



Soumis pour publication dans Cerevisia

## Revue sur les étonnantes analogies et les différences relevées entre un cône de houblon et une baie de raisin

### Partie I : pratiques culturelles, anatomie et sélection de nouvelles variétés



Jacques Gros, Marie-Lucie Kankolongo Cibaka, Sonia Collin\*

Unité de Brasserie et des Industries Alimentaires, Earth and Life Institute ELIM, Faculté d'Ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 2 box L7.05.07, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

#### ARTICLE INFO

##### Mots clés :

raisin  
vigne  
houblon (*Humulus lupulus*)  
bière  
vin

#### ABSTRACT

Nous relations récemment combien l'information abondante relative aux voies de formation des thiols polyfonctionnels du vin pouvait aider le brasseur à optimiser les arômes citronnés ou exotiques de sa bière (Gros et al., 2011, 2012, 2013a, 2013b; Nizet et al., 2013). Les analogies sont nombreuses entre ces deux matrices et tant les œnologues que les brasseurs peuvent tirer profit de cette complémentarité.

Dans cette revue bibliographique, le lecteur trouvera une description comparative du cône de houblon et de la baie de raisin. La première partie se focalise sur les aspects relatifs à leur culture et leur anatomie ainsi que sur les tendances actuelles en matière de sélection. Nous passerons ensuite en revue leurs différents constituants chimiques (constituants majeurs - Partie II, arômes - Partie III, polyphénols - Partie IV).

© 2013 The Associations of the Former Students of the Belgian Brewing Schools. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

#### Introduction

Nous relations récemment combien l'information abondante relative aux voies de formation des thiols polyfonctionnels du vin pouvait aider le brasseur à optimiser les arômes citronnés ou exotiques de sa bière (Gros et al., 2011, 2012, 2013a, 2013b; Nizet et al., 2013). Les analogies sont nombreuses entre ces deux matrices et tant les œnologues que les brasseurs peuvent tirer profit de cette complémentarité.

Dans cette revue bibliographique, le lecteur trouvera une description comparative du cône de houblon et de la baie de raisin. La première partie se focalise sur les aspects relatifs à leur culture et leur anatomie ainsi que sur les tendances actuelles en matière de sélection. Nous passerons ensuite en revue leurs différents constituants chimiques (constituants majeurs - Partie II, arômes - Partie III, polyphénols - Partie IV).

#### Pratiques culturelles

De prime abord, l'aspect physiologique amène à constater une différence évidente entre les deux matrices : la baie de raisin est

un fruit, alors que le cône de houblon est une inflorescence. Tous deux sont produits par une plante grimpante. La vigne (*Vitis vinifera* (greffon), *Vitis* en latin signifiant « vrille ») fait partie de la famille des *Vitaceae* tandis que le houblon (*Humulus lupulus* appelé aussi « Vigne du Nord », « lupulus » signifiant loup - dû au fait qu'il étouffe la végétation lui servant de support) appartient à la famille des *Cannabaceae* (Carbonneau et al., 2007).

Ces deux plantes sont pérennes. Elles sont taillées chaque hiver pour que seules les nouvelles pousses assurent la production (5 à 15 bourgeons par sarment sur le bois de vigne, 3 à 6 pousses ou « jets » par plant de houblon). Utiles pour les fixer à la treille, la vigne développe des vrilles s'enroulant au fur et à mesure de sa croissance. Les tiges du houblon s'enroulent quant à elles naturellement en respectant le sens horaire. Le plant de houblon atteint 7 m avec des racines de 1,5 m (De Keukeleire et al., 1999) tandis que la vigne ne grimpe qu'à 1,5 m avec des racines atteignant 2 à 5 m de profondeur (Huglin et Schneider, 1998).

Seuls les plants femelles de houblon sont autorisés à la culture (culture du mâle interdite, excepté en Angleterre) afin d'éviter toute pollinisation et genèse de graines dans les cônes femelles dont les acides gras sont source d'odeurs non désirées ainsi que de perte de tenue de mousse dans la bière (Neve, 1991).

Un plant de houblon vit 20 ans alors que le cep de vigne peut atteindre 100 ans. En Europe, la vigne doit habituellement avoir quatre ans pour produire un vin d'appellation contrôlée. La plupart

\* Corresponding author. Tel.: +32 10 47 21 78.  
E-mail address: [sonia.collin@uclouvain.be](mailto:sonia.collin@uclouvain.be) (S. Collin).

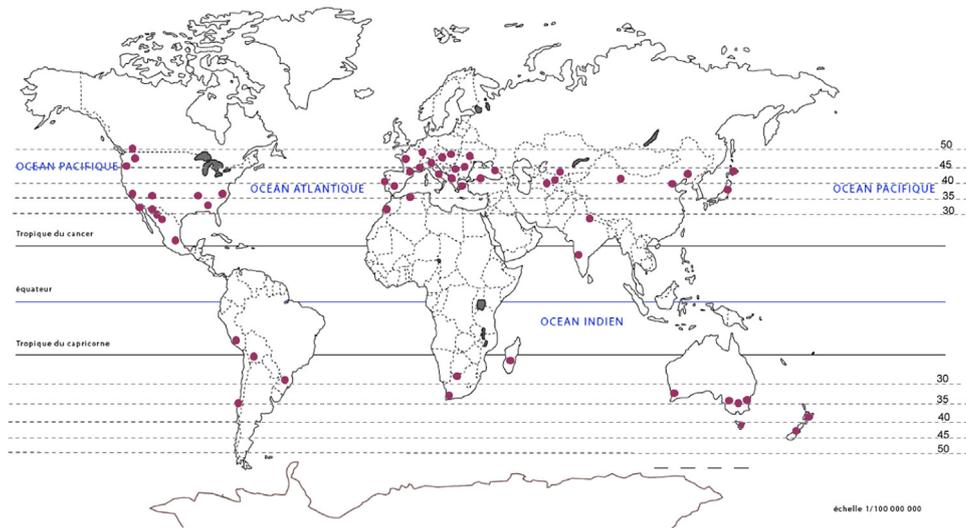


Figure 1. Localisation des zones de production de houblon.

des vignes sont arrachées lorsqu'elles atteignent la trentaine, en raison d'un rendement plus faible. Le vin de vieilles vignes offre pourtant des qualités indéniables. Ce n'est toutefois pas une obligation puisque les grands Saint Emilions et Pomerols de 1961 provenaient de vignes que l'on venait de replanter en 1956.

