019). QTLs Related to Berry Acidity Identified in a Wine Grapevine Population Grown in Warm Weather. *Plant Molecular Biology Reporter*, 37(3), 157-169. <https://doi.org/10.1007/s11105-019-01145-6>
- Bayo-Canha, A., Fernández-Fernández, J. I., Martínez-Cutillas, A., & Ruiz-García, L. (2012). Phenotypic segregation and relationships of agronomic traits in Monastrell × Syrah wine grape progeny. *Euphytica*, 186(2), 393-407.

- Bell, S. J., & Henschke, P. A. (2005). Implications of nitrogen nutrition for grapes, fermentation and wine. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11(3), 242-295.
- Bellin, D., Peressotti, E., Merdinoglu, D., Wiedemann-Merdinoglu, S., Adam-Blondon, A. F., Cipriani, G., Morgante, M., Testolin, R., & Di Gaspero, G. (2009). Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine 'Bianca' is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. *Theor Appl Genet*, 120(1), 163-176. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1167-2>
- Bertin, N. (2005). Analysis of the tomato fruit growth response to temperature and plant fruit load in relation to cell division, cell expansion and DNA endoreduplication. *Annals of Botany*, 95(3), 439-447.
- Bhattarai, G., Fennell, A., Londo, J. P., Coleman, C., & Kovacs, L. G. (2021). A Novel Grape Downy Mildew Resistance Locus from *Vitis rupestris*. *American Journal of Enology and Viticulture*, 72(1), 12-20. <https://doi.org/10.5344/ajev.2020.20030>
- Bindon, K., Varela, C., Kennedy, J., Holt, H., & Herderich, M. (2013). Relationships between harvest time and wine composition in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon 1. Grape and wine chemistry. *Food Chemistry*, 138(2-3), 1696-1705. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.09.146>
- Bindon, K. A., Dry, P. R., & Loveys, B. R. (2008). The Interactive Effect of Pruning Level and Irrigation Strategy on Grape Berry Ripening and Composition in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 29(2), 71-78.
- Blaich, R., Stein, U., & Wind, R. (1984). Perforations in the cuticle of grape berries as a morphological factor of resistance to *Botrytis*. *Vitis*, 23(4), 242-256.
- Blanc, S., Wiedemann-Merdinoglu, S., Dumas, V., Mestre, P., & Merdinoglu, D. (2012). A reference genetic map of *Muscadinia rotundifolia* and identification of Ren5, a new major locus for resistance to grapevine powdery mildew. *Theor Appl Genet*, 125(8), 1663-1675. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1942-3>
- Blasi, P., Blanc, S., Wiedemann-Merdinoglu, S., Prado, E., Ruhl, E. H., Mestre, P., & Merdinoglu, D. (2011). Construction of a reference linkage map of *Vitis amurensis* and genetic mapping of *Rpv8*, a locus conferring resistance to grapevine downy mildew. *Theor Appl Genet*, 123(1), 43-53. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1565-0>
- Bondada, B., Harbertson, E., Shrestha, P. M., & Keller, M. (2017). Temporal extension of ripening beyond its physiological limits imposes physical and osmotic challenges perturbing metabolism in grape (*Vitis vinifera* L.) berries. *Scientia Horticulturae*, 219, 135-143.
- Bormann, C. A., Rickert, A. M., Ruiz, R. A. C., Paal, J., Lubeck, J., Strahwald, J., Buhr, K., & Gebhardt, C. (2004). Tagging quantitative trait loci for maturity-corrected late blight resistance in tetraploid potato with PCR-based candidate gene markers. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(10), 1126-1138. <https://doi.org/10.1094/mpmi.2004.17.10.1126>
- Boss, P. K., Buckeridge, E. J., Poole, A., & Thomas, M. R. (2003). New insights into grapevine flowering. *Functional Plant Biology*, 30(6), 593-606.
- Boss, P. K., & Thomas, M. R. (2000). Tendrils, inflorescences and fruitfulness: a molecular perspective. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6(2), 168-174.
- Boulton, R. (1980). The relationships between total acidity, titratable acidity and pH in wine. *American Journal of Enology and Viticulture*, 31(1), 76-80.

- Bouquet, A. (2009). Réductions des intrants phytosanitaires: les variétés de vignes résistantes aux parasites: vieille histoire ou nouvelles perspectives? *Le Progrès agricole et viticole*, 126(10), 234-243.
- Brendel, O., Pot, D., Plomion, C., Rozenberg, P., & Guehl, J. M. (2002). Genetic parameters and QTL analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and ring width in maritime pine. *Plant, cell & environment*, 25(8), 945-953.
- Brice, C., Sanchez, I., Bigey, F., Legras, J.-L., & Blondin, B. (2014). A genetic approach of wine yeast fermentation capacity in nitrogen-starvation reveals the key role of nitrogen signaling. *BMC Genomics*, 15(1), 1-14.
- Broman, K. W., Wu, H., Sen, S., & Churchill, G. A. (2003). R/qtl: QTL mapping in experimental crosses. *Bioinformatics*, 19(7), 889-890. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg112>
- Brommonschenkel, S. H., Frary, A., Frary, A., & Tanksley, S. D. (2000). The broad-spectrum tospovirus resistance gene Sw-5 of tomato is a homolog of the root-knot nematode resistance gene Mi. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13(10), 1130-1138.
- Brouwer, D. J., & St Clair, D. A. (2004). Fine mapping of three quantitative trait loci for late blight resistance in tomato using near isogenic lines (NILs) and sub-NILs. *Theoretical and Applied Genetics*, 108(4), 628-638. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1469-8>
- Brown, J. K. (2002). Yield penalties of disease resistance in crops. *Curr Opin Plant Biol*, 5(4), 339-344. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(02\)00270-4](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00270-4)
- Brun, H., Chèvre, A. M., Fitt, B. D., Powers, S., Besnard, A. L., Ermel, M., Huteau, V., Marquer, B., Eber, F., & Renard, M. (2010). Quantitative resistance increases the durability of qualitative resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *New Phytologist*, 185(1), 285-299.
- Cabezas, J. A., Cervera, M. T., Ruiz-Garcia, L., Carreno, J., & Martinez-Zapater, J. M. (2006). A genetic analysis of seed and berry weight in grapevine. *Genome*, 49(12), 1572-1585. <https://doi.org/10.1139/g06-122>
- Cabezas, J. A., Ibanez, J., Lijavetzky, D., Velez, D., Bravo, G., Rodriguez, V., Carreno, I., Jermakow, A. M., Carreno, J., Ruiz-Garcia, L., Thomas, M. R., & Martinez-Zapater, J. M. (2011). A 48 SNP set for grapevine cultivar identification. *Bmc Plant Biology*, 11, 12, Article 153. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-153>
- Cadle-Davidson, L., Londo, J., Martinez, D., Sapkota, S., & Gutierrez, B. (2019). From phenotyping to phenomics: Present and future approaches in grape trait analysis to inform grape gene function. In *The Grape Genome* (pp. 199-222). Springer.
- Canady, M. A., Ji, Y., & Chetelat, R. T. (2006). Homeologous recombination in *Solanum lycopersicoides* introgression lines of cultivated tomato. *Genetics*, 174(4), 1775-1788.
- Canaguier, A., Grimplet, J., Di Gaspero, G., Scalabrin, S., Duchêne, E., Choisne, N., Mohellibi, N., Guichard, C., Rombauts, S., Le Clainche, I., Berard, A., Chauveau, A., Bounon, R., Rustenholz, C., Morgante, M., Le Paslier, M. C., Brunel, D., & Adam-Blondon, A. F. (2017). A new version of the grapevine reference genome assembly (12X.v2) and of its annotation (VCost.v3). *Genom Data*, 14, 56-62. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2017.09.002>
- Cannell, M., & Smith, R. (1983). Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of applied ecology*, 951-963.

- Carmona, M. J., Calonje, M., & Martinez-Zapater, J. M. (2007). The FT/TFL1 gene family in grapevine. *Plant Molecular Biology*, 63(5), 637-650. <https://doi.org/10.1007/s11103-006-9113-z>
- Carolus, M. (1970). *Recherches sur l'organogénèse et l'évolution morphologique du bourgeon latent de la Vigne (Vitis vinifera L. var. Merlot)*. Université de Bordeaux.
- Carrier, G., Huang, Y. F., Le Cunff, L., Fournier-Level, A., Vialet, S., Souquet, J. M., Cheyrier, V., Terrier, N., & This, P. (2013). Selection of candidate genes for grape proanthocyanidin pathway by an integrative approach. *Plant Physiology and Biochemistry*, 72, 87-95. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.04.014>
- Castellarin, S., Bavaresco, L., Falginella, L., Gonçalves, M., Di Gaspero, G., Gerós, H., Chaves, M., & Delrot, S. (2014). Phenolics in grape berry and key antioxidants. *The Biochemistry of the grape berry*, 22, 89-110.
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. A. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Mol Ecol*, 22(11), 3124-3140. <https://doi.org/10.1111/mec.12354>
- Causse, M., Saliba-Colombani, V., Lecomte, L., Duffe, P., Rousselle, P., & Buret, M. (2002). QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2089-2098.
- Causse, M. A., Fulton, T. M., Cho, Y. G., Ahn, S. N., Chunwongse, J., Wu, K., Xiao, J., Yu, Z., Ronald, P. C., & Harrington, S. E. (1994). Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 138(4), 1251-1274.
- Champagnol, F. (1984). *Éléments de physiologie de la vigne et de viticulture générale*.
- Charrier, G., Delzon, S., Domec, J. C., Zhang, L., Delmas, C. E. L., Merlin, I., Corso, D., King, A., Ojeda, H., Ollat, N., Prieto, J. A., Scholach, T., Skinner, P., van Leeuwen, C., & Gambetta, G. A. (2018). Drought will not leave your glass empty: Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances*, 4(1), 9, Article eaao6969. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao6969>
- Charrier, G., Torres-Ruiz, J. M., Badel, E., Burlett, R., Choat, B., Cochard, H., Delmas, C. E., Domec, J.-C., Jansen, S., & King, A. (2016). Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension. *Plant Physiology*, 172(3), 1657-1668.
- Chen, J., Wang, N., Fang, L. C., Liang, Z. C., Li, S. H., & Wu, B. H. (2015). Construction of a high-density genetic map and QTLs mapping for sugars and acids in grape berries. *Bmc Plant Biology*, 15, 14, Article 28. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0428-2>
- Chitwood-Brown, J., Vallad, G. E., Lee, T. G., & Hutton, S. F. (2021). Characterization and elimination of linkage-drag associated with Fusarium wilt race 3 resistance genes. *Theor Appl Genet*, 134(7), 2129-2140. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03810-5>
- Clark, R. M., Linton, E., Messing, J., & Doebley, J. F. (2004). Pattern of diversity in the genomic region near the maize domestication gene tb1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(3), 700-707.
- Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., & Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in ecology & evolution*, 22(7), 357-365.
- Clingeffer, P., & Davis, H. (2022). Assessment of phenology, growth characteristics and berry composition in a hot Australian climate to identify wine cultivars adapted to climate change. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 28(2), 255-275.