La culture du houblon reste confinée aux régions tempérées du globe (entre les 35<sup>ème</sup> et 55<sup>ème</sup> degrés de latitude – Figure 1) où elle couvre une superficie de 60 000 hectares, produisant ainsi 115 000 tonnes de cônes par an. La production provient majoritairement d'Europe centrale et du Nord-Ouest des Etats-Unis. Des tentatives de réintroduction sont actuellement en cours au Québec. Exprimées en composés amers, les récoltes procurent 9000 tonnes d'acides *alpha* permettant une production de bière de 1 900 millions d'hectolitres (données FAO, 2010). La vigne, quant à elle, pousse essentiellement entre les 32<sup>ème</sup> et 52<sup>ème</sup> degrés de latitude Nord et entre 26° et 45° au Sud (l'hémisphère Nord étant plus chaud pour une même latitude) (Figure 2). L'effet de latitude sur les saveurs du vin est considérable. Aux hautes latitudes, l'été est plus court et plus frais mais les heures d'ensoleillement sont plus nombreuses, d'où un meilleur rendement de la photosynthèse, une meilleure conservation de l'acidité et un épanouissement optimal des qualités organoleptiques. Le raisin mûrit plus vite dans les hautes latitudes: il y a 100 jours entre la nouaison et la vendange dans

le Bordelais alors qu'en Californie, on atteint 150 jours. La température est bien sûr également inversement proportionnelle à l'altitude. Les vendanges seront plus tardives mais plus riches en saveurs dans les montagnes, à condition toutefois que l'on soit en mesure d'atteindre une bonne maturation. La qualité du sol est un autre paramètre prépondérant. Les sols humides (ex.: argile..) sont froids, les terrains plus perméables (ex.: grèves de Pessac-Léognan, ardoises de Moselle..) plus chauds. Assez étonnamment, peu de données de ce type sont aujourd'hui disponibles pour optimiser la qualité des arômes du houblon. Les vignobles couvrent 8 millions d'hectares (40% en Europe méridionale) pour un volume total de 300 millions d'hectolitres de vin produits (données FAO, 2004). Plusieurs pays ont subventionné les arrachages durant les dernières décennies; cette superficie est par conséquent largement inférieure à ce qu'elle a été dans les années 70. On observe toutefois une légère remontée, en particulier grâce aux pays comme l'Afrique du Sud, la Nouvelle-Zélande, le Chili et l'Argentine. Des cépages nobles ont souvent remplacé d'autres plus médiocres.

Le rapport entre surface de culture et volume de boisson alcoolisée qui en dérive s'avère très différent entre les deux produits. Le raisin constitue l'unique matière première du vin, lui apportant non seulement la matière fermentescible essentiellement au travers de sa pulpe (mésocarpe) mais aussi les arômes et les

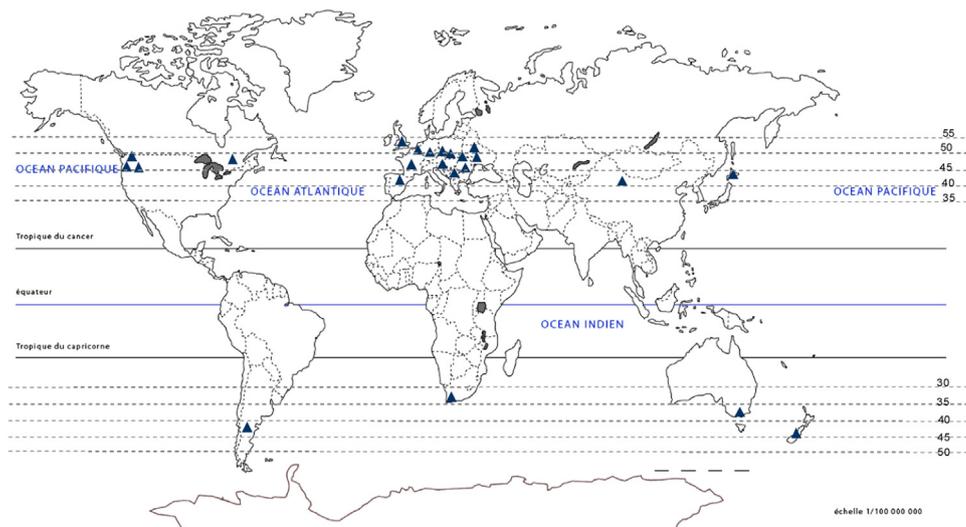
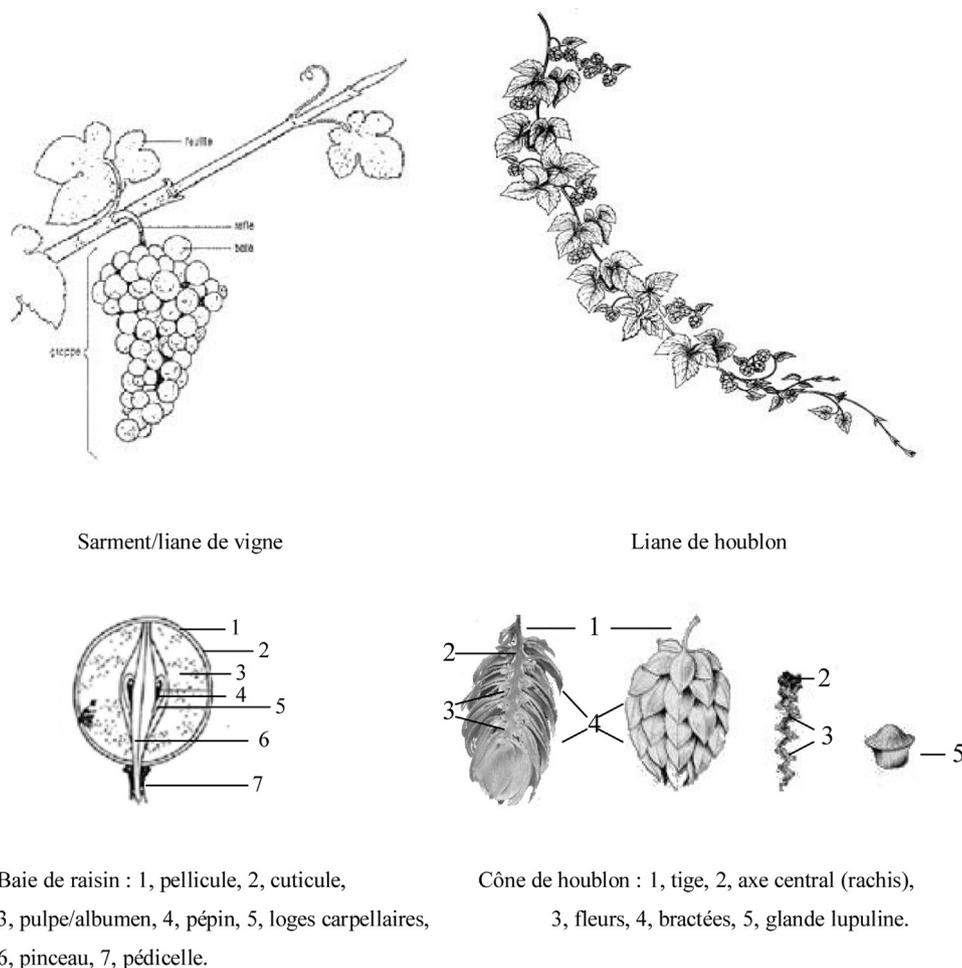


Figure 2. Localisation des zones de production de raisin.



**Figure 3.** Anatomie compar e de la baie de raisin (a) et du c ne de houblon (b).

polyph nols au travers de sa pellicule (exocarpe) (Rib reau-Gayon *et al.*, 2006). Le houblon, par contre, ne repr sente quantitativement qu'une source mineure des divers constituants de la bi re (Moll et De Blauwe, 1994). Ajout  en moyenne   raison de 0,2% dans le mo t (1/500 en poids), le houblon contribue tr s peu aux constituants prot iques et saccharidiques du mo t, comparativement au malt.

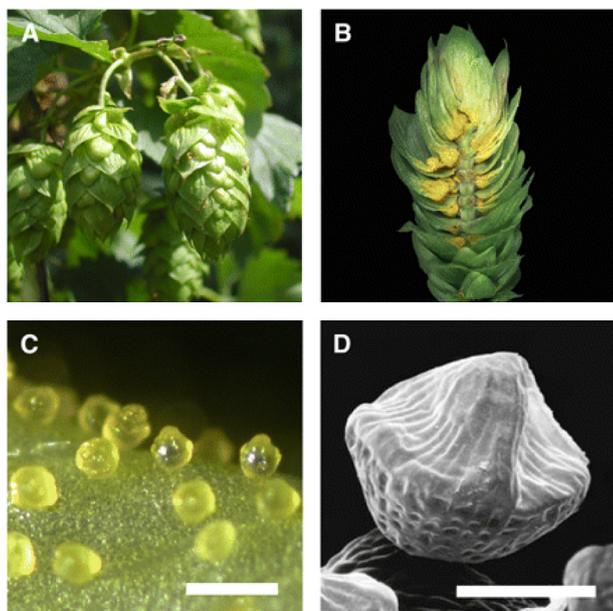
Tant la vigne que le houblon sont sujets   de nombreuses maladies cryptogamiques tels l'o dium ou le mildiou. Ce dernier se soigne en pulv risant la bonne vieille bouillie bordelaise, solution aqueuse de sulfate de cuivre et de chaux. Attention, ce cuivre peut  tre toutefois responsable de l'an antissement de beaux ar mes citronn s et exotiques, tant dans des c pages comme le Sauvignon que pour les vari t s de houblon Nelson Sauvign ou Citra. On note ces derni res ann es un vif int r t pour l'agriculture biologique, tant pour la vigne que pour le houblon (ex.: Poperinge en Belgique). Sous certains climats frais et humides, la lutte raisonn e est probablement plus adapt e. Au-del  de la viticulture biologique, on trouve la biodynamie o  l'on s'attache   am liorer la sant  du sol et de la vigne en harmonie avec le mouvement des plan tes et les forces cosmiques. La pratique est devenue fr quente m me pour de tous grands vins (ex.: domaine de la Roman e-Conti), mais reste anecdotique dans le domaine du houblon (ex.: quelques rares essais pr s du Lac de Constance en Allemagne).

### Anatomie compar e

Les feuilles des deux plants sont oppos es, avec 3   5 lobes pour le houblon, et 1   9 lobes pour la vigne, selon les c pages (Carbonneau *et al.*, 2007) (Figure 3). Anatomiquement, les baies

consistent en un embryon (dans le p pin, 4   la Figure 3), un albumen (pulpe, 3) et un t gument (pellicule et cuticule, 1 et 2; Figure 3). Le m socarpe (chair) est impliqu  dans le stockage du sucre alors que l'exocarpe (la pellicule) est le centre de production et de stockage des huiles et des compos s ph noliques et pigment s (Winkler *et al.*, 1974; Ollat *et al.*, 2002). Ce n'est qu'  partir de l'anth se (ouverture de la fleur) que les baies se forment, que les structures s' tablissent, que les p pins se d veloppent et enfin que les cellules du p ricarpe se divisent (jusqu'  40 jours post-anth se; Jona et Botta, 1998). L'albumen repr sente la plus grande source de mati re pour le mo t (Figure 3). Les p pins rev tent aussi de leur importance car tr s riches en tannins (Rib reau-Gayon *et al.*, 2000). Leur nombre peut aller jusqu'  11 par baie (Bioletti, 1938) mais l'id al est de ne pas d passer quatre pour obtenir un vin  quilibr .

De son c t , le c ne est un ensemble de fleurs fix es au rachis, prot g es par les bract es (feuilles) (l gende 4, Figure 3 et Figure 4 B). Les fleurs, oppos es deux   deux, apparaissent aux aisselles des feuilles en mai; en grandissant, elles deviendront les c nes de houblon (Figure 4 A et B). Les mol cules am res et odorantes sont biosynth tis es et accumul es exclusivement dans les trichomes glandulaires   la base des bract es, encore appel s glandes lupulines (Figure 4 C et D) (De Keukeleire, 1993; O'Rourke, 1994). Il existe deux types de glandes: les glandes peltastes (en forme de bouclier; Figure 5 A et B), contenant 100   200 cellules, et les glandes bulbeuses bien plus petites contenant huit cellules lorsque le c ne arrive   maturit  (Figure 5 C) (Kavalier *et al.*, 2011). La r colte des c nes s'effectue juste avant qu'ils ne s'ouvrent. Le s chage (jusqu'  60  C) permet de r duire la teneur en eau   10%, ceci   des



**Figure 4.** Morphologie des cônes de houblon et des glandes lupulines (A) de la variété Taurus. (B) Coupe longitudinale d'un cône montrant les glandes lupulines à la base des bractéoles. (C) Image microscopique de glandes lupulines à maturité. Barre = 500  $\mu\text{m}$ . (D) Scan au microscope électronique d'une glande lupuline. Barre = 100  $\mu\text{m}$ . (Nagel et al., 2008).

fins de conservation (une récolte par an et par hémisphère) (Moir, 2000).

### Sélection de nouvelles variétés

Huit mille variétés de vigne sont à ce jour répertoriées. Le même cépage peut toutefois être connu sous des noms différents de même qu'un même nom est parfois donné à des cépages distincts (Tableau 1). La capacité de mutation de la vigne permet à une variété de s'adapter dans un terroir donné. La sélection massive par bouturage des meilleurs plants du vignoble assure au viticulteur une copie conforme de l'original (clone). En laboratoire, la sélection clonale permet en plus d'éliminer les maladies virales de la vigne (suivi durant une quinzaine d'années). Des essais de vignes transgéniques sont également en cours, les chercheurs visant en priorité la résistance au mildiou et à l'oïdium ainsi qu'au froid. Heureusement, contrairement aux céréales, la vigne une fois plantée reste de longues années en place, ce qui la protège certainement d'une évolution trop rapide guidée par des géants de l'agro-industrie.

La Tableau 2 répertorie près de 200 variétés de houblon. Le houblon a été initialement utilisé pour ses propriétés conservatives.