- Cochetel, N., Minio, A., Massonnet, M., Vondras, A. M., Figueroa-Balderas, R., & Cantu, D. (2021). Diploid chromosome-scale assembly of the *Muscadinia rotundifolia* genome supports chromosome fusion and disease resistance gene expansion during *Vitis* and *Muscadinia* divergence. *G3*, *11*(4).
- Coleman, C., Copetti, D., Cipriani, G., Hoffmann, S., Kozma, P., Kovacs, L., Morgante, M., Testolin, R., & Di Gaspero, G. (2009). The powdery mildew resistance gene REN1 co-segregates with an NBS-LRR gene cluster in two Central Asian grapevines. *BMC Genet*, *10*, 89. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-10-89>
- Collins, A., Milbourne, D., Ramsay, L., Meyer, R., Chatot-Balandras, C., Oberhagemann, P., De Jong, W., Gebhardt, C., Bonnel, E., & Waugh, R. (1999). QTL for field resistance to late blight in potato are strongly correlated with maturity and vigour. *Molecular Breeding*, *5*(5), 387-398.
- Contassot, E., Seibel, G., & Couderc, G. (2007). Les inventeurs d'hybrides au secours du vignoble. *Cahier de Mémoire d'Ardèche et Temps Présent n*, *95*, 2.
- CooMbe, B. G., & McCarthy, M. (2000). Dynamics of grape berry growth and physiology of ripening. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *6*(2), 131-135.
- Correa, J., Ravest, G., Laborie, D., Mamani, M., Torres, E., Munoz, C., Pinto, M., & Hinrichsen, P. (2015). Quantitative trait loci for the response to gibberellic acid of berry size and seed mass in tablegrape (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *21*(3), 496-507. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12141>
- Costantini, L., Battilana, J., Lamaj, F., Fanizza, G., & Grando, M. S. (2008). Berry and phenology-related traits in grapevine (*Vitis vinifera* L.): From Quantitative Trait Loci to underlying genes. *Bmc Plant Biology*, *8*, 17, Article 38. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-38>
- Coupel-Ledru, A., Lebon, E., Christophe, A., Doligez, A., Cabrera-Bosquet, L., Pechier, P., Hamard, P., This, P., & Simonneau, T. (2014). Genetic variation in a grapevine progeny (*Vitis vinifera* L. cvs GrenachexSyrah) reveals inconsistencies between maintenance of daytime leaf water potential and response of transpiration rate under drought. *J Exp Bot*, *65*(21), 6205-6218. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru228>
- Coupel-Ledru, A., Lebon, E., Christophe, A., Gallo, A., Gago, P., Pantin, F., Doligez, A., & Simonneau, T. (2016). Reduced nighttime transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(32), 8963-8968. <https://doi.org/10.1073/pnas.1600826113>
- Cuccia, C., Bois, B., Richard, Y., Parker, A. K., Garcia De Cortazar-Atauri, I., Vav Leeuwen, C., & Castel, T. (2014). Phenological model performance to warmer conditions: application to Pinot Noir in Burgundy. *J. Int. Sci. Vigne Vin*(48), 169-178. <https://doi.org/doi.org/10.20870/oeno-one.2014.48.3.1572>
- Dai, Z., Wu, H., Baldazzi, V., Van Leeuwen, C., Bertin, N., Gautier, H., Wu, B., Duchêne, E., Gomès, E., & Delrot, S. (2016). Inter-species comparative analysis of components of soluble sugar concentration in fleshy fruits. *Frontiers in Plant Science*, *7*, 649.
- Dai, Z. W., Ollat, N., Gomès, E., Decroocq, S., Tandonnet, J.-P., Bordenave, L., Pieri, P., Hilbert, G., Kappel, C., van Leeuwen, C., Vivin, P., & Delrot, S. (2011). Ecophysiological, Genetic, and Molecular Causes of Variation in Grape Berry Weight and Composition: A Review. *American Journal of Enology and Viticulture*, *62*(4), 413-425. <https://doi.org/10.5344/ajev.2011.10116>

- Dalbo, M. A., Ye, G. N., Weeden, N. F., Wilcox, W. F., & Reisch, B. I. (2001). Marker-assisted selection for powdery mildew resistance in grapes. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 126(1), 83-89. <https://doi.org/10.21273/jashs.126.1.83>
- Danan, S., Veyrieras, J. B., & Lefebvre, V. (2011). Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *Bmc Plant Biology*, 11, Article 16. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-16>
- Darsow, U. (2014). *Pre-breeding and breeding of potatoes for quantitative resistance to Phytophthora infestans on foliage and tubers and for different utilization*.
- Dayer, S., Herrera, J. C., Dai, Z., Burlett, R., Lamarque, L. J., Delzon, S., Bortolami, G., Cochard, H., & Gambetta, G. A. (2020). The sequence and thresholds of leaf hydraulic traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 71(14), 4333-4344.
- Dayer, S., Lamarque, L. J., Burlett, R., Bortolami, G., Delzon, S., Herrera, J. C., Cochard, H., & Gambetta, G. A. (2022). Model-assisted ideotyping reveals trait syndromes to adapt viticulture to a drier climate. *Plant Physiology*, 190(3), 1673-1686.
- Delame, M. (2017). *Recombinaison génétique et transmission de caractères morphologiques, phénologiques et métaboliques dans les hybrides interspécifiques entre Vitis vinifera et Muscadinia rotundifolia* Strasbourg.
- Delame, M., Prado, E., Blanc, S., Robert-Siegwald, G., Schneider, C., Mestre, P., Rustenholz, C., & Merdinoglu, D. (2019). Introgression reshapes recombination distribution in grapevine interspecific hybrids. *Theor Appl Genet*, 132(4), 1073-1087. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3260-x>
- Delfino, P., Zenoni, S., Imanifard, Z., Tornielli, G. B., & Bellin, D. (2019). Selection of candidate genes controlling veraison time in grapevine through integration of meta-QTL and transcriptomic data. *BMC Genomics*, 20(1), 739. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6124-0>
- Den Boer, E., Zhang, N. W., Pelgrom, K., Visser, R. G., Niks, R. E., & Jeuken, M. J. (2013). Fine mapping quantitative resistances to downy mildew in lettuce revealed multiple sub-QTLs with plant stage dependent effects reducing or even promoting the infection. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(12), 2995-3007.
- Destrac-Irvine, A., Barbeau, G., de Resseguier, L., Dufourcq, T., Dumas, V., de Cortazar-Atauri, I. G., Ojeda, H., Saurin, N., van Leeuwen, C., & Duchêne, É. (2019). Measuring the phenology to more effectively manage the vineyard: This technical sheet was realized within the framework of the Inra project "Perphéclim", financed the métaprogramme national Inra ACCAF" Adaptation of agriculture and forestry to climate change". Original language of the article: French. *IVES Technical Reviews, vine and wine*.
- Di Gaspero, G., Copetti, D., Coleman, C., Castellarin, S. D., Eibach, R., Kozma, P., Lacombe, T., Gambetta, G., Zvyagin, A., Cindric, P., Kovacs, 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. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1703-8>
- Di Gaspero, G., & Foria, S. (2015). Molecular grapevine breeding techniques. In *Grapevine breeding programs for the wine industry* (pp. 23-37). Elsevier.
- Diaz-Riquelme, J., Martinez-Zapater, J. M., & Carmona, M. J. (2014). Transcriptional Analysis of Tendril and Inflorescence Development in Grapevine (*Vitis vinifera* L.). *PLoS One*, 9(3), 12, Article e92339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092339>

- Divilov, K., Barba, P., Cadle-Davidson, L., & Reisch, B. I. (2018). Single and multiple phenotype QTL analyses of downy mildew resistance in interspecific grapevines. *Theor Appl Genet*, 131(5), 1133-1143. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3065-y>
- Djennane, S., Prado, E., Dumas, V., Demangeat, G., Gersch, S., Alais, A., Gertz, C., Beuve, M., Lemaire, O., & Merdinoglu, D. (2021). A single resistance factor to solve vineyard degeneration due to grapevine fanleaf virus. *Communications biology*, 4(1), 1-8.
- Doligez, A., Audiot, E., Baumes, R., & This, P. (2006). QTLs for muscat flavor and monoterpenic odorant content in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Molecular Breeding*, 18(2), 109-125. <https://doi.org/10.1007/s11032-006-9016-3>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Dias, S., Grolier, M., Ballester, J.-F., Bouquet, A., & This, P. (2010). QTLs for fertility in table grape (*Vitis vinifera* L.). *Tree Genetics & Genomes*, 6(3), 413-422. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0259-0>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Farnos, M., Grolier, M., Romieu, C., Esnault, F., Dias, S., Berger, G., Francois, P., Pons, T., Ortigosa, P., Roux, C., Houel, C., Laucou, V., Bacilieri, R., Peros, J. P., & This, P. (2013). New stable QTLs for berry weight do not colocalize with QTLs for seed traits in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Bmc Plant Biology*, 13, 16, Article 217. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-217>
- Doligez, A., Bertrand, Y., Gago, P., Grolier, M., Berger, G., Ballester, J., Flutre, T., Dias, S., This, P., & Péros, J. (2018). *Twelve new QTLs for phenological traits in Vitis vinifera L.* 12. International Conference on Grapevine Breeding and Genetics, Montpellier, France. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01857674>
- Doligez, A., Bouquet, A., Danglot, Y., Lahogue, F., Riaz, S., Meredith, C. P., Edwards, K. J., & This, P. (2002). Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera* L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(5), 780-795. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0951-z>
- Downey, M. O., Dokoozlian, N. K., & Krstic, M. P. (2006). Cultural practice and environmental impacts on the flavonoid composition of grapes and wine: a review of recent research. *American Journal of Enology and Viticulture*, 57(3), 257-268.
- Droulia, F., & Charalampopoulos, I. (2021). Future Climate Change Impacts on European Viticulture: A Review on Recent Scientific Advances. *Atmosphere*, 12(4). <https://doi.org/10.3390/atmos12040495>
- Duchêne, E. (2016). How can grapevine genetics contribute to the adaptation to climate change? *OENO One*, 50(3), 113-124.
- Duchêne, E. (2015). *Une exploration des possibilités génétiques pour l'adaptation de la vigne au changement climatique*. Université de Strasbourg.
- Duchêne, E., Butterlin, G., Claudel, P., Dumas, V., Jaegli, N., & Merdinoglu, D. (2009). A grapevine (*Vitis vinifera* L.) deoxy-d-xylulose synthase gene colocates with a major quantitative trait loci for terpenol content. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(3), 541-552. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0919-8>
- Duchêne, E., Butterlin, G., Dumas, V., & Merdinoglu, D. (2012a). Towards the adaptation of grapevine varieties to climate change: QTLs and candidate genes for developmental stages. *Theor Appl Genet*, 124(4), 623-635. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1734-1>
- Duchêne, E., Dumas, V., Butterlin, G., Jaegli, N., Rustenholz, C., Chauveau, A., Berard, A., Le Paslier, M. C., Gaillard, I., & Merdinoglu, D. (2020). Genetic variations of acidity in grape berries are controlled by the interplay between organic acids and potassium. *Theor Appl Genet*, 133(3), 993-1008. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03524-9>

- Duchêne, E., Dumas, V., Jaegli, N., & Merdinoglu, D. (2012b). Deciphering the ability of different grapevine genotypes to accumulate sugar in berries. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 18(3), 319-328. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2012.00194.x>
- Duchêne, E., Dumas, V., Jaegli, N., & Merdinoglu, D. (2014). Genetic variability of descriptors for grapevine berry acidity in Riesling, Gewürztraminer and their progeny. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 20(1), 91-99. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12051>
- Duchêne, E., Huard, F., Dumas, V., Schneider, C., & Merdinoglu, D. (2010). The challenge of adapting grapevine varieties to climate change. *Climate Research*, 41(3), 193-204. <https://doi.org/10.3354/cr00850>
- Duchêne, E., & Schneider, C. (2005). Grapevine and climatic changes: a glance at the situation in Alsace. *Agronomy for Sustainable Development*, 25(1), 93-99. <https://doi.org/10.1051/agro:2004057>
- Dunlevy, J. D., Dennis, E. G., Soole, K. L., Perkins, M. V., Davies, C., & Boss, P. K. (2013). A methyltransferase essential for the methoxypyrazine-derived flavour of wine. *The Plant Journal*, 75(4), 606-617.
- Dwivedi, S. L., Upadhyaya, H. D., Stalker, H. T., Blair, M. W., Bertoli, D. J., Nielen, S., & Ortiz, R. (2008). Enhancing crop gene pools with beneficial traits using wild relatives. *Plant breeding reviews*, 30, 179-230.
- Eibach, R., & Topfer, R. (2002). Success in resistance breeding: REGENT and its steps into the market. *Acta Horticulturae* [Proceedings of the 8th international conference on grape genetics and breeding, vols 1 and 2]. 8th International Conference on Grape Genetics and Breeding, Kecskemet, Hungary.
- Eibach, R., & Töpfer, R. (2015). Traditional grapevine breeding techniques. In *Grapevine breeding programs for the wine industry* (pp. 3-22). Elsevier.
- Eibach, R., Zyprian, E., Welter, L., & Topfer, R. (2007). The use of molecular markers for pyramiding resistance genes in grapevine breeding. *Vitis*, 46(3), 120-124.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One*, 6(5).
- Estrella, N., Sparks, T. H., & Menzel, A. (2007). Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany. *Global Change Biology*, 13(8), 1737-1747.
- Ewing, E. E., Šimko, I., Smart, C. D., Bonierbale, M. W., Mizubuti, E. S., May, G. D., & Fry, W. E. (2000). Genetic mapping from field tests of qualitative and quantitative resistance to *Phytophthora infestans* in a population derived from *Solanum tuberosum* and *Solanum berthaultii*. *Molecular Breeding*, 6(1), 25-36.
- Falginella, L., Castellarin, S. D., Testolin, R., Gambetta, G. A., Morgante, M., & Di Gaspero, G. (2010). Expansion and subfunctionalisation of flavonoid 3', 5'-hydroxylases in the grapevine lineage. *BMC Genomics*, 11, 18, Article 562. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-562>
- Fanizza, G., Lamaj, F., Costantini, L., Chaabane, R., & Grando, M. S. (2005). QTL analysis for fruit yield components in table grapes (*Vitis vinifera*). *Theor Appl Genet*, 111(4), 658-664. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2016-6>
- Farquhar, G., & Richards, R. (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Functional Plant Biology*, 11(6), 539-552.

- Fechter, I., Hausmann, L., Zyprian, E., Daum, M., Holtgrawe, D., Weisshaar, B., & Topfer, R. (2014). QTL analysis of flowering time and ripening traits suggests an impact of a genomic region on linkage group 1 in *Vitis*. *Theor Appl Genet*, *127*(9), 1857-1872. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2310-2>
- Fedele, G., Brischetto, C., & Rossi, V. (2020). Biocontrol of *Botrytis cinerea* on grape berries as influenced by temperature and humidity. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 1232.
- Filippetti, I., & Intrieri, C. (2001). Planting density and physiological balance: Comparing approaches to European viticulture in the 21st century. Proceedings of the ASEV 50th Anniversary Annual Meeting, Seattle, Washington, June 19-23, 2000,
- Fischer, B. M., Salakhutdinov, I., Akkurt, M., Eibach, R., Edwards, K. J., Topfer, R., & Zyprian, E. M. (2004). Quantitative trait locus analysis of fungal disease resistance factors on a molecular map of grapevine. *Theor Appl Genet*, *108*(3), 501-515. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1445-3>
- Flamini, R., Mattivi, F., De Rosso, M., Arapitsas, P., & Bavaresco, L. (2013). Advanced knowledge of three important classes of grape phenolics: anthocyanins, stilbenes and flavonols. *International journal of molecular sciences*, *14*(10), 19651-19669.
- Flutre, T., Le Cunff, L., Fodor, A., Launay, A., Romieu, C., Berger, G., Bertrand, Y., Terrier, N., Beccavin, I., Bouckennooghe, V., Roques, M., Pinasseau, L., Verbaere, A., Sommerer, N., Cheynier, V., Bacilieri, R., Boursiquot, J.-M., Lacombe, T., Laucou, V., This, P., Péros, J.-P., & Doligez, A. (2022). Genome-wide association and prediction study in grapevine deciphers the genetic architecture of multiple traits and identifies genes under many new QTLs. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.09.10.290890>
- Foria, S., Magris, G., Jurman, I., Schwoppe, R., De Candido, M., De Luca, E., Ivanisevic, D., Morgante, M., & Di Gaspero, G. (2022). Extent of wild-to-crop interspecific introgression in grapevine (*Vitis vinifera*) as a consequence of resistance breeding and implications for the crop species definition. *Hortic Res*, *9*. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab010>
- Foulongne, M., Pascal, T., Pfeiffer, F., & Kervella, J. (2003). QTLs for powdery mildew resistance in peach× *Prunus davidiana* crosses: consistency across generations and environments. *Molecular Breeding*, *12*(1), 33-50.
- Fournier-Level, A., Lacombe, T., Le Cunff, L., Boursiquot, J. M., & This, P. (2010a). Evolution of the VvMybA gene family, the major determinant of berry colour in cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Heredity*, *104*(4), 351-362. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.148>
- Fournier-Level, A., Le Cunff, L., Doligez, A., Ageorges, A., Souquet, J. M., Cheynier, V., & This, P. (2010b). New Insight into the Genetics of Color in Grape. *Acta Horticulturae* [X international conference on grapevine breeding and genetics]. 10th International Conference on Grapevine Breeding and Genetics, Geneva, NY.
- Fournier-Level, A., Le Cunff, L., Gomez, C., Doligez, A., Ageorges, A., Roux, C., Bertrand, Y., Souquet, J. M., 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. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.103929>
- Fu, P., Wu, W., Lai, G., Li, R., Peng, Y., Yang, B., Wang, B., Yin, L., Qu, J., Song, S., & Lu, J. (2020). Identifying *Plasmopara viticola* resistance Loci in grapevine (*Vitis amurensis*) via genotyping-by-sequencing-based QTL mapping. *Plant Physiol Biochem*, *154*, 75-84. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.016>

- Fulton, T., Beck-Bunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., Lopez, J., Petiard, V., Uhlig, J., Zamir, D., & Tanksley, S. (1997). QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. *Theoretical and Applied Genetics*, *95*(5), 881-894.
- Galet, P. (1988). Cépages et vignobles de France. Tome 1 Les vignes Americaines. *Charles Déhan, Montpellier, France*.
- Galet, P. (1990). French grapevine varieties and vineyards. Volume 2. The French ampelography.
- Galet, P. (2000). Dictionnaire encyclopédique des cépages. Hachette.
- Gambetta, G. A. (2016). Water stress and grape physiology in the context of global climate change. *Journal of Wine Economics*, *11*(1), 168-180.
- García-Martínez, S., Grau, A., Alonso, A., Rubio, F., Valero, M., & Ruiz, J. J. (2011). UMH 1200, a breeding line within the Muchamiel tomato type resistant to three viruses. *HortScience*, *46*(7), 1054-1055.
- García-Martínez, S., Grau, A., Alonso, A., Rubio, F., Valero, M., & Ruiz, J. J. (2012). UMH 1203, a multiple virus-resistant fresh-market tomato breeding line for open-field conditions. *HortScience*, *47*(1), 124-125.
- García-Martínez, S., Grau, A., Alonso, A., Rubio, F., Valero, M., & Ruiz, J. J. (2014). UMH 1422 and UMH 1415: Two fresh-market tomato breeding lines resistant to Tomato Mosaic Virus and Tomato Spotted Wilt Virus. *HortScience*, *49*(11), 1465-1466.
- Garrier, G. (1996). Histoire sociale et culturelle du vin. *Revue des oenologues et des techniques vitivinicoles et oenologiques: magazine trimestriel d'information professionnelle*, *22*(79), 42-43.
- Garris, A., Clark, L., Owens, C., McKay, S., Luby, J., Mathiason, K., & Fennell, A. (2009). Mapping of Photoperiod-induced Growth Cessation in the Wild Grape *Vitis riparia*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *134*(2), 261-272. <https://doi.org/10.21273/jashs.134.2.261>
- Gill, A. L., Gallinat, A. S., Sanders-DeMott, R., Rigden, A. J., Short Gianotti, D. J., Mantooh, J. A., & Templer, P. H. (2015). Changes in autumn senescence in northern hemisphere deciduous trees: a meta-analysis of autumn phenology studies. *Annals of Botany*, *116*(6), 875-888.
- Grzeskowiak, L., Costantini, L., Lorenzi, S., & Grando, M. S. (2013). Candidate loci for phenology and fruitfulness contributing to the phenotypic variability observed in grapevine. *Theor Appl Genet*, *126*(11), 2763-2776. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2170-1>
- Guillaumie, S., Ilg, A., Réty, S., Brette, M., Trossat-Magnin, C., Decroocq, S., Léon, C., Keime, C., Ye, T., & Baltenweck-Guyot, R. (2013). Genetic analysis of the biosynthesis of 2-methoxy-3-isobutylpyrazine, a major grape-derived aroma compound impacting wine quality. *Plant Physiology*, *162*(2), 604-615.
- Guilpart, N., Metay, A., & Gary, C. (2014). Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy*, *54*, 9-20.
- Hajjar, R., & Hodgkin, T. (2007). The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, *156*(1-2), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>
- Herzog, K., Schwander, F., Kassemeyer, H. H., Bieler, E., Duerrenberger, M., Trapp, O., & Toepfer, R. (2022). Towards Sensor-Based Phenotyping of Physical Barriers of Grapes