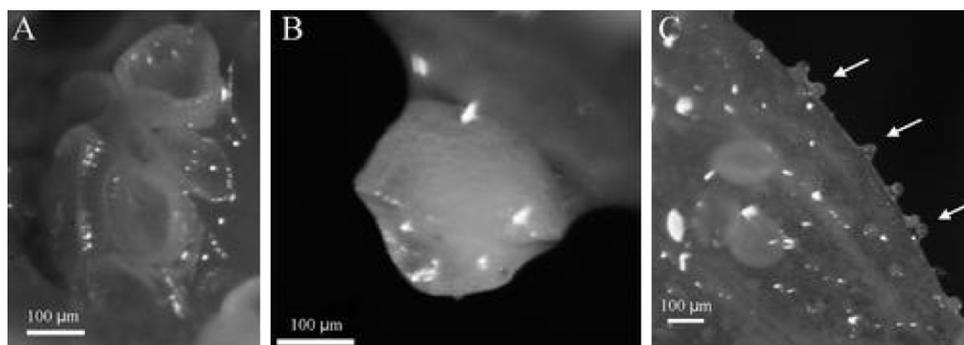
C'est bien plus tard que l'on s'est intéressé à ses constituants amers. Des programmes gouvernementaux de développement de variétés avaient déjà été lancés dans les années 1950 et 60, principalement en Nouvelle-Zélande (Hort Research Hop Breeding Program) et aux États-Unis (Hop Research Council). Ils avaient principalement pour objectif de développer de nouvelles variétés agronomiquement plus performantes (meilleurs rendements notamment grâce à une résistance supérieure aux maladies telles que mildiou, *Verticillium* ou tâches annulaires nécrotiques). La procédure de développement d'une nouvelle variété prend entre 10 et 20 ans. Après un premier lancement au début des années 60 de variétés diploïdes résistantes, les efforts se sont portés sur le développement de variétés triploïdes sans graines issues de parents tétraploïdes (obtenus par traitement chimique interférant dans la division cellulaire ou réalisation de croisements) (Beatson, 1993). Ces variétés triploïdes offrent en général un plus grand rendement de production en terme de biomasse de cônes à l'hectare (Beatson et al., 2003). Elles permettent aussi d'atteindre des teneurs en composés amers et en huiles plus élevées.

En 1960, la variété Pride of Ringwood était la plus productive en acides  $\alpha$ , atteignant 11% (m/m). En 1976, des houblons super  $\alpha$  atteignaient 14% (Nugget, commercialisé en 1981). Aujourd'hui, certaines variétés avoisinent les 16 à 20% de leur masse en acides  $\alpha$ . On compte parmi celles-ci les variétés américaines Apollo, Bravo, Millenium, Summit, Columbus/Tomahawk/Zeus, Super Galena ou Warrior, les variétés allemandes Taurus Magnum et Herkules ou encore les variétés Southern Cross ou Pacific Gem de Nouvelle-Zélande. Certaines variétés telles que Horizon, Phoenix, Agnus, Galaxi et Super Pride conjuguent les qualités d'un Super  $\alpha$  et des aromatiques ; on les dénomme « Dual ».

Les prédictions de Beatson et al. en 2002 sur l'évolution du marché du houblon se sont révélées justes : les variétés aromatiques qui ne représentaient que 20% du volume de houblon en 1997 atteignent aujourd'hui près de 50% de la production Néo-Zélandaise (Figure 6). Ainsi, la variété Nelson Sauvin est passée de 2% de la surface des cultures de houblon en 2000, à 13% aujourd'hui. La variété Motueka, aux notes de citron vert et de fruits tropicaux, a déjà atteint 7% de leur production.

Par leurs notes olfactives attrayantes et leurs seuils de perception extrêmement bas, les thiols polyfonctionnels ont révolutionné tout le secteur du houblon. Après la variété Nelson Sauvin aux arômes rappelant ceux d'un vin de Sauvignon blanc, d'autres nouvelles variétés aux caractéristiques aromatiques exceptionnelles ont vu le jour dans différentes régions du monde (ex: Citra et Mosaic aux USA, Hallertau Blanc, Huell Melon, Mandarina Bavaria et Polaris en Europe).

Cette évolution répond à une demande de plus en plus grande des consommateurs pour des bières aux arômes novateurs. Dans ce contexte, il n'est pas étonnant que les microbrasseries portant le houblon en fer de lance, aient vu leur volume de production



**Figure 5.** Trichomes de cônes de houblon. (A) Trichomes peltastes avant la sécrétion, (B) trichomes peltastes contenant les biosecrétions, (C) trichomes bulbeux entièrement développés (flèches) contenant les sécrétions (Kavalier et al., 2011).

**Tableau 1**

Cépages de vigne cultivés pour la production de raisin œnologique dans le monde.

Nom des cépages de vigne cultivés dans le monde
Abouriou
Acolon
Agiorgitiko (Mavro nemeas)
Aglianico
Aidani
Aidani Mavro
Airen
Albana (Greco di Ancona)
Albana gentile di Bertinoro
Albarino (Albarin blanco; Alvarinho, Cainho branco)
Albarola
Albillo
Aleatico
Alfrocheiro preto (Pé de rato)
Alicante bouschet
Aligoté
Amigne
Ancellotta
Antao vaz
Aramon
Arbois
Arinto (Pederna)
Arinto cachuda
Arinto do dao
Arinto galego
Arinto miudo
Arneis
Arnsburger
Arrufiac
Assario branco (Arinto, Malvazia fina)
Assyrtico
Athiri
Aubun
Aubun vert
Aurore
Auxerrois
Avesso
Azal branco
Azal tinto
Bacchus
Bachet noir
Baco
Baga (Bago de louro, Poerininha, Tinta bairrada, Tinta de baga, Tinta fina)
Barbarossa (Barberoux)
Barbera
Barbera d'Asti
Barbera dolce
Barbera fine
Barbera forte
Barbera grossa
Barbera riccia
Barbera vera
Baroque (Barroque)
Bastardo (Mana ardonna, Merenzao)
Beaunoir
Bical
Black Muscat
Blanc de Morgex
Blanc fumé
Blauburger
Blauburgunder
Blauer portugieser (Badener, oslauer)
Blaufrankisch (Franconia, Frankovka)
Blue oporto
Boal
Boal bagudo
Boal bonifacio
Boal branco
Boal cachudo
Boal carrasquenho
Boal de Alicante
Boal espinho
Bobal
Bogazkere
Bombino bianco (Pagadebit, Straccia cambiale, Trebbiano bruzo)
Bonarda

Tableau 1 (Suite)

Bonarda di cavaglia
Bonarda di gattinara
Bonarda grossa
Bonarda novarese
Bonarda piccola
Bonarda piemontaise
Bonarda pignola
Borrado das moscas
Bourboulenc
Bouvier
Brachetto
Braquet
Brauner veltliner
Brown muscat
Bual
Bukettraube
Cabernet dorio
Cabernet dorsa
Cabernet franc (Bordo, Bouchet, Cabernet frank)
Cabernet sauvignon (Bidure, Petite vidure)
Calabrese
Caladoc
Camarate
Canaiolo
Canaiolo bianco (Drupeggio)
Canaiolo nero
Cannonau
Carignan (Carignano, Carinena)
Carmenère (Grande vidure)
Cassady
Castelao (Bartolomeu, Bastardo espanhol, Mortagua de vide branca, Tinta merousa, Tincadeira)
Castelao nacional (Castelao portugues)
Catarratto
Catawba (Francher kello white, Mammoth catawba)
Cesanese
César
Chambourcin
Chancellor
Charbonneau
Charbono
Chardonnay
Chardonnay musqué
Chardonnay rose
Chasan
Chasselas (Fendant, Moster, Perlan, Wälscher)
Chasselas de courtilier
Chasselas de Genève
Chasselas rose
Chenin blanc (Pineau, Pineau de la Loire, Pinot blanco)
Cienna
Cinsault
Clairette
Clairette grise
Clairette ronde
Colombard
Complexa
Concord
Cortese
Corvina
Corvinone
Counoise
Courbu noir
Criolla grande
Croatina
Crouchen (Cape riesling, Clare riesling, Paarl riesling, South african riesling)
Cygne blanc
Delaware
Dimiat
Dolcetto (Douce noire, Ormeasco)
Domina
Dona blanca (Dona branca)
Dornfelder
Duras
Dureza
Durif
Dutchess
Early calabrese
Ehrenfelser

Tableau 1 (Suite)

Elbling  
 Encruzado  
 Erbaluce  
 Esgana cao  
 Espadeiro  
 Faber  
 Falanghina  
 Favorita  
 Fer (Fer servadou)  
 Fernao pires  
 Feteasca  
 Feteasca alba  
 Feteasca neagra  
 Feteasca ragala (Kiralileanyka)  
 Fiano  
 Folle blanche (Gros plant, Piquepoul)  
 Folle noire (Jurançon)  
 Franc noir de la Haute-Saône  
 Frappato nero  
 Freisa  
 Freisa di chieri  
 Freisa grossa  
 Freisa piccola  
 French colombar  
 Fncusa  
 Frontignac  
 Frühroter veltliner  
 Furmint (Mosler, Zapfner)  
 Gaglioppo  
 Gamay  
 Gamay beaujolais  
 Gamay blanc gloriod  
 Gamay de bouze  
 Gamay de castille  
 Gamay de chaudenay  
 Gamay fréaux  
 Gamay mourot  
 Gamay noir  
 Garganega  
 Garnacha blanca  
 Garnacha tintorera  
 Gelber muskateller  
 Gewurztraminer (Drumin, Heida, Heiden, Liwora, Mala dinka, Païen, Pinat  
 cervena, Princ, Rotclevner, Roter traminer, Rusa, Termano aromatico,  
 Traminac, Tramini)  
 Godello (Verdello)  
 Goldmuskateller  
 Gouais blanc  
 Gouveio  
 Graciano (Morrastel)  
 Grasa  
 Grauburgunder  
 Gray riesling  
 Grecanico dorato  
 Grechetto  
 Greco bianco  
 Greco nero  
 Greco di tufo  
 Grenache gris  
 Grenache noir (Aragon, Aragones, Garnacho tinto, Garnaxta, Granaccia,  
 Granacha, Garnacha tinta, Tinto aragones)  
 Grenache rose  
 Grignolino  
 Grillo  
 Grolleau (Groslo)  
 Grolleau gris  
 Gropello  
 Gros manseng  
 Gros pinot blanc  
 Gros syrah  
 Gros verdot  
 Grüner veltliner  
 Gutedel  
 Harriague  
 Harslevelü  
 Helfensteiner  
 Herolrebe  
 Hondarrabi beltza  
 Hondarrabi zuri

Tableau 1 (Suite)

Humagne blanche  
 Humagne rouge  
 Huxelrebe  
 Incrocio  
 Inzolia (Ansonica, Anzonica)  
 Irsay oliver (Irsai oliver)  
 Izsaki (Kadarka blanche)  
 Jacquère  
 Jaen  
 Jaen blanco  
 Joao de Santarem (Santaren)  
 Johannisberg (Silvaner)  
 Johannisberg riesling  
 Kadarka (Gamza)  
 Kekfrankos  
 Keknyelu  
 Kékoporto (Oporto)  
 Kerner  
 Klevner (Clevner)  
 Knipperlé  
 Kotsifali  
 Lado  
 Lagrein  
 Lambrusco  
 Lambrusco grasparossa  
 Lambrusco salomino  
 Lambrusco sorbara  
 Laski rizling  
 Leanyka  
 Lemberger  
 Len de l'el  
 Lexia  
 Limberger  
 Limnio  
 Listan  
 Listan negro  
 Lladoner pelut (Garnacha peluda, Grenache poilu)  
 Loureiro  
 Macabeo (Maccabeo, Maccabeu)  
 Madeleine angevine  
 Magaratch bastardo  
 Magaratch ruby  
 Malagousia (Malagoussia)  
 Malbec (Cot, Malbeck)  
 Malmsey  
 Malvasia  
 Malvasia di bosa  
 Malvasia di cagliari  
 Malvasia di candia  
 Malvasia fina  
 Malvasia di grottaferrata  
 Malvasia istriana  
 Malvasia di lazio  
 Malvasia delle lipari  
 Malvasia nera  
 Malvasia di planargia  
 Malvasia puntinata  
 Malvasia rei  
 Malvasia rosada  
 Malvasia de san jorge  
 Malvasia di toscana  
 Malvoisie  
 Mammolo  
 Mandelari  
 Manzoni  
 Maréchal Foch  
 Margarita  
 Maria gomes  
 Marsanne (Ermitage, Grosse roussette)  
 Marzemino  
 Mauzac  
 Mauzac noir  
 Mavro  
 Mavrodaphne  
 Mavrud  
 Mazuelo  
 Melnik  
 Melon de Bourgogne  
 Mencia

Tableau 1 (Suite)

Mendoza  
 Merlot (Médoc noir, Merlau, Merlot noir)  
 Merlot blanc  
 Meunier (Dusty miller, Farineux, Noirin enfariné, Müller-traube, Pinot meunier)  
 Misket  
 Mission (Criolla chica)  
 Molette  
 Molinara  
 Monastrell  
 Mondeuse blanche  
 Mondeuse noire  
 Monica  
 Montepulciano  
 Morellino  
 Morillon  
 Morio-muskat  
 Moristel  
 Moscadello  
 Moscatel  
 Moscatel de Alejandria  
 Moscatel de Espana  
 Moscatel de grano menudo  
 Moscatel de Frontignan  
 Moscatel gordo blanco  
 Moscatel de Malaga  
 Moscatel de Setubal  
 Moscato  
 Moscato di Alexandria  
 Moscato d'Asti  
 Moscato blanco  
 Moscato canelli  
 Moscato giallo  
 Moscato rosa  
 Moschofilero  
 Mourisco  
 Mourvèdre (Esparte, Morastell, Morrastel)  
 Müller-thurgau  
 Müllerebe  
 Muscadel  
 Muscadelle  
 Muscadet  
 Muscardin  
 Muscat  
 Muscat d'Alexandrie  
 Muscat blanc à petits grains  
 Muscat d'Alsace  
 Muscat de Colmar  
 Muscat Dr Hogg  
 Muscat de Frontignan  
 Muscat gordo blanco  
 Muscat de Hambourg  
 Muscat de Lunel  
 Muscat ottonel  
 Muscat de Rivesaltes  
 Muscat romain  
 Muscat de Saumur  
 Muskadel  
 Muskat-Ottonel  
 Muskat-Silvaner (Sylvaner)  
 Muskateller  
 Muskotaly  
 Napa gamay Nebbiolo  
 (Chiavennasca, Picutener)  
 Negoska  
 Negra corriente  
 Negra mole 5negramoll)  
 Négrette (Pinot st george)  
 Negroamaro  
 Negru de dragasani  
 Nerello  
 Nerello cappuccio  
 Nerello mascalese  
 Nero d'Avola (Calabrese nero)  
 Neuburger  
 Niagara  
 Nielluccio  
 Nocera  
 Nosiola