- to Improve Resilience to Botrytis Bunch Rot. *Frontiers in Plant Science*, 12, 17, Article 808365. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.808365>
- Herzog, K., Wind, R., & Topfer, R. (2015). Impedance of the Grape Berry Cuticle as a Novel Phenotypic Trait to Estimate Resistance to Botrytis Cinerea. *Sensors*, 15(6), 12498-12512. <https://doi.org/10.3390/s150612498>
- Hodson, G., Wilkes, E., Azevedo, S., & Battaglene, T. (2017). Methanol in wine. BIO Web of Conferences.
- Hoffmann, S., Di Gaspero, G., Kovacs, L., Howard, S., Kiss, E., Galbacs, Z., Testolin, R., & Kozma, P. (2008). Resistance to Erysiphe necator in the grapevine 'Kishmish vatkana' is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth. *Theor Appl Genet*, 116(3), 427-438. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0680-4>
- Houel, C., Chatbanyong, R., Doligez, A., Rienth, M., Folia, S., Luchoire, N., Roux, C., Adiveze, A., Lopez, G., Farnos, M., Pellegrino, A., This, P., Romieu, C., & Torregrosa, L. (2015). Identification of stable QTLs for vegetative and reproductive traits in the microvine (*Vitis vinifera* L.) using the 18 K Infinium chip. *BMC Plant Biol*, 15, 205. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0588-0>
- Houel, C., Martin-Magniette, M. L., Nicolas, S. D., Lacombe, T., Le Cunff, L., Franck, D., Torregrosa, L., Conejero, G., Lalet, S., & This, P. (2013). Genetic variability of berry size in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 19(2), 208-220.
- Howell, G. S. (2001). Sustainable grape productivity and the growth-yield relationship: A review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 52(3), 165-174.
- Huang, Y. F., Bertrand, Y., Guiraud, J. L., Vialet, S., Launay, A., Cheynier, V., Terrier, N., & This, P. (2013). Expression QTL mapping in grapevine-Revisiting the genetic determinism of grape skin colour. *Plant Science*, 207, 18-24. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.02.011>
- Huang, Y. F., Doligez, A., Fournier-Level, A., Le Cunff, L., Bertrand, Y., Canaguier, A., Morel, C., Miralles, V., Veran, F., Souquet, J. M., Cheynier, V., Terrier, N., & This, P. (2012). Dissecting genetic architecture of grape proanthocyanidin composition through quantitative trait locus mapping. *Bmc Plant Biology*, 12, 19, Article 30. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-30>
- Hugalde, I., Paolinelli, M., Agüero, C. B., Riaz, S., Gomez Talquenca, S., Walker, M. A., & Vila, H. (2021). Prioritization of vigor QTL-associated genes for future genome-directed *Vitis* breeding. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo*, 53(2), 27-35.
- Huglin, P., & Schneider, C. (1998). Biologie et Écologie de la Vigne Lavoisier. *TEC et DOC, Paris*.
- Ibáñez, J., Baroja, E., Grimplet, J., & Ibáñez, S. (2019). Cultivated grapevine displays a great diversity for reproductive performance variables. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*, 2(1).
- Imazio, S., De Lorenzis, G., Scienza, A., Failla, O., Maghradze, D., Bacilieri, R., & This, P. (2010). Molecular Survey of Georgian Traditional Grapevine Genetic Resources. *Acta Horticulturae* [X international conference on grapevine breeding and genetics]. 10th International Conference on Grapevine Breeding and Genetics, Geneva, NY.
- Jabco, J. P., Nesbitt, W. B., & Werner, D. J. (1985). Resistance of various classes of grapes to the bunch and muscadine grape forms of black rot. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 110(6), 762-765.

- Jackson, D. I. (1986). Factors Affecting Soluble Solids, Acid, Ph, And Color In Grapes]. *American Journal of Enology and Viticulture*, 37(3), 179-183.
- Jaillon, O., Aury, J. M., Noel, B., Policriti, A., Clepet, C., Casagrande, A., Choisne, N., Aubourg, S., Vitulo, N., Jubin, C., Vezzi, A., Legeai, F., Huguene, 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, M. E., Valle, G., Morgante, M., Caboche, M., Adam-Blondon, A. F., Weissenbach, J., Quetier, F., Wincker, P., & French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome, C. (2007). The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*, 449(7161), 463-467. <https://doi.org/10.1038/nature06148>
- Janvary, L., Hoffmann, T., Pfeiffer, J., Hausmann, L., Topfer, R., Fischer, T. C., & Schwab, W. (2009). A double mutation in the anthocyanin 5-O-glucosyltransferase gene disrupts enzymatic activity in *Vitis vinifera* L. *J Agric Food Chem*, 57(9), 3512-3518. <https://doi.org/10.1021/jf900146a>
- Johnston, P. A., Niks, R. E., Meiyalaghan, V., Blanchet, E., & Pickering, R. (2013). Rph22: mapping of a novel leaf rust resistance gene introgressed from the non-host *Hordeum bulbosum* L. into cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 126(6), 1613-1625.
- Jones, G. V., & Davis, R. E. (2000). Climate influences on grapevine phenology, grape composition, and wine production and quality for Bordeaux, France. *American Journal of Enology and Viticulture*, 51(3), 249-261.
- Jones, H., Gosman, N., Horsnell, R., Rose, G., Everest, L., Bentley, A., Tha, S., Uauy, C., Kowalski, A., & Novoselovic, D. (2013). Strategy for exploiting exotic germplasm using genetic, morphological, and environmental diversity: the *Aegilops tauschii* Coss. example. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(7), 1793-1808.
- Karn, A., Zou, C., Brooks, S., Fresnedo-Ramírez, J., Gabler, F., Sun, Q., Ramming, D., Naegele, R., Ledbetter, C., & Cadle-Davidson, L. (2021). Discovery of the REN11 locus from *Vitis aestivalis* for stable resistance to grapevine powdery mildew in a family segregating for several unstable and tissue-specific quantitative resistance loci. *Frontiers in Plant Science*, 12, 733899.
- Kauppi, L., Jeffreys, A. J., & Keeney, S. (2004). Where the crossovers are: recombination distributions in mammals. *Nature Reviews Genetics*, 5(6), 413-424.
- Keller, M., Tarara, J. M., & Mills, L. J. (2010). Spring temperatures alter reproductive development in grapevines. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(3), 445-454. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2010.00105.x>
- Kjaer, B., Jensen, H. P., Jensen, J., & Jorgensen, J. H. (1990). Associations between 3 ml-o powdery mildew resistance genes and agronomic traits in barley. *Euphytica*, 46(3), 185-193. <https://doi.org/10.1007/bf00027217>
- Kliwer, W. M., & Dokoozlian, N. K. (2005). Leaf area/crop weight ratios of grapevines: influence on fruit composition and wine quality. *American Journal of Enology and Viticulture*, 56(2), 170-181.

- Kliwer, W. M., Howarth, L., & Omori, M. (1967). Concentrations of tartaric acid and malic acids and their salts in *Vitis vinifera* grapes. *American Journal of Enology and Viticulture*, *18*(1), 42-54.
- Kloosterman, B., Abelenda, J. A., Gomez, M. d. M. C., Oortwijn, M., de Boer, J. M., Kowitwanich, K., Horvath, B. M., van Eck, H. J., Smaczniak, C., & Prat, S. (2013). Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes. *Nature*, *495*(7440), 246-250.
- Kolster, P., Munk, L., Stolen, O., & Lohde, J. (1986). Near-isogenic barley lines with genes for resistance to powdery mildew. *Crop Science*, *26*(5), 903-907. <https://doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183X002600050014x>
- Kolster, P., & Stolen, O. (1987). Barley isolines with genes for resistance to erysiphe-graminis f sp hordei in the recurrent parent siri. *Plant Breeding*, *98*(1), 79-82. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1987.tb01096.x>
- Kondić-Špika, A. Đ., Denčić, S. S., Mladenov, N. V., Trkulja, D. N., Mikić, S. Z., Hristov, N. S., & Marjanović-Jeromela, A. M. (2016). Polymorphism of microsatellite loci in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and related species. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*(131), 81-89.
- Koundouras, S., Marinos, V., Gkoulioti, A., Kotseridis, Y., & van Leeuwen, C. (2006). Influence of vineyard location and vine water status on fruit maturation of nonirrigated cv. Agiorgitiko (*Vitis vinifera* L.). Effects on wine phenolic and aroma components. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *54*(14), 5077-5086.
- Kulathinal, R. J., Stevison, L. S., & Noor, M. A. (2009). The genomics of speciation in *Drosophila*: diversity, divergence, and introgression estimated using low-coverage genome sequencing. *Plos Genetics*, *5*(7), e1000550.
- Lanfermeijer, F. C., Dijkhuis, J., Sturre, M. J., de Haan, P., & Hille, J. (2003). Cloning and characterization of the durable tomato mosaic virus resistance gene Tm-22 from *Lycopersicon esculentum*. *Plant Molecular Biology*, *52*(5), 1039-1051.
- Laucou, V., Lacombe, T., Dechesne, F., Siret, R., Bruno, J. P., Dessup, M., Dessup, T., Ortigosa, P., Parra, P., Roux, C., Santoni, S., Vares, D., Peros, J. P., Boursiquot, J. M., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1527-y>
- Laucou, V., Launay, A., Bacilieri, R., Lacombe, T., Adam-Blondon, A. F., Berard, A., Chauveau, A., de Andres, M. T., Hausmann, L., Ibanez, J., Le Paslier, M. C., Maghradze, D., Martinez-Zapater, J. M., Maul, E., Ponnaiah, M., Topfer, R., Peros, J. P., & Boursiquot, J. M. (2018). Extended diversity analysis of cultivated grapevine *Vitis vinifera* with 10K genome-wide SNPs. *PLoS One*, *13*(2), 27, Article e0192540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192540>
- Lebon, E., Pellegrino, A., Louarn, G., & Lecoeur, J. (2006). Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany*, *98*(1), 175-185. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl085>
- Lebon, G., Wojnarowicz, G., Holzappel, B., Fontaine, F., Vaillant-Gaveau, N., & Clement, C. (2008). Sugars and flowering in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Experimental Botany*, *59*(10), 2565-2578. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern135>
- Lecourieux, F., Kappel, C., Lecourieux, D., Serrano, A., Torres, E., Arce-Johnson, P., & Delrot, S. (2014). An update on sugar transport and signalling in grapevine. *J Exp Bot*, *65*(3), 821-832. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert394>