Tableau 1 (Suite)

Nuragus  
 Oeillade  
 Olasz rizling  
 Ondenc  
 Optima  
 Orange muscat  
 Oremus  
 Ortega  
 Ortrugo  
 Oz  
 Paderna  
 Pais (Negra peruana)  
 Palomino basto  
 Palomino fino (Fransdruif, Golden chasselas)  
 Palomino de Jerez  
 Pansa blanca  
 Pardillo  
 Parellada  
 Pedro Gimenez  
 Pedro Ximenez (Px)  
 Peloursin  
 Periquita  
 Perricone  
 Perrum  
 Petit bouschet  
 Petit courbu (Courbu)  
 Petit manseng  
 Petit rouge  
 Petit verdot  
 Petite arvine  
 Petite sirah  
 Petite syrah  
 Peurion  
 Picolit  
 Picpoul (Piquepoul)  
 Piediroso  
 Pigato  
 Pignola  
 Pignolo  
 Pineau d'aunis  
 Pinot beurot  
 Pinot bianco  
 Pinot blanc (Beli pinot)  
 Pinot chardonnay  
 Pinot droit  
 Pinot fin  
 Pinot grigio  
 Pinot gris (Tokay-pinot gris)  
 Pinot liébault  
 Pinot nero  
 Pinot noir (Blauer spätburgunder, Burgundac crni, Noirien, Pineau, Savagnin noir)  
 Pinot tordu  
 Pinotage  
 Plavac mali  
 Portugieser (Oporto, Portugais bleu, Portugaljka, Portugizac crni)  
 Posip  
 Poulsard  
 Pressac  
 Preto martinho  
 Prieto picudo  
 Primitivo  
 Procanico  
 Prosecco  
 Prugnolo gentile  
 Rabo de ovelha (Rabigato)  
 Rabo de ovelha tinto  
 Raboso  
 Raboso piave (Raboso friulara)  
 Raboso veronese  
 Ramisco  
 Refosco  
 Refosco d'Istria  
 Refosco nostrano  
 Refosco dal peduncolo rosso  
 Refosco del terrano (Cagnina, Teran)  
 Reichensteiner  
 Rhoditis  
 Ribolla

Tableau 1 (Suite)

Ribolla gialla (Rebula)  
 Rieslaner  
 Riesling (Rhein riesling, Rhine riesling, Weisser riesling, White riesling)  
 Riesling italico  
 Riesling renano  
 Riesling-sylvaner (Rizling zilvani)  
 Rivaner  
 Rizling  
 Rkatsiteli (Baiyu)  
 Robola (Rebula)  
 Roditis  
 Roi des noirs  
 Rolle  
 Romorantin  
 Rondinella  
 Roriz  
 Rosenmuskateller  
 Rossese  
 Rossola nera  
 Rossolo  
 Roter gutedel  
 Roter muskateller  
 Roter veltliner  
 Rotgipfler  
 Roublot  
 Roupeiro (Alva, Codega)  
 Roussanne (Bergeron, Roussette)  
 Roussanne du Var  
 Roussette (Altesse)  
 Ruby cabernet  
 Ruché (Rouchet)  
 Ruländer  
 Sacy  
 Sagrantino  
 Sämling  
 Samtrot  
 Sangiovese (Brunello, Sangiovetto)  
 Sankt laurent  
 Saperavi  
 Sauvignonasse (Sauvignon vert)  
 Sauvignon blanc  
 Sauvignon gris  
 Sauvignon rosé  
 Savagnin (Heida)  
 Savagnin rose (Heiligensteiner Klevener, Traminer)  
 Savatiano  
 Scheurebe  
 Schiava  
 Schiava gentile (Kleinvernatsch)  
 Schiava grigia (Grauvernatsch)  
 Schiava grossa (Grossvernatsch)  
 Schioppettino (Ribolla nera)  
 Schönburger  
 Schwarzwiesling  
 Sciacarello  
 Scuppernong  
 Seibel  
 Sémillon (Boal, Hunter valley riesling, Wyndruif)  
 Sercial (Ceréal)  
 Seyval blanc  
 Shiraz  
 Siegerrebe  
 Sison  
 Sousao  
 Spagna  
 Spanna  
 Spätburgunder  
 Steen  
 Sultana  
 Sumoll  
 Sylvaner (Grüner sylvaner,  
 Johannisberg, Silvaner)  
 Syrah  
 Szürkebarat  
 Tamñoasa  
 Tamñoasa ramâneasca  
 Tannat  
 Tarrango  
 Teinturier du Cher

Tableau 1 (Suite)

Tempranillo (Aragonez, Cencibel,  
 Ojo de liebre, Tempranilla,  
 Tinta roriz, Tinto de Madrid,  
 Tinto del pais, Tinto de la Rioja,  
 Tinto de Santiago,  
 Tinto de Toro, Ull de llebre)  
 Tempranillo peludo  
 Teroldego  
 Terrantez (Truel)  
 Terret  
 Tinta amarela  
 Tinta aragonez  
 Tinta barroca  
 Tinta caiada  
 Tinta francisca  
 Tinta miuda  
 Tinta negra mole  
 Tintilla  
 Tinto cao  
 Tinto fino  
 Tocai  
 Tocai friulano  
 Tocai italico  
 Tokay  
 Tokay d'Alsace  
 Torbato  
 Torrontes  
 Torrontes mendocino  
 Torrontes riojano  
 Torrontes sanjuanino  
 Touriga  
 Touriga franca  
 Touriga nacional (Mortagua)  
 Trajadura  
 Traminer  
 Trebbiano (Thalia)  
 Trebbiano campolese  
 Trebbiano della fiamma  
 Trebbiano gallio  
 Trebbiano di lugana  
 Trebbiano romagnolo  
 Trebbiano di soave  
 Trebbiano toscano  
 Trebbiano veronese  
 Treixadura  
 Tresallier  
 Trincadeira (Crato preto, Mortagua,  
 Murteira)  
 Trollinger (Blauer trollinger)  
 Trousseau  
 Trousseau gris  
 Ugni blanc (Rossola bianca, Saint-emilion, Thalia)  
 Uva rara  
 Uva rara  
 Uva di troia  
 Valdepenas  
 Valdiguie  
 Valenciana  
 Valpolicella  
 Veltlin zelene  
 Veltliner  
 Veltlinkske zelené  
 Verdeca  
 Verdejo  
 Verdelho  
 Verdicchio  
 Verduzzo  
 Verduzzo friulano  
 Vermentino (Malvoisie de Corse)  
 Vernaccia  
 Vernatsch  
 Vespaiolo (Vespaiola, Vesparolo)  
 Vespolina (Ughetta)  
 Vidal  
 Vinhao  
 Viognier  
 Viosinho  
 Vital  
 Viura

Tableau 1 (Suite)

Weissburgunder (Weisserburgunder)
Welschriesling (Grasevina, Rizling vlassky)
Wildbacher (Blauer wildbacher)
Xarel-lo
Xynisteri
Xynomavro
Zeta
Zibibbo
Zierfandler
Zinfandel
Zöldveltelini
Zweigelt (Blauer zweigelt, Zweigeltrebe)

doubler entre 2005 et 2011 pour atteindre aujourd'hui 5% du marché mondial (Brewers Association).