- Leolini, L., Moriondo, M., Fila, G., Costafreda-Aumedes, S., Ferrise, R., & Bindi, M. (2018). Late spring frost impacts on future grapevine distribution in Europe. *Field Crops Research*, 222, 197-208. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.11.018>
- Lewis, R. S., Linger, L. R., Wolff, M. F., & Wernsman, E. A. (2007). The negative influence of N-mediated TMV resistance on yield in tobacco: linkage drag versus pleiotropy. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(2), 169-178. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0552-y>
- Li, L., Jean, M., & Belzile, F. (2006). The impact of sequence divergence and DNA mismatch repair on homeologous recombination in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 45(6), 908-916.
- Liang, Z., Duan, S., Sheng, J., Zhu, S., Ni, X., Shao, J., Liu, C., Nick, P., Du, F., & Fan, P. (2019). Whole-genome resequencing of 472 *Vitis* accessions for grapevine diversity and demographic history analyses. *Nature Communications*, 10(1), 1-12.
- Liharska, T., Wordragen, M. v., Kammen, A. v., Zabel, P., & Koornneef, M. (1996). Tomato chromosome 6: effect of alien chromosomal segments on recombinant frequencies. *Genome*, 39(3), 485-491.
- Lin, H., Leng, H., Guo, Y., Kondo, S., Zhao, Y., Shi, G., & Guo, X. (2019). QTLs and candidate genes for downy mildew resistance conferred by interspecific grape (*V. vinifera* L. × *V. amurensis* Rupr.) crossing. *Scientia Horticulturae*, 244, 200-207. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.09.045>
- Lin, T., Zhu, G., Zhang, J., Xu, X., Yu, Q., Zheng, Z., Zhang, Z., Lun, Y., Li, S., & Wang, X. (2014). Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nature Genetics*, 46(11), 1220-1226.
- Liu, H. F., Wu, B. H., Fan, P. G., Li, S. H., & Li, L. S. (2006). Sugar and acid concentrations in 98 grape cultivars analyzed by principal component analysis. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(10), 1526-1536.
- Liu, Q., Piao, S., Fu, Y. H., Gao, M., Peñuelas, J., & Janssens, I. A. (2019). Climatic warming increases spatial synchrony in spring vegetation phenology across the Northern Hemisphere. *Geophysical Research Letters*, 46(3), 1641-1650.
- Lorenz, D., Eichhorn, K., Bleiholder, H., Klose, R., Meier, U., & Weber, E. (1995). Growth Stages of the Grapevine: Phenological growth stages of the grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *vinifera*)—Codes and descriptions according to the extended BBCH scale. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 1(2), 100-103.
- Lovisolò, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H., & Schubert, A. (2010). Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37(2), 98-116.
- Mahanil, S., Ramming, D., Cadle-Davidson, M., Owens, C., Garris, A., Myles, S., & Cadle-Davidson, L. (2012). Development of marker sets useful in the early selection of Ren4 powdery mildew resistance and seedlessness for table and raisin grape breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(1), 23-33. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1684-7>
- 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. *Theor Appl Genet*, 118(7), 1261-1278. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-0979-4>

- Marguerit, E., Brendel, O., Lebon, E., Van Leeuwen, C., & Ollat, N. (2012). Rootstock control of scion transpiration and its acclimation to water deficit are controlled by different genes. *New Phytologist*, *194*(2), 416-429.
- Marrano, A., Micheletti, D., Lorenzi, S., Neale, D., & Grando, M. S. (2018). Genomic signatures of different adaptations to environmental stimuli between wild and cultivated *Vitis vinifera* L. *Horticulture Research*, *5*, 12, Article 34. <https://doi.org/10.1038/s41438-018-0041-2>
- Martelli, G. P. (2014). Directory Of Virus And Virus-Like Diseases Of The Grapevine And Their Agents. *Journal of Plant Pathology*, *96*(1), 1-136.
- Maxted, N., Ford-Lloyd, B. V., Jury, S., Kell, S., & Scholten, M. (2006). Towards a definition of a crop wild relative. *Biodiversity & Conservation*, *15*(8), 2673-2685.
- McCouch, S. (2004). Diversifying selection in plant breeding. *PLoS Biol*, *2*(10), e347. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020347>
- Mejia, N., Gebauer, M., Munoz, L., Hewstone, N., Munoz, C., & Hinrichsen, P. (2007). Identification of QTLs for seedlessness, berry size, and ripening date in a seedless x seedless table grape progeny. *American Journal of Enology and Viticulture*, *58*(4), 499-507.
- Menzel, A., Yuan, Y., Matiu, M., Sparks, T., Scheifinger, H., Gehrig, R., & Estrella, N. (2020). Climate change fingerprints in recent European plant phenology. *Glob Chang Biol*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15000>
- Merdinoglu, D., & Caranta, C. (2013). Quel déploiement de variétés de vignes résistantes au mildiou et à l'oïdium. *Les cépages résistants Aux Maladies Cryptogamiques: Panama Européen. Groupe ICV, Bordeaux*, 54-59.
- Merdinoglu, D., Merdinoglu-Wiedemann, S., Artigues, P.-F. M., Prado, E., & Schneider, C. J. (2009). Apport de l'innovation variétale dans la réduction des intrants phytosanitaires au vignoble: exemple de la résistance au mildiou et à l'oïdium. *Progrès Agricole et Viticole*, *126*(12), 290-293.
- Merdinoglu, D., Schneider, C., Prado, E., Wiedemann-Merdinoglu, S., & Mestre, P. (2018). Breeding for durable resistance to downy and powdery mildew in grapevine. *OENO One*, *52*(3), 203-209. <https://doi.org/10.20870/oenone.2018.52.3.2116>
- Merdinoglu, D., Wiedemann-Merdinoglu, S., Coste, P., Dumas, V., Haetty, S., Butterlin, G., & Greif, G. (2003). Genetic Analysis of Downy Mildew Resistance Derived from *Muscadinia rotundifolia*. *Acta Hort 603, ISHS 2003*, 451-456.
- Messeguer, R., Ganal, M., De Vicente, M., Young, N., Bolkan, H., & Tanksley, S. (1991). High resolution RFLP map around the root knot nematode resistance gene (Mi) in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, *82*(5), 529-536.
- Meuwissen, T. H., Hayes, B. J., & Goddard, M. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, *157*(4), 1819-1829.
- Miclot, A.-S., Wiedemann-Merdinoglu, S., Duchêne, E., Merdinoglu, D., & Mestre, P. (2012). A standardised method for the quantitative analysis of resistance to grapevine powdery mildew. *European Journal of Plant Pathology*, *133*(2), 483-495.
- Migicovsky, Z., & Myles, S. (2017). Exploiting Wild Relatives for Genomics-assisted Breeding of Perennial Crops. *Front Plant Sci*, *8*, 460. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00460>
- Miller, A. J., & Gross, B. L. (2011). From forest to field: perennial fruit crop domestication. *Am J Bot*, *98*(9), 1389-1414. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000522>

- Moing, A., Poëssel, J.-L., Svanella-Dumas, L., Loonis, M., & Kervella, J. (2003). Biochemical basis of low fruit quality of *Prunus davidiana*, a pest and disease resistance donor for peach breeding. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *128*(1), 55-62.
- Molitor, D., Behr, M., Hoffmann, L., & Evers, D. (2012). Impact of grape cluster division on cluster morphology and bunch rot epidemic. *American Journal of Enology and Viticulture*, *63*(4), 508-514.
- Molitor, D., & Junk, J. (2019). Climate change is implicating a two-fold impact on air temperature increase in the ripening period under the conditions of the Luxembourgish grapegrowing region. *OENO One*, *53*(3). <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2019.53.3.2329>
- Moreira, F. M., Madini, A., Marino, R., Zulini, L., Stefanini, M., Velasco, R., Kozma, P., & Grando, M. S. (2010). Genetic linkage maps of two interspecific grape crosses (*Vitis* spp.) used to localize quantitative trait loci for downy mildew resistance. *Tree Genetics & Genomes*, *7*(1), 153-167. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0322-x>
- Mosedale, J. R., Abernethy, K. E., Smart, R. E., Wilson, R. J., & Maclean, I. M. D. (2016). Climate change impacts and adaptive strategies: lessons from the grapevine. *Global Change Biology*, *22*(11), 3814-3828. <https://doi.org/10.1111/gcb.13406>
- Mullins, M. G., Bouquet, A., & Williams, L. E. (1992). *Biology of the grapevine*. Cambridge University Press.
- Myles, S. (2013). Improving fruit and wine: what does genomics have to offer? *Trends in Genetics*, *29*(4), 190-196. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.01.006>
- Myles, S., Boyko, A. R., Owens, C. L., Brown, P. J., Grassi, F., Aradhya, M. K., Prins, B., Reynolds, A., Chia, J. M., Ware, D., Bustamante, C. D., & Buckler, E. S. (2011). Genetic structure and domestication history of the grape. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *108*(9), 3530-3535. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009363108>
- Naulleau, A., Gary, C., Prevot, L., & Hossard, L. (2020). Evaluating Strategies for Adaptation to Climate Change in Grapevine Production-A Systematic Review. *Front Plant Sci*, *11*, 607859. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.607859>
- Nicolas, S. D., Peros, J. P., Lacombe, T., Launay, A., Le Paslier, M. C., Berard, A., Mangin, B., Valiere, S., Martins, F., Le Cunff, L., Laucou, V., Bacilieri, R., Dereeper, A., Chatelet, P., This, P., & Doligez, A. (2016). Genetic diversity, linkage disequilibrium and power of a large grapevine (*Vitis vinifera* L) diversity panel newly designed for association studies. *Bmc Plant Biology*, *16*, Article 74. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0754-z>
- Niculcea, M., López, J., Sánchez-Díaz, M., & Carmen Antolín, M. (2014). Involvement of berry hormonal content in the response to pre-and post-veraison water deficit in different grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *20*(2), 281-291.
- Oberhagemann, P., Chatot-Balandras, C., Schäfer-Pregl, R., Wegener, D., Palomino, C., Salamini, F., Bonnel, E., & Gebhardt, C. (1999). A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato: towards marker-assisted selection. *Molecular Breeding*, *5*(5), 399-415.
- Ochssner, I., Hausmann, L., & Topfer, R. (2016). *Rpv14*, a new genetic source for *Plasmopara viticola* resistance conferred by *Vitis cinerea*. *Vitis*, *55*(2), 79-81. <https://doi.org/10.5073/vitis.2016.55.79-81>
- OIV. (2021). <https://doi.org/https://www.oiv.int/what-we-do/statistics>

- Ojeda, H., Deloire, A., Carbonneau, A., Ageorges, A., & Romieu, C. (1999). Berry development of grapevines: relations between the growth of berries and their DNA content indicate cell multiplication and enlargement. *Vitis*, *38*(4), 145-150.
- Olien, W. C. (1990). The muscadine grape: botany, viticulture, history, and current industry. *HortScience*, *25*(7), 732-739.
- Ollat, N., Bordenave, L., Tandonnet, J. P., Boursiquot, J. M., & Marguerit, E. (2016). Grapevine rootstocks: origins and perspectives.
- Ollat, N., Tandonnet, J., Bordenave, L., Decroocq, S., Geny, L., Gaudillere, J., Fouquet, R., Barrieu, F., & Hamdi, S. (2003). Vigour conferred by rootstock: hypotheses and direction for research. *Bulletin de l'OIV (France)*.
- Palaisa, K., Morgante, M., Tingey, S., & Rafalski, A. (2004). Long-range patterns of diversity and linkage disequilibrium surrounding the maize Y1 gene are indicative of an asymmetric selective sweep. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(26), 9885-9890. <https://doi.org/10.1073/pnas.0307839101>
- Palloix, A., Ayme, V., & Moury, B. (2009). Durability of plant major resistance genes to pathogens depends on the genetic background, experimental evidence and consequences for breeding strategies. *New Phytologist*, *183*(1), 190-199.
- Pap, D., Riaz, S., Dry, I. B., Jermakow, A., Tenschler, A. C., Cantu, D., Olah, R., & Walker, M. A. (2016a). Identification of two novel powdery mildew resistance loci, Ren6 and Ren7, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii*. *BMC Plant Biol*, *16*(1), 170. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0855-8>
- Pap, D., Riaz, S., Dry, I. B., Jermakow, A., Tenschler, A. C., Cantu, D., Olah, R., & Walker, M. A. (2016b). Identification of two novel powdery mildew resistance loci, Ren6 and Ren7, from the wild Chinese grape species *Vitis piasezkii*. *Bmc Plant Biology*, *16*, 19, Article 170. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0855-8>
- Papura, D., Burbán, C., van Helden, M., Giresse, X., Nusillard, B., Guillemaud, T., & Kerdelhue, C. (2012). Microsatellite and Mitochondrial Data Provide Evidence for a Single Major Introduction for the Nearctic Leafhopper *Scaphoideus titanus* in Europe. *PLoS One*, *7*(5), 13, Article e36882. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036882>
- Park, M., Vera, D., Kambrianda, D., Gajjar, P., Cadle-Davidson, L., Tsoolova, V., & El-Sharkawy, I. (2022). Chromosome-level genome sequence assembly and genome-wide association study of *Muscadinia rotundifolia* reveal the genetics of 12 berry-related traits. *Horticulture Research*, *9*, 11, Article uhab011. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab011>
- Parker, A. K., García de Cortázar-Atauri, I., Trought, M. C. T., Destrac, A., Agnew, R., Sturman, A., & Van Leeuwen, C. (2020). Adaptation to climate change by determining grapevine cultivar differences using temperature-based phenology models. *OENO One*, *54*(4), 955-974. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2020.54.4.3861>
- Parker, A. K., Hofmann, R. W., van Leeuwen, C., McLachlan, A. R., & Trought, M. C. (2014). Leaf area to fruit mass ratio determines the time of veraison in S auvignon B lanc and P inot N oir grapevines. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *20*(3), 422-431.
- Parker, A. K., Raw, V., Martin, D., Haycock, S., Sherman, E., & Trought, M. C. T. (2016). Reduced grapevine canopy size post-flowering via mechanical trimming alters ripening and yield of 'Pinot noir'. *Vitis*, *55*(1), 1-9. <https://doi.org/10.5073/vitis.2016.55.1-9>
- Paterson, A. H., DeVerna, J. W., Lanini, B., & Tanksley, S. (1990). Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato. *Genetics*, *124*(3), 735-742.

- Pearson, R. C., & Goheen, A. C. (1988). *Compendium of grape diseases*. Aps Press.
- Pelsy, F. (2010). Molecular and cellular mechanisms of diversity within grapevine varieties. *Heredity*, *104*(4), 331-340.
- Peressotti, E., Wiedemann-Merdinoglu, S., Delmotte, F., Bellin, D., Di Gaspero, G., Testolin, R., Merdinoglu, D., & Mestre, P. (2010). Breakdown of resistance to grapevine downy mildew upon limited deployment of a resistant variety. *Bmc Plant Biology*, *10*(1), 1-11.
- Péros, J.-P., Berger, G., Portemont, A., Boursiquot, J.-M., & Lacombe, T. (2011). Genetic variation and biogeography of the disjunct *Vitis* subg. *Vitis* (Vitaceae). *Journal of Biogeography*, *38*(3), 471-486. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02410.x>
- Petrovic, G., Kidd, M., & Buica, A. (2019). A statistical exploration of data to identify the role of cultivar and origin in the concentration and composition of yeast assimilable nitrogen. *Food Chemistry*, *276*, 528-537.
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., & Zhu, X. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Glob Chang Biol*, *25*(6), 1922-1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Planchon, J. (1887). Monographie des Ampélidées vraies. *Monographiae phanerogamarum*, *5*, 452.
- Poni, S., Gatti, M., Palliotti, A., Dai, Z. W., Duchêne, E., Truong, T. T., Ferrara, G., Matarrese, A. M. S., Gallotta, A., Bellincontro, A., Mencarelli, F., & Tombesi, S. (2018). Grapevine quality: A multiple choice issue. *Scientia Horticulturae*, *234*, 445-462. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.035>
- Possamai, T., Migliaro, D., Gardiman, M., Velasco, R., & De Nardi, B. (2020). Rpv Mediated Defense Responses in Grapevine Offspring Resistant to *Plasmopara viticola*. *Plants (Basel)*, *9*(6). <https://doi.org/10.3390/plants9060781>
- Pou, A., Medrano, H., Tomàs, M., Martorell, S., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2012). Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. *Plant and soil*, *359*(1), 335-349.
- Prohens, J., Gramazio, P., Plazas, M., Dempewolf, H., Kilian, B., Diez, M. J., Fita, A., Herraiz, F. J., Rodriguez-Burruezo, A., & Soler, S. (2017). Introgressiomics: a new approach for using crop wild relatives in breeding for adaptation to climate change. *Euphytica*, *213*(7), 1-19.
- Quenouille, J., Montarry, J., Palloix, A., & Moury, B. (2013). Farther, slower, stronger: how the plant genetic background protects a major resistance gene from breakdown. *Molecular plant pathology*, *14*(2), 109-118.
- Quilot, B., & Génard, M. (2008). Is competition between mesocarp cells of peach fruits affected by the percentage of wild species genome? *Journal of Plant Research*, *121*(1), 55-63.
- Quilot, B., Wu, B. H., Kervella, J., Genard, M., Foulongne, M., & Moreau, K. (2004). QTL analysis of quality traits in an advanced backcross between *Prunus persica* cultivars and the wild relative species *P. davidiana*. *Theoretical and Applied Genetics*, *109*(4), 884-897. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1703-z>
- Rahemi, A., Fisher, H., Dale, A., Taghavi, T., & Kelly, J. (2021). Bud dormancy pattern, chilling requirement, and cold hardiness in *Vitis vinifera* L. 'Chardonnay' and 'Riesling'. *Canadian Journal of Plant Science*, *101*(6), 871-885.

- Ramming, D. W., Gabler, F., Smilanick, J., Cadle-Davidson, M., Barba, P., Mahanil, S., & Cadle-Davidson, L. (2011). A single dominant locus, Ren4, confers rapid non-race-specific resistance to grapevine powdery mildew. *Phytopathology*, 101(4), 502-508.
- Rastas, P. (2017). Lep-MAP3: robust linkage mapping even for low-coverage whole genome sequencing data. *Bioinformatics*, 33(23), 3726-3732. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx494>
- Rex, F., Fechter, I., Hausmann, L., & Topfer, R. (2014). QTL mapping of black rot (*Guignardia bidwellii*) resistance in the grapevine rootstock 'Borner' (*V. riparia* Gm183 x *V. cinerea* Arnold). *Theor Appl Genet*, 127(7), 1667-1677. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2329-4>
- Reynier, A. (2007). Manuel de viticulture, 10 ème Edition. *Editions Tec et Doc Lavoisier, Paris*, 532p.
- Reynolds, A. G. (2015). *Grapevine breeding programs for the wine industry*. Elsevier.
- Riaz, S., Tenscher, A. C., Graziani, R., Krivanek, A. F., Ramming, D. W., & Walker, M. A. (2009). Using marker-assisted selection to breed Pierce's disease-resistant grapes. *American Journal of Enology and Viticulture*, 60(2), 199-207.
- Riaz, S., Tenscher, A. C., Ramming, D. W., & Walker, M. A. (2011). Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding. *Theor Appl Genet*, 122(6), 1059-1073. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1511-6>
- Ribéreau-Gayon, P., Dubourdieu, D., Donèche, B., & Lonvaud, A. (2006). *Handbook of enology, Volume 1: The microbiology of wine and vinifications* (Vol. 1). John Wiley & Sons.
- Ribéreau-Gayon, P., Glories, Y., Maujean, A., & Dubourdieu, D. (2021). *Handbook of Enology, volume 2: The chemistry of wine stabilization and treatments*. John Wiley & Sons.
- Richter, R., Gabriel, D., Rist, F., Topfer, R., & Zyprian, E. (2019). Identification of co-located QTLs and genomic regions affecting grapevine cluster architecture. *Theoretical and Applied Genetics*, 132(4), 1159-1177. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3269-1>
- Richter, R., Rossmann, S., Gabriel, D., Topfer, R., Theres, K., & Zyprian, E. (2020). Differential expression of transcription factor- and further growth-related genes correlates with contrasting cluster architecture in *Vitis vinifera* 'Pinot Noir' and *Vitis* spp. genotypes. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(12), 3249-3272. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03667-0>
- Rieseberg, L. H., Baird, S. J., & Gardner, K. A. (2000). Hybridization, introgression, and linkage evolution. *Plant Molecular Evolution*, 205-224.
- Rogiers, S. Y., Coetzee, Z. A., Walker, R. R., Deloire, A., & Tyerman, S. D. (2017). Potassium in the Grape (*Vitis vinifera* L.) Berry: Transport and Function. *Frontiers in Plant Science*, 8, 19, Article 1629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01629>
- Roitsch, T. (1999). Source-sink regulation by sugar and stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2(3), 198-206.
- Rosenzweig, C., Elliott, J., Deryng, D., Ruane, A. C., Müller, C., Arneth, A., Boote, K. J., Folberth, C., Glotter, M., & Khabarov, N. (2014). Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(9), 3268-3273.
- Rousseau, J. (2013). Les cépages résistants aux maladies: Une alternative durable aux pesticides. *Revue des oenologues et des techniques vitivinicoles et oenologiques: magazine trimestriel d'information professionnelle*, 40(149), 12-14.