Neuf critères doivent désormais être pris en compte par les sélectionneurs de houblon : les teneurs en acides *alpha* et *beta*, la part de cohumulone, la qualité des arômes et tout particulièrement l'originalité des notes soufrées, la résistance aux nuisibles, les qualités de conservation, le rendement de production, la taille

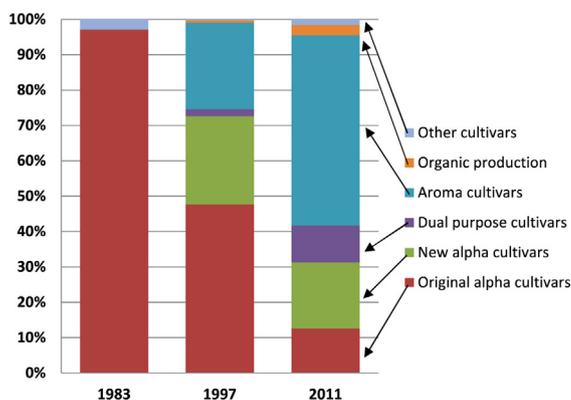


Figure 6. Evolutions par catégorie de la production Néo-Zélandaise de houblon sur 30 années (Beatson et Alspach, 2002).

Tableau 2

Variétés de houblon cultivées dans le monde. Pays d'origine et zones de culture principales entre parenthèses. \* variétés ≥ 7% acides *alpha*. \*\* variétés de houblon dites Dual (qualités aromatiques et teneur en acides *alpha* > 7%, m/m).

Admiral * (UK)	Furano Laura (Jpn)	Northern Brewer * ** (UK, Ger., Fra., USA)	Southern Dawn * (South Afr.)
Agnus * (Cz Rep.)	Furano Royal Green (Jpn)	Nugget * (USA, Ger., Fra., Spa., Ukr.)	Southern Promise * ** (South Afr.)
Ahtanum (USA)	Furano Special (Jpn)	Oktawia * (Pol.)	Southern Star * (South Afr.)
Alta * (Ukr.)	Gaidamatskyi (Ukr.)	Olympic * (USA)	Sovereign (UK)
Amarillo * (USA)	Galaxy (Aus.)	Opal (Ger.)	Spalter (Ger.)
Apollo * (USA)	Galena * (USA)	Orion (Ger.)	Spalter Select (Ger.)
Aquila * (USA)	Glacier (USA)	Outeniqua * (South Afr.)	Starovolynskiy aromatychnyi (Ukr.)
Aramis (Fra.)	Golden Star * (Jpn)	Pacific Gem * (NZ)	Sterling (USA)
Aroma (Serb.)	Golding (UK, USA, NZ)	Pacific Jade * (NZ)	Sticklebract * (NZ)
Backa (Serb.)	Green Bullet * ** (NZ)	Pacifica (NZ)	Strisselspalter (Fra., USA)
Backe (UK)	Hallertau Blanc (Ger.)	Palisade (USA)	Styrian Golding (Slov.)
Banner * (USA)	Hallertauer (Ger., USA)	Perle (Ger., Pol., Spa., Ro., USA)	Styrian Golding Bobek (Slov.)
Bitter Gold * (USA)	Hallertauer Magnum * (Ger., Pol., Slov., Fra., Spa., Ro., USA)	Phoenix * (UK)	Styrian Golding Cerera (Slov.)
Boadicea * ** (UK)	Hallertauer Merkur * (Ger., Ro.)	Pilgrim * (UK)	Styrian Savinjski Golding (Slov., Fra., NZ)
Bohemie (Cz Rep.)	Hallertauer Mittelfrüh (Ger., USA)	Pilot * (UK)	Summer (Aus.)
Bor (Cz Rep.)	Hallertauer Taurus * (Ger., Pol.)	Pioneer * (UK)	Summit * (USA)
Bouclier (Fra.)	Hallertauer Tradition (Ger., Fra)	Polaris * ** (Ger.)	Super Galena * (USA)
Bramling (USA)	Hallertauer Tradition (Ger., Pol.)	Poliskyi (Ukr.)	Super Pride * (Aus.)
Bramling Cross (UK)	Harmonie (Cz Rep.)	Premiant (Cz Rep., Slov.)	Super Styrian Aurora (Slov.)
Bravo * (USA)	Helga (Aus.)	Pride * (Aus.)	Sybilla (Pol.)
Brewers Gold * (UK, Ger., Fra., Ro., USA)	Herkules * (Ger.)	Pride of Ringwood * (Aus.)	Sylva (Aus.)
Bullion * (USA)	Hersbrucker Spät (Ger.)	Progress (UK)	Talisman * (USA)
Calypso * ** (USA)	Horizon * ** (USA)	Promin * (Ukr.)	Target * (USA)
Cascade (USA, UK, Aus., NZ)	Huell Melon (Ger.)	Qingdao dahua * (China)	Tettananger (Ger., USA)
Centennial * ** (USA)	Hüller Bitter * (Ger., Ro.)	Rakau * ** (NZ)	Tomahawk * (USA)
Challenger * (UK)	Iunga * (Pol.)	Record * (Belg., Ger.)	Topaz (Aus.)
Chelan * (USA)	Kaikigane (Jpn)	Relax (Ger.)	Triskel (Fra.)
Chinook * ** (USA, NZ)	Kazbek (Cz Rep.)	Ringwood * (Aus.)	Triumpf (Ukr.)
Citra * ** (USA)	Kirin (Jpn)	Riwaka (NZ)	Ukrainskyi Aromatychnyi (Ukr.)
Cluster * ** (USA, Aus.)	Klon-18 (Ukr.)	Rubin * (Cz Rep.)	Ultra (USA)
Columbia (USA)	Kohatu (NZ)	SA-1 (China, Jpn)	Vanguard (USA)
Columbus * (USA, Fra., Spa.)	Liberty (USA)	Saaz (Cz Rep., Slov., US)	Vital * (Cz Rep.)
Comet * (USA)	Limbus (Pol.)	Saaz Late (Cz Rep.)	Waimea * (NZ)
Crystal (USA)	Little Star (Jpn)	Saaz Special (Cz Rep.)	Wai-ti (NZ)
Delta (USA)	Lomik (Pol.)	Saazer (Cz Rep., Ger.)	Wakatu (NZ)
Dr Rudi * ** (NZ)	Lubelski (Pol.)	Santiam (USA)	Warrior * (USA)
Early Choice (UK)	Lublin (Cz Rep.)	Saphir (Ger.)	Whitbreads (UK)
El Dorado * ** (USA)	Mandarina Bavaria (Ger.)	Satus * (USA)	Willamette (USA, Aus.)
Ella (Aus.)	Marco polo * (China)	Shinsyu Wase * (Jpn)	Wye Challenger * ** (UK, Fra., NZ)
Endeavour (UK)	Marynka * (Pol.)	Simcoe * ** (USA)	Wye Northdown * (UK)
Eroica * (USA)	Millenium * (USA, Aus.)	Sinsyu Wase * (Jpn)	Wye Target * (UK, Ger., Fra.)
Extra Styrian Dana * (Slov.)	Mont Hood (USA)	Sladek (Cz Rep.)	Zagrava (Ukr.)
First Gold * ** (UK)	Mont Rainier (USA)	Slavianka (Ukr.)	Zbyszko * (Pol.)
Fuggle (UK, Fra., USA, NZ)	Mosaic (USA)	Smaragd (Ger.)	Zeus * (USA)
Furano 6/18 (Jpn)	Motueka (NZ)	Nelson Sauvin * ** (NZ)	Zeus * (USA, Ger.)
Furano Ace (Jpn)	Nanbuwase (Jpn)	Sorachi Ace (Jpn)	Zlato Polissia (Ukr.)
Furano Beauty (Jpn)	National (Ukr.)	Southern Brewer * (South Afr.)	Zmina * (Ukr.)
Furano Beta (Jpn)	Newport * (USA, Ukr.)	Southern Cross * (NZ)	Zula * (Pol.)