- Rousseau, J., Chanfreau, S., & Bontemps, É. (2013). Les Cépages Résistants and Maladies Cryptogamiques. *Groupe ICV: Bordeaux, France*, 228.
- Rubio, F., Alonso, A., Garcia-Martinez, S., & Ruiz, J. J. (2016). Introgression of virus-resistance genes into traditional Spanish tomato cultivars (*Solanum lycopersicum* L.): Effects on yield and quality. *Scientia Horticulturae*, 198, 183-190. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.11.025>
- Rubio, F., García-Martínez, S., Alonso, A., Grau, A., Valero, M., & Ruiz, J. (2010). Introgressing resistance genes into traditional tomato cultivars: effects on yield and quality. XXVIII International Horticultural Congress on Science and Horticulture for People (IHC2010): International Symposium on New 935.
- Santos, J. A., Fraga, H., Malheiro, A. C., Moutinho-Pereira, J., Dinis, L.-T., Correia, C., Moriondo, M., Leolini, L., Dibari, C., Costafreda-Aumedes, S., Kartschall, T., Menz, C., Molitor, D., Junk, J., Beyer, M., & Schultz, H. R. (2020). A Review of the Potential Climate Change Impacts and Adaptation Options for European Viticulture. *Applied Sciences*, 10(9). <https://doi.org/10.3390/app10093092>
- Sapkota, S., Chen, L. L., Yang, S., Hyma, K. E., Cadle-Davidson, L., & Hwang, C. F. (2019). Construction of a high-density linkage map and QTL detection of downy mildew resistance in *Vitis aestivalis*-derived 'Norton'. *Theor Appl Genet*, 132(1), 137-147. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3203-6>
- Sapkota, S. D., Chen, L. L., Yang, S., Hyma, K. E., Cadle-Davidson, L. E., & Hwang, C. F. (2018). Quantitative trait locus mapping of downy mildew and botrytis bunch rot resistance in a *Vitis aestivalis*-derived 'Norton'-based population. *Acta Horticulturae* [Proceedings of the xii international conference on grapevine breeding and genetics]. 12th International Conference on Grapevine Breeding and Genetics (GBG), Bordeaux, FRANCE.
- Sargolzaei, M., Maddalena, G., Bitsadze, N., Maghradze, D., Bianco, P. A., Failla, O., Toffolatti, S. L., & De Lorenzis, G. (2020). *Rpv29*, *Rpv30* and *Rpv31*: Three Novel Genomic Loci Associated With Resistance to *Plasmopara viticola* in *Vitis vinifera*. *Front Plant Sci*, 11, 562432. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.562432>
- Schneider, C., Onimus, C., Prado, E., Dumas, V., Wiedemann-Merdinoglu, S., Dorne, M., Lacombe, M., Piron, M., Umar-Faruk, A., & Duchêne, E. (2018). INRA-ResDur: the French grapevine breeding programme for durable resistance to downy and powdery mildew. XII International Conference on Grapevine Breeding and Genetics 1248.
- Schneider, C., Spring, J.-L., Onimus, C., Prado, E., Verdenal, T., Lemarquis, G., Lorenzini, F., Ley, L., Duruz, P., & Gindro, K. (2019). Programme de collaboration franco-suisse pour la création de nouvelles variétés de vigne durablement résistantes au mildiou et à l'oïdium. BIO Web of Conferences.
- Schreiner, R. P., Scagel, C. F., & Lee, J. (2014). N, P, and K supply to Pinot noir grapevines: Impact on berry phenolics and free amino acids. *American Journal of Enology and Viticulture*, 65(1), 43-49.
- Schultz, H. R. (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, cell & environment*, 26(8), 1393-1405.
- Schultz, H. R., & Stoll, M. (2010). Some critical issues in environmental physiology of grapevines: future challenges and current limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16, 4-24. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0238.2009.00074.x>

- Schwander, F., Eibach, R., Fechter, I., Hausmann, L., Zyprian, E., & Topfer, R. (2012). *Rpv10*: A new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine. *Theor Appl Genet*, *124*(1), 163-176. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1695-4>
- Simonneau, T., Lebon, E., Coupel-Ledru, A., Marguerit, E., Rossdeutsch, L., & Ollat, N. (2017). Adapting plant material to face water stress in vineyards: which physiological targets for an optimal control of plant water status? *OENO One*, *51*(2), 167.
- Small, J. K. (1913). Flora of the Florida Keys.
- Smykov, V., Ovcharenko, G., Perfilyeva, Z., & Shoferistov, E. (1982). Estimation of the peach hybrid resources by its mildew resistance against the infection background. *Byull Gos Nikitsk Bot Sada*, *88*, 74-80.
- Sorek, Y., Greenstein, S., Netzer, Y., Shtein, I., Jansen, S., & Hochberg, U. (2021). An increase in xylem embolism resistance of grapevine leaves during the growing season is coordinated with stomatal regulation, turgor loss point and intervessel pit membranes. *New Phytologist*, *229*(4), 1955-1969.
- Stewart, A. C. H. (2013). *Nitrogen composition of interspecific hybrid and Vitis vinifera wine grapes from the Eastern United States* Purdue University].
- Sweeney, M., & McCouch, S. (2007). The complex history of the domestication of rice. *Annals of Botany*, *100*(5), 951-957.
- Taagen, E., Bogdanove, A. J., & Sorrells, M. E. (2020). Counting on crossovers: controlled recombination for plant breeding. *Trends in Plant Science*, *25*(5), 455-465.
- Tanksley, S. D., Bernachi, D., Beck-Bunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., Inai, S., Lopez, J., Petiard, V., Sayama, H., & Uhlig, J. (1998). Yield and quality evaluations on a pair of processing tomato lines nearly isogenic for the Tm2a gene for resistance to the tobacco mosaic virus. *Euphytica*, *99*(2), 77-83.
- Tardieu, F. (2012). Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany*, *63*(1), 25-31.
- Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 419-432.
- Tardieu, F., Simonneau, T., & Muller, B. (2018). The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach. *Annual review of plant biology*, *69*, 733-759.
- Teh, S. L., Fresnedo-Ramirez, J., Clark, M. D., Gadoury, D. M., Sun, Q., Cadle-Davidson, L., & Luby, J. J. (2017). Genetic dissection of powdery mildew resistance in interspecific half-sib grapevine families using SNP-based maps. *Mol Breed*, *37*(1), 1. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0586-4>
- This, P., Lacombe, T., & Thomas, M. R. (2006). Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics*, *22*(9), 511-519. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.07.008>
- Thomas, W., Baird, E., Fuller, J., Lawrence, P., Young, G., Russell, J., Ramsay, L., Waugh, R., & Powell, W. (1998). Identification of a QTL decreasing yield in barley linked to Mlo powdery mildew resistance. *Molecular Breeding*, *4*(5), 381-393.
- Tilbrook, J., & Tyerman, S. D. (2008). Cell death in grape berries: varietal differences linked to xylem pressure and berry weight loss. *Functional Plant Biology*, *35*(3), 173-184.
- Töpfer, R., Hausmann, L., Harst, M., Maul, E., Zyprian, E., & Eibach, R. (2011). New horizons for grapevine breeding. *Fruit, vegetable and cereal science and biotechnology*, *5*(1), 79-100.

- Tourrette, E., Falque, M., & Martin, O. C. (2021). Enhancing backcross programs through increased recombination. *Genetics Selection Evolution*, 53(1), 1-13.
- Trondle, D., Schroder, S., Kassemeyer, H. H., Kiefer, C., Koch, M. A., & Nick, P. (2010). Molecular Phylogeny Of The Genus *Vitis* (*Vitaceae*) Based On Plastid Markers. *American Journal of Botany*, 97(7), 1168-1178. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900218>
- Uauy, C., Brevis, J. C., Chen, X. M., Khan, I., Jackson, L., Chicaiza, O., Distelfeld, A., Fahima, T., & Dubcovsky, J. (2005). High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene Yr36 from *Triticum turgidum* ssp *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus Gpc-B1. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(1), 97-105. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0109-x>
- Van der Meer, M., Weibel, F., Léville, D., Häseli, A., & Vombach, D. (2010). Acceptation des vins de cépages résistants par les consommateurs. *Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture*, 42, 147-150.
- Van Eck, H., & Jacobsen, J. (1996). Application of molecular markers in the genetic analysis of quantitative traits. Abstracts 13th Triennial Conf. EAPR, Veldhoven, The Netherlands.
- van Heerden, C. J., Burger, P., Vermeulen, A., & Prins, R. (2014). Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a 'Regent' × 'RedGlobe' population. *Euphytica*, 200(2), 281-295. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1167-4>
- van Leeuwen, C., Destrac, I., Dubernet, Duchêne, Gowdy, Marguerit, Pieri, Parker, de, R., & Ollat. (2019). An Update on the Impact of Climate Change in Viticulture and Potential Adaptations. *Agronomy*, 9(9). <https://doi.org/10.3390/agronomy9090514>
- van Rengs, W. M. J., Schmidt, M. H., Effgen, S., Le, D. B., Wang, Y., Zaidan, M., Huettel, B., Schouten, H. J., Usadel, B., & Underwood, C. J. (2022). A chromosome scale tomato genome built from complementary PacBio and Nanopore sequences alone reveals extensive linkage drag during breeding. *Plant J*, 110(2), 572-588. <https://doi.org/10.1111/tpj.15690>
- Vandeleur, R. K., Mayo, G., Shelden, M. C., Gilliam, M., Kaiser, B. N., & Tyerman, S. D. (2009). The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology*, 149(1), 445-460.
- Vannozzi, A., Dry, I. B., Fasoli, M., Zenoni, S., & Lucchin, M. (2012). Genome-wide analysis of the grapevine stilbene synthase multigenic family: genomic organization and expression profiles upon biotic and abiotic stresses. *Bmc Plant Biology*, 12, 22, Article 130. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-130>
- Varshney, R. K., Nayak, S. N., May, G. D., & Jackson, S. A. (2009). Next-generation sequencing technologies and their implications for crop genetics and breeding. *Trends in Biotechnology*, 27(9), 522-530. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2009.05.006>
- Velt, A. (2022). *An improved reference of the PN40024 grapevine genome assembly (PN40024.v4) and annotations Version V1* [Dataset]. Recherche Data Gouv. <https://doi.org/doi/10.57745/F9N2FZ>
- Venuti, S., Copetti, D., Foria, S., Falginella, L., Hoffmann, S., Bellin, D., Cindric, P., Kozma, P., Scalabrin, S., Morgante, M., Testolin, R., & Di Gaspero, G. (2013). Historical introgression of the downy mildew resistance gene *Rpv12* from the Asian species *Vitis amurensis* into grapevine varieties. *PLoS One*, 8(4), e61228. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061228>
- Verlaan, M. G., Hutton, S. F., Ibrahim, R. M., Kormelink, R., Visser, R. G., Scott, J. W., Edwards, J. D., & Bai, Y. (2013). The tomato yellow leaf curl virus resistance genes Ty-1 and Ty-3

- are allelic and code for DFDGD-class RNA-dependent RNA polymerases. *Plos Genetics*, 9(3), e1003399.
- Verlaan, M. G., Szinay, D., Hutton, S. F., de Jong, H., Kormelink, R., Visser, R. G., Scott, J. W., & Bai, Y. (2011). Chromosomal rearrangements between tomato and *Solanum chilense* hamper mapping and breeding of the TYLCV resistance gene Ty-1. *The Plant Journal*, 68(6), 1093-1103.
- Vervalle, J. A., Costantini, L., Lorenzi, S., Pindo, M., Mora, R., Bolognesi, G., Marini, M., Lashbrooke, J. G., Tobutt, K. R., Vivier, M. A., Roodt-Wilding, R., Grando, M. S., & Bellin, D. (2022). A high-density integrated map for grapevine based on three mapping populations genotyped by the *Vitis* 18K SNP chip. *Theoretical and Applied Genetics*, 20. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04225-6>
- Vezzulli, S., Doligez, A., & Bellin, D. (2019). Molecular Mapping of Grapevine Genes. In D. Cantu & M. A. Walker (Eds.), *Grape Genome* (pp. 103-136). Springer International Publishing Ag. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18601-2_7
- Viana, A. P., Riaz, S., & Walker, M. A. (2013). Genetic dissection of agronomic traits within a segregating population of breeding table grapes. *Genetics and Molecular Research*, 12(2), 951-964. <https://doi.org/10.4238/2013.April.2.11>
- Viennot-Bourgin, G. (1949). *Les champignons parasites de plantes cultivées*.
- Visker, M., Keizer, L. C. P., Van Eck, H. J., Jacobsen, E., Colon, L. T., & Struik, P. C. (2003). Can the QTL for late blight resistance on potato chromosome 5 be attributed to foliage maturity type?. *Theoretical and Applied Genetics*, 106(2), 317-325. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1021-2>
- Voss-Fels, K. P., Qian, L., Parra-Londono, S., Uptmoor, R., Frisch, M., Keeble-Gagnère, G., Appels, R., & Snowdon, R. J. (2017). Linkage drag constrains the roots of modern wheat. *Plant, cell & environment*, 40(5), 717-725.
- Wan, Y., Wang, Y., Li, D., & He, P. (2008). Evaluation of agronomic traits in Chinese wild grapes and screening superior accessions for use in a breeding program. *Vitis*, 47(3), 153-158.
- Wang, J., & De Luca, V. (2005). The biosynthesis and regulation of biosynthesis of Concord grape fruit esters, including 'foxy' methylanthranilate. *Plant J*, 44(4), 606-619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02552.x>
- Warschefskey, E., Penmetsa, R. V., Cook, D. R., & von Wettberg, E. J. (2014). Back to the wilds: tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. *Am J Bot*, 101(10), 1791-1800. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400116>
- Welter, L. J., Göktürk-Baydar, N., Akkurt, M., Maul, E., Eibach, R., Töpfer, R., & Zyprian, E. M. (2007). Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L). *Molecular Breeding*, 20(4), 359-374. <https://doi.org/10.1007/s11032-007-9097-7>
- Wiedemann-Merdinoglu, S., Prado, E., Coste, P., Dumas, V., Butterlin, G., Bouquet, A., & Merdinoglu, D. (2006). Genetic analysis of resistance to downy mildew from *Muscadinia rotundifolia*. 9th international conference on grape genetics and breeding.
- Wolkovich, E. M., García de Cortázar-Atauri, I. M.-C., I., Nicholas, K. A., & Lacombe, T. (2018). From Pinot to Xinomavro in the world's future wine-growing regions. *Nature Climate Change*, 8(1), 29-37. <https://doi.org/10.1038/s41558-017-0016-6>
- Wong, D. C. J., Gutierrez, R. L., Dimopoulos, N., Gambetta, G. A., & Castellarin, S. D. (2016). Combined physiological, transcriptome, and cis-regulatory element analyses indicate that key aspects of ripening, metabolism, and transcriptional program in grapes (*Vitis*

- vinifera* L.) are differentially modulated accordingly to fruit size. *BMC Genomics*, 17, Article 416. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2660-z>
- Yamaguchi, M., Haji, T., Miyake, M., & Yaegaki, H. (2002). Studies on the varietal differences and yearly deviation of mesocarp cell numbers and lengths and fruit weight among commercial peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] cultivars and selections, wild types, and their hybrids. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 71(4), 459-466.
- Yang, S. S., Fresnedo-Ramirez, J., Sun, Q., Manns, D. C., Sacks, G. L., Mansfield, A. K., Luby, J. J., Londo, J. P., Reisch, B. I., Cadle-Davidson, L. E., & Fennell, A. Y. (2016). Next Generation Mapping of Enological Traits in an F-2 Interspecific Grapevine Hybrid Family [Article]. *PLoS One*, 11(3), 19, Article e0149560. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149560>
- Yoshida, K., Schuenemann, V. J., Cano, L. M., Pais, M., Mishra, B., Sharma, R., Lanz, C., Martin, F. N., Kamoun, S., & Krause, J. (2013). The rise and fall of the *Phytophthora infestans* lineage that triggered the Irish potato famine. *elife*, 2, e00731.
- Zendler, D., Schneider, P., Topfer, R., & Zyprian, E. (2017). Fine mapping of Ren3 reveals two loci mediating hypersensitive response against *Erysiphe necator* in grapevine. *Euphytica*, 213(3), 23, Article 68. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1857-9>
- Zenoni, S., Ferrarini, A., Giacomelli, E., Xumerle, L., Fasoli, M., Malerba, G., Bellin, D., Pezzotti, M., & Delledonne, M. (2010). Characterization of transcriptional complexity during berry development in *Vitis vinifera* using RNA-Seq. *Plant Physiology*, 152(4), 1787-1795.
- Zhang, C., Tanabe, K., Wang, S., Tamura, F., Yoshida, A., & Matsumoto, K. (2006). The impact of cell division and cell enlargement on the evolution of fruit size in *Pyrus pyrifolia*. *Annals of Botany*, 98(3), 537-543.
- Zhang, H., Fan, X. C., Zhang, Y., Jiang, J. F., & Liu, C. H. (2017). Identification of favorable SNP alleles and candidate genes for seedlessness in *Vitis vinifera* L. using genome-wide association mapping. *Euphytica*, 213(7), 13, Article 136. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1919-z>
- Zhang, H. Y., Mittal, N., Leamy, L. J., Barazani, O., & Song, B. H. (2017, Jan). Back into the wild—Apply untapped genetic diversity of wild relatives for crop improvement. *Evolutionary Applications*, 10(1), 5-24. <https://doi.org/10.1111/eva.12434>
- Zhang, J., Wu, X., Niu, R., Liu, Y., Liu, N., Xu, W., & Wang, Y. (2012). Cold-resistance evaluation in 25 wild grape species. *Vitis*, 51(4), 153-160.
- Zhao, D., Oosterhuis, D., & Bednarz, C. (2001). Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica*, 39(1), 103-109.
- Zhao, Y. H., Guo, Y. S., Lin, H., Liu, Z. D., Ma, H. F., Guo, X. W., Li, K., Yang, X. X., Niu, Z. Z., & Shi, G. G. (2015). Quantitative trait locus analysis of grape weight and soluble solid content. *Genetics and Molecular Research*, 14(3), 9872-9881. <https://doi.org/10.4238/2015.August.19.21>
- Zheng, X., Hoegenauer, K. A., Quintana, J., Bell, A. A., Hulse-Kemp, A. M., Nichols, R. L., & Stelly, D. M. (2016). SNP-Based MAS in Cotton under Depressed-Recombination for Renlon—Flanking Recombinants: Results and Inferences on Wide-Cross Breeding Strategies. *Crop Science*, 56(4), 1526-1539.

- Zhou, Y., Massonnet, M., Sanjak, J. S., Cantu, D., & Gaut, B. S. (2017). Evolutionary genomics of grape (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*) domestication. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *114*(44), 11715-11720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1709257114>
- Zhu, G., Wang, S., Huang, Z., Zhang, S., Liao, Q., Zhang, C., Lin, T., Qin, M., Peng, M., Yang, C., Cao, X., Han, X., Wang, X., van der Knaap, E., Zhang, Z., Cui, X., Klee, H., Fernie, A. R., Luo, J., & Huang, S. (2018). Rewiring of the Fruit Metabolome in Tomato Breeding. *Cell*, *172*(1-2), 249-261 e212. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.12.019>
- Zinelabidine, L. H., Torres-Perez, R., Grimplet, J., Baroja, E., Ibanez, S., Carbonell-Bejerano, P., Marinez-Zapater, J. M., Ibanez, J., & Tello, J. (2021). Genetic variation and association analyses identify genes linked to fruit set-related traits in grapevine. *Plant Science*, *306*, 11, Article 110875. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.110875>
- Zohner, C. M., & Renner, S. S. (2019). Ongoing seasonally uneven climate warming leads to earlier autumn growth cessation in deciduous trees. *Oecologia*, *189*(2), 549-561.
- Zyprian, E., Ochssner, I., Schwander, F., Simon, S., Hausmann, L., Bonow-Rex, M., Moreno-Sanz, P., Grando, M. S., Wiedemann-Merdinoglu, S., Merdinoglu, D., Eibach, R., & Topfer, R. (2016). Quantitative trait loci affecting pathogen resistance and ripening of grapevines. *Mol Genet Genomics*, *291*(4), 1573-1594. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1200-5>
- Zyprian, E., Richter, R., Rossmann, S., Theres, K., & Töpfer, R. (2018). Molecular analysis of bunch architecture in grapevine. XII International Conference on Grapevine Breeding and Genetics 124.

Elsa CHEDID

Aptitudes agro-œnologiques des hybrides interspécifiques complexes de vigne : incidence des régions génomiques issues des espèces du genre *Vitis*

Résumé

Les espèces du genre *Vitis*, résistantes aux maladies fongiques sont utilisées comme géniteurs pour la création variétale de vigne. L'introgession des gènes de résistance des espèces sauvages pourrait introduire des caractères cultureux et organoleptiques inattendus. Mon travail a consisté à (1) mettre en évidence les liaisons génétiques entre les gènes de résistance et les déterminants génétiques de caractères agro-œnologiques et (2) mettre en relation l'espèce d'origine et les facteurs impliqués dans ces caractères. Pour cela, j'ai réalisé une analyse génétique et phénotypique sur une population d'hybrides interspécifiques de vigne portant différentes combinaisons de QTL (Quantitative Trait Loci) de résistance au mildiou et à l'oïdium. J'ai établi des cartes génétiques de cette population et identifié des QTL de phénologie, de développement végétatif, de rendement et de composition des raisins. Les liaisons génétiques entre ces différents QTL sont mises en évidence. J'ai décrit la composition des génomes des descendants en fonction de leur origine généalogique et géographique.

Mots clés

Vitis vinifera, espèces sauvages, QTL, gènes de résistance, mildiou, oïdium, caractères agronomiques

Summary

Grapevine wild relatives are used in plant breeding as a natural source of resistance to mildews. The introgression of resistance genes into varieties imply a risk of linkage drag around these genes. My work intended to (1) describe the genetic link between resistance genes and the genetic determinism of agronomical and oenological traits and (2) identify the species of origin of these genetic factors. I have conducted a phenotypic and genotypic analyses on one population of interspecific grapevine hybrids carrying different combinations of mildews resistance genes. I constructed high density genetic maps and identified QTL of phenology, vigor, yield components and berry composition. I identified the species of origin of chromosomal regions of the offspring. Finally, I studied the genetic link between all detected QTL.

Keywords

Vitis vinifera, wild species, QTL, resistance genes, powdery mildew, downy mildew, agronomical traits