Aus., Australia; Belg., Belgium; Cz Rep., Czech Republic; Fra., France; Ger., Germany; Jpn., Japan; NZ, New Zealand; Pol., Poland; Serb., Serbia; Slo., Slovakia; South Afr., South Africa; UK, United Kingdoms; Ukr., Ukraine; USA, United States of America.

nécessaire des treillis et le maintien d'un bon écosystème du sol. La sélection d'une variété s'étend toutefois sur 20 ans (Beatson et Alspach, 2002) et l'analyse sensorielle permettant d'identifier les notes olfactives d'intérêt intervient dans les derniers stades de sélection, juste avant les essais brassicoles et la culture en champs. Les houblons sélectionnés sont jugés sur la qualité et l'intensité d'amertume apportées à la bière, ainsi que sur le caractère aromatique des produits. Loin des traditionnelles notes boisées, herbeuses et épicées recherchées encore il y a peu, les notes souffrées de types agrumes, fruits exotiques ou floral sont aujourd'hui en ligne de mire des recherches (Nesvadba, 2012). La mise en évidence de marqueurs de sélection permet de cibler de plus en plus tôt les variétés à potentiel organoleptique novateur (Koutoulis et al., 2013).

## Littérature

- Beatson R.A., 1993. Breeding and development of hop Cultivars in New Zealand. Proceeding Sciences Communication. Hop Prod. Bureau, Wye College, England. 12-.
- Beatson, R., Alspach, P., 2002. Developments in the New Zealand hop breeding programme. MBAA. Master Brewers Association of the Americas.
- Beatson, R.A., Ansell, K.A., Graham, L.T., 2003. Breeding, development, and characteristics of the hop (*Humulus lupulus*) cultivar 'Nelson Sauvín'. *New Zealand Journal of Crop Horticultural Sciences* 31, 303–309.
- Bioletti, F., 1938. Outline of ampelography for the *vinifera* grapes in California. *Hilgardia* 11, 227–293.
- Carbonneau, A., Deloire, A., Jaillard, B., 2007. La vigne. Physiologie, terroir, culture. Pratiques vitivinicoles, Dunod.
- De Keukeleire, D., 1993. The effects of hops on flavour stability and beer properties. *Cerevisia* 18, 33–46.
- De Keukeleire, D., De Cooman, L., Ring, H., Heyerick, A., Kalita, J., Milligan, S.R., 1999. Functional properties of hop polyphenols. *Plant Polyphenols 2: Chemistry, Biology, Pharmacology, Ecology*. Gros et al. Kluwer Academic /Plenum Publishers, New York.
- Gros, J., Nizet, S., Collin, S., 2011. Occurrence of odorant polyfunctional thiols in the super alpha Tomahawk hop cultivar. Comparison with the thiol-rich Nelson Sauvín bitter variety. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59, 8853–8865.
- Gros, J., Peeters, F., Collin, S., 2012. Occurrence of polyfunctional thiols in beers hopped with different cultivars. First evidence of an S-cysteine conjugate in hop (*Humulus lupulus* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 60, 7805–7816.
- Gros, J., Thi Thu, H.T., Collin, S., 2013a. Revue bibliographique sur les adduits cystéinés et glutathionés de la vigne en vue de leur investigation dans le houblon et la bière. *Cerevisia* 38, 3–14.
- Gros, J., Thi Thu H. T., Collin, S., 2013b. Enzymatic release of odorant polyfunctional thiols from cysteine conjugates in hop. *Journal of the Institute of Brewing*, in press.
- Huglin, P., Schneider, C., 1998. Biologie et écologie de la vigne. Ed. Lavoisier Tec et Doc, Paris.
- Jona, R., Botta, R., 1998. Fruit set and early berry development in two grapevine cultivars. *Israel Journal of Botanic* 37, 203–216.
- Kavalier, A.R., Litt, A., Ma, C., Pitra, N.J., Coles, M.C., Kennelly, E.J., Matthews, P.D., 2011. Phytochemical and morphological characterization of hop (*Humulus lupulus* L.) cones over five developmental stages using high performance liquid chromatography coupled to time-of-flight mass spectrometry, ultra-high performance liquid chromatography photodiode array detection, and light microscopy techniques. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59, 4783–4793.
- Koutoulis, A., McAdam, E., Price, A., Shellie, R., Whittock, S., 2013. Recent advances in hop breeding in Australia. Proceedings of the Scientific Commission, International Hop Growers Convention, Kiev, Ukraine.
- Moir, M., 2000. Hops - A millenium review. *Journal of the American Society of Brewing Chemists* 58, 131–146.
- Moll, M., De Blauwe, J.J., 1994. Beers and Coolers. Intercept Ltd.
- Nagel, J., Culley, L.K., Lu, Y., Liu, E., Matthews, P.D., Stevens, J.F., Page, J.E., 2008. EST analysis of hop glandular trichomes identifies an O-methyltransferase that catalyzes the biosynthesis of xanthohumol. *Plant Cell* 20, 186–200.
- Nesvadba, V., 2012. Breeding programs and flavor hops in the Czech Republic. *Czech Hops*. Ministry of Agriculture of the Czech Republic, 25–26.
- Neve, R.A., 1991. Hops. Chapman and Hall, New York.
- Nizet, S., Gros, J., Peeters, F., Chaumont, S., Robiette, R., Collin, S., 2013. First evidence of the production of odorant polyfunctional thiols by bottle refermentation. *Journal of the American Society of Brewing Chemists* 71, 15–22.
- O'Rourke, T., 1994. Making the most of your hops. *New Brewer* 11, 20–33.
- Ollat, N., Diakou-Verdin, P., Carde, J.P., Barrieu, F., Gaudillère, J.P., Moing, A., 2002. Grape berry development: a review. *Journal de l'Institut des Sciences de la Vigne et du Vin* 36, 109–131.
- Ribéreau-Gayon, P., Glories, Y., Maujean, A., Dubourdieu, D., 2000. Handbook of enology, The chemistry of wine stabilisation and treatments, 2. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.
- Ribéreau-Gayon, P., Dubourdieu, D., Donèche, B., Lonvaud, A., 2006. Handbook of Enology. The microbiology of wine and vinifications, 1. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.
- Winkler, A.J., Cook, J.A., Kliewer, W.M., Lider, L.A., 1974. General Viticulture. University of California Press, Berkeley, California